



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Dinámica de la polinización de *Agave difformis*, *A. garciae-mendozae* y *A. striata* (Agavaceae) en la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

ROBERTO EMILIANO TREJO SALAZAR



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

TUTOR: Dra. MARTHA GRACIELA ROCHA MUNIVE

2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Trejo
Salazar
Roberto Emiliano
55 95 65 94
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
09713275-0

2. Datos del Tutor

Dra.
Martha Graciela
Rocha
Munive

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Luis Enrique
Eguiarte
Fruns

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Alberto Enrique
Rojas
Martínez

5. Datos del sinodal 3

Dr.
José Arturo
Silva
Montellano

6. Datos del sinodal 4

Dra.
María del Coro
Arizmendi
Arriaga

7. Datos del trabajo escrito

Dinámica de la polinización en *Agave difformis*, *A. striata* y *A. garciae-mendozae*
(Agavaceae) en la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.
86 p
2007

El presente trabajo se realizó en el laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, perteneciente al departamento de Ecología Evolutiva, en el instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México, con apoyo de los proyectos:

Ecología, genética y biología de la conservación de las poblaciones del género *Agave* en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo, SEMARNAT-CONACyT 2002 C01-0246 y “Diversificación de angiospermas de México: relojes moleculares, tasas de especiación, biomecánica y espacios ecológicos”. Proyecto CONACyT SEP-2004-C01-46475-Q (Conacyt-Fondo sectorial de investigación para la educación); otorgados al Dr. Luis Eguiarte Fruns.

Bajo la dirección de la Dr. Martha Graciela Rocha Munive y en asesoría con el Dr. Luis E. Eguiarte Fruns, quien es el responsable del laboratorio y proyectos antes mencionados.

Agradecimientos

A Aldo Valera Vázquez por el apoyo desde el comienzo de la realización del presente trabajo y su ayuda en campo.

Dra. Martha Graciela Rocha Munive el apoyo otorgado durante el proceso de elaboración de este trabajo y asesoría del presente.

Se agradece al Dr. Luis E. Eguiarte Fruns por el apoyo otorgado durante el proceso de elaboración de este trabajo, tanto para campo (con cámaras de video y fotográficas, y financiamiento) así como las diferentes revisiones y asesoría.

Al Dr. Alberto Rojas, director del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por la corroboración de la identificación de los murciélagos y préstamo de material para campo (cámaras, redes de niebla).

A la M. en C. Olivia Yañez por la asesoría en la identificación de los himenópteros.

Al Dr. Jorge León Cortéz de EcoSur San Cristobal de las Casas, Chiapas por la identificación de los esfíngidos.

Al Sr. Erasto Badillo y su esposa, Andrea, por su ayuda en campo y por hacer más placentera la estancia en la Reserva.

A la Bióloga Karla Arzate por su ayuda en la elaboración del mapa y ubicación de las localidades de trabajo, así como su ayuda en campo y apoyo.

Al Biólogo Jaime Gasca por su ayuda en la elaboración del árbol UPGMA de similitud.

A la Bióloga Yislem Beltrán por su ayuda con el análisis de los índices.

Al M. en C. Rodrigo Macip-Ríos por su ayuda con el programa estadístico.

A Manuel Rosas y al Biol. Ricardo Colín Nuñez por su ayuda en campo, y apoyo durante la realización de la tesis y a todos los que forman parte de laboratorio de Evolución Molecular y Experimental.

A mis sinodales Dr. Arturo Silva-Montellano, Dra. María del Coro Arizmendi y Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez por su colaboración como revisores de ésta tesis.

A la Dra. Erika Aguirre por la revisión y crítica al trabajo escrito.

A todos mis amigos y compañeros antes, durante y después de la carrera.

Índice

	Pag.
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. MARCO TEÓRICO	6
2.1 Reproducción en plantas	6
2.1.1 Reproducción asexual	6
2.1.2 Reproducción sexual	7
2.2 Biología floral y ecología de la Polinización	8
2.2.1 El Papel de los visitantes	8
2.2.2 Medidas de la actividad de los visitantes	10
2.2.3 Síndromes de polinización	11
2.3 Eficiencia en la Polinización	12
2.3.1 Generalización vs especialización	12
2.4 Sistema de Estudio	13
2.4.1 Los agaves	13
2.4.2 Especies de estudio	17
2.5 Visitantes florales	20
3. OBJETIVOS	30
Objetivos generales	30
Objetivos particulares	30
4. MATERIAL Y MÉTODO	31
4.1 Zona de estudio	31
4.2 Selección de especies y sitios de estudio	31
4.3 Filmación	33
4.4 Método de colecta	33
4.5 Criterios de identificación en videos	34
4.6 Riqueza de especies	35
4.7 Descripción de la conducta de los visitantes	36
4.8 Interacciones entre los visitantes	37
4.9 Sobreposición de nicho	37
5. RESULTADOS	39
5.1 Visitantes florales (riqueza de especies)	39
5.2 Descripción de la conducta de los visitantes	46
5.3 Interacciones agresivas entre los visitantes	48
5.4 Horarios de actividad de los visitantes	50
5.5 Sobreposición de nicho	65

6. DISCUSIÓN	67
6.1 Visitantes florales	67
6.2 Riqueza y similitud	68
6.3 Conducta de los visitantes	70
6.4 Interacciones agresivas entre los visitantes	73
6.5 Horarios de actividad de los visitantes	73
6.6 Sobreposición de nicho	74
7. CONCLUSIONES	76
7.1 Visitantes Florales y riqueza de especies	76
7.2 Descripción de la conducta de los visitantes	76
7.3 Interacciones agresivas entre los visitantes	77
7.4 Horarios de actividad de los visitantes	78
7.5 Sobreposición de nicho	78
8. LITERATURA CITADA	79

RESUMEN

El género *Agave*, perteneciente a la familia Agavaceae, se divide en dos subgéneros: *Agave* y *Littaea*, ambos se pueden diferenciar a simple vista por la forma en que desarrollan su inflorescencia. *Agave* desarrolla una inflorescencia paniculada y el subgénero *Littaea* desarrolla una inflorescencia espigada. La biología de la polinización fue descrita en la Barranca de Metztitlán por Rocha y colaboradores (2005), documentando por primera vez visitas por parte de murciélagos a especies del subgénero *Littaea*. En el presente trabajo se describen en detalle las visitas en inflorescencias de tres especies (*A. difformis*, *A. garciae-mendozae* y *A. striata*) del subgénero *Littaea*. Se capturaron e identificaron a los visitantes y se filmó su actividad durante 24 horas continuas, en 5 inflorescencias en distintas localidades de la barranca. Se registraron las interacciones agresivas entre los visitantes (50 choques en total). Se calculó la diversidad de especies de visitantes en cada planta (la más alta = 2.04; la más baja = 0.98) con el índice de Shannon-Winner. Las similitudes de visitas entre las inflorescencias se obtuvieron con el índice de similitud de Sorensen; la similitud más alta (0.875) resultó entre las inflorescencias de *A. difformis* en San Bernardo y *A. striata* en San Lucas, las dos inflorescencias más lejanas geográficamente entre sí; la más baja (0.7742) se encontró entre las inflorescencias de *A. difformis* en El Durazno y *A. striata* en San Bernardo, dos inflorescencias en localidades contiguas. Los visitantes más frecuentes en la mayoría de las inflorescencias fueron los murciélagos (*Leptonycteris yerbabuena*), seguidos de las abejas introducidas, *Apis mellifera*, y el conjunto de especies de esfíngidos. También se calculó el índice de sobreposición de nicho (Kay and Schemske, 2003) entre especies de *Agave* y entre cada una de las inflorescencias.

ABSTRACT

The genus *Agave* belongs to the family Agavaceae and it is divided in two subgenera: *Agave* and *Littaea*. These subgenera can be differentiated in the field by the shape of the inflorescence. *Agave* has a paniculated inflorescence, while *Littaea* develops a spike inflorescence. Their pollination biology was recently described in the Barranca de Metztitlán, and bat visits were recorded for the first time in the subgenus *Littaea* (Rocha et al., 2005). In this study visits of different organisms to the inflorescences of *A. difformis*, *A. garciae-mendozae* and *A. striata*, species that belong to subgenus *Littaea*, are described in detail. Visitors were captured and identified and their activity was recorded with a videocamera in 5 inflorescences, during 24 continuous hours in different localities of Metztitlan. The aggressive interactions among visitors were recorded and the species visitor's diversity was calculated with the Shannon-Winner's index (being the highest value 2.04 and the lowest 0.98). The inflorescences were compared among species with Sorensen's similarity index; the highest similarity was found among the inflorescences of *A. difformis* in El Durazno and *A. striata* in San Bernardo (0.7742), both of these localities are contiguous. The most frequent visitor were bats (*Leptonycteris yebabuenae*), followed by honey-bees and hawkmoths. The niche overlap index among *Littaea* species and among inflorescences was calculated using Kay and Schemske (2003).

1. Introducción

Los agaves juegan el papel de alimento o refugio para una gran variedad de animales además de la relación tan estrecha que mantienen con los murciélagos del género *Leptonycteris*, por lo que dichas plantas son consideradas especies clave para los ecosistemas en los que generalmente se encuentran (Howell y Roth, 1981; Arita y Wilson, 1987; Fleming, 1994; Arita y Santos del Prado, 1999; Rocha et al., 2005; Good-Ávila *et al.*, 2006).

Conociendo la biología reproductiva de los agaves y la relación con sus polinizadores se puede entender la gran importancia de su conservación, ya que la pérdida de los polinizadores incrementa el riesgo de perder otras especies animales relacionadas estrechamente con este grupo de plantas por medio de las interacciones bióticas gracias a la gran cantidad de recursos que ofrecen (Gentry, 1972; Howell y Roth, 1981; Waring y Smith, 1987; Nabhanm, 1994; Fleming, 1994; Arita y Santos del Prado, 1999; Tschpka y Dressler, 2002). Estas plantas han sido explotadas por el hombre como alimento, fibras y bebidas alcohólicas desde la época precolombina hasta la fecha en algunas regiones (Howell y Roth, 1981).

Los estudios realizados con el género agave han abarcado los aspectos más importantes de su ecología y biología de la reproducción (Schaffer y Schaffer, 1977; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Eguiarte *et al.*, 2000; Slauson, 2000; Arizaga y Ezcurra, 2002; Ornelas *et al.*, 2002; Silva-Montellano y Eguiarte, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Ober y Steidl, 2004; Scott, 2004; Rocha *et al.*, 2005), de manera tal que se ha podido establecer de forma clara que tipo de polinizadores ayudan a la dispersión y mantenimiento de las poblaciones de este género.

Se sabe que los agaves presentan un síndrome de polinización nocturna llevada a cabo principalmente por murciélagos y esfíngidos y en menor proporción por abejas y colibríes que visitan las flores por la mañana y por la tarde-noche (Schaffer y Sachffer, 1977; Howell y Roth 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Arizaga y Ezcurra, 2002; Silva-Montellano y Eguiarte 2002; Molina-Freaner y Eguiarte 2003; Rocha *et al.*, 2005); además este género de plantas representa una fuente importante de recursos para los insectos debido a la gran cantidad de polen que producen durante su época de floración (Rocha *et al.*, 2005).

Anteriormente, basados en observaciones por lapsos durante el día y la noche, se mencionaba que había una diferencia de visitantes y polinizadores en las inflorescencias de los subgéneros *Agave* y *Littaea*, que consistía en la polinización nocturna por murciélagos del género *Leptonycteris* así como esfingidos para subgénero *Agave* y polinización diurna para el subgénero *Littaea* con la presencia principalmente de abejas. (Schaffer y Schaffer, 1977; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Eguiarte *et al.*, 2000; Slauson, 2000; Arizaga y Ezcurra, 2002). La mayoría de dichos trabajos se realizaron al norte de la distribución de los murciélagos *Leptonycteris*, al límite de su distribución.

En el año 2005 se realizaron dos trabajos referentes a la polinización en agaves del subgénero *Littaea* (González, 2005; Rocha *et al.*, 2005), en los cuales se reportaba por primera vez la visita de murciélagos a plantas pertenecientes a dicho subgénero. Se han realizado diversos estudios en la “Barranca de Metztitlán Hidalgo”, principalmente en agavaceas y cactáceas, ya que son las especies más importantes en este ecosistema debido a que son especies clave, a las cuales se relacionan y dependen otras especies de plantas, insectos y animales, además debido a su endemismo y la explotación a la cual han sido expuestas las agavaceas y cactáceas son sujetas de conservación en el área.

En el presente trabajo se pretende identificar y estudiar la dinámica de actividad de los visitantes de las inflorescencias en las especies de agave subgénero *Littaea*: *Agave difformis*, *A. garciae-mendozae* y *A. striata* que se presentan en la Barranca de Metztitlán. Hasta ahora no se habían realizado observaciones durante las 24 horas del día y en las que se determine a nivel de especie a los visitantes. Con lo anterior se podrá complementar el conocimiento aportado en otros estudios realizados en esta región.

En publicaciones recientes se les ha dado ya mayor importancia a los organismos que anteriormente se pensaba sólo actuaban como robadores de néctar o de polen, tales como las abejas (Irwin y Brody, 1999; Navarro, 2000; Maloof y Inouye, 2000; Gómez, 2002; Sampson *et al.*, 2004). La observación del comportamiento y horarios de actividad de los visitantes florales de los agaves permiten que se pueda explicar mejor el papel que juegan dichos visitantes en la polinización de la planta. La observación directa permite obtener datos como la cantidad de visitas por especie (Dafni, 1992), el horario de actividad de dichas especies y si este se sobrelapa con el horario de actividad de las inflorescencias,

para saber si los visitantes actúan como polinizadores potenciales, robadores o simples oportunistas.

Los índices de diversidad, así como los de similitud y sobreposición de nicho son atributos de la comunidad que pueden ayudar a interpretar el comportamiento en general del sistema de polinización, y estos índices son obtenidos a partir de la observación directa en las inflorescencias. Se espera que con las colectas y observaciones realizadas se pueda describir de manera detallada la dinámica de los visitantes en las inflorescencias. La descripción de esta dinámica también puede aportar indicios de competencia entre las diferentes especies de *Agave* mediante el cálculo del índice de sobreposición de nicho.

De esta manera el objetivo principal de este trabajo es aportar un mayor conocimiento de la historia natural de los agaves con un enfoque en su reproducción y en las relaciones que mantiene con los organismos propios de su medio ambiente.

2. Marco teórico

2.1 Reproducción en plantas

La dinámica poblacional de las plantas se mantiene por medio de dos mecanismos: 1) la propagación vegetativa (reproducción asexual), con producción de pies vegetativos o clones y; 2) la reproducción sexual, mediante la cual se generan nuevas plantas derivadas de semillas producto de la fertilización del óvulo por medio de un núcleo de polen, ambos procesos pueden dar como resultado nuevos individuos (Harper, 1977). En las plantas clonales, cada unidad independiente de crecimiento modular es llamada un rameto y puede corresponder a un individuo originado de manera clonal. De la misma forma, un individuo genético, o geneto, es definido como la rama del rameto derivada de un cigoto común (Arizaga y Ezcurra, 2002).

2.1.1 Reproducción asexual

La reproducción asexual normalmente ocurre por medio de la división y diferenciación celular en el meristemo. Las plantas que se reproducen de manera asexual presentan, en general, cuatro procesos básicos para llevar a cabo dicha reproducción:

1. Propagación vegetativa: se denomina así cuando la planta da origen a un nuevo individuo por rizomas, estolones y/o brotes (botones) (Proctor *et al.*, 1996).
2. Bulbilos. Nuevas plantas producidas en el lugar de las flores o inflorescencias (Proctor *et al.*, 1996).
3. Apomixia. Producción de semillas sin fertilización, es decir de genotipo idéntico al de la planta madre (sin meiosis) (Eguiarte *et al.*, 1999).
4. Automixis. Involucra una pseudofecundación del cigoto con otra célula haploide de la misma planta madre. Su resultado es el mismo al de la autopolinización (Eguiarte *et al.*, 1999).

La reproducción clonal puede limitar la distribución geográfica, debido a la baja diversidad genotípica, restringe la capacidad de las poblaciones periféricas para sobrevivir y adaptarse a varios cambios bióticos y abióticos (Dorken y Eckert, 2001). Las probabilidades

de acumular mutaciones deletéreas se incrementan con cada evento reproductivo y en algún momento pueden disminuir la adecuación con el tiempo (Eguiarte et al., 1999).

En el caso de los agaves la reproducción asexual puede actuar cuando hay fallas en la polinización. Si las flores no son polinizadas, la planta tiene la facultad de producir nuevos individuos a través de propagación vegetativa (Arizaga *et al.*, 2000a; Arizaga y Ezcurra, 2002).

2.1.2 Reproducción sexual

Este proceso se lleva a cabo por la cruce de los gametos ó células reproductoras. En las plantas se trata de la cruce de un núcleo del grano de polen con un núcleo en el saco embrionario del óvulo de la planta (Raven *et al.*, 2005). La mayor ventaja que confiere la reproducción sexual es la variación genética, mecanismo con el que elimina mutaciones desfavorables y mejora la adaptabilidad de la progenie para enfrentar nuevos escenarios (Harper, 1977; Proctor *et al.*, 1996; Eguiarte *et al.*, 1999; Dorken y Eckert, 2001). Cuando la reproducción se lleva a cabo de manera cruzada, puede disminuir considerablemente la probabilidad de expresión de estos genes deletéreos (al formarse los heterócigos) y puede aumentar la probabilidad de heredar genes que den resistencia a cambios en el medioambiente o contra ataques de herbívoros (Proctor *et al.*, 1996; Eguiarte *et al.*, 1999; Dorken y Eckert, 2001).

En plantas superiores la reproducción sexual se lleva a cabo gracias a la polinización (Proctor *et al.*, 1996). La morfología y conducta floral ayudan a evitar la autofertilización junto con mecanismos genéticos de auto-incompatibilidad (Proctor *et al.*, 1996; Eguiarte *et al.*, 1999).

Los procesos de reproducción sexual y asexual no se contraponen entre sí, en algunas plantas pueden ser complementarios, pueden producir polen y óvulos y tienen la facultad de reproducirse de manera clonal (Proctor *et al.*, 1996; Eguiarte *et al.*, 1999; Arizaga y Ezcurra, 2002). El balance entre estas dos formas de reproducción afecta los tamaños de los propágulos, la dinámica del establecimiento, tiene influencia en la demografía (Abrahamson, 1980; Caswell, 1985) y en la transmisión y estructura de la diversidad de las poblaciones a nivel genético (Dorken y Eckert, 2001).

2.2 Biología floral y Ecología de la polinización

La biología floral se refiere a las características mostradas por la anatomía floral y las características de su polinización que en conjunto ayudan a inferir las formas más eficientes para la reproducción, así como las condiciones medioambientales que la controlan. Todas estas características son conocidas como síndromes de polinización (Proctor *et al.*, 1996). Estas características se han observado y utilizado para ejemplificar el efecto de la evolución y particularmente de la selección natural (Darwin, 1859).

Las características florales normalmente se consideran como atributos adaptativos que han sido el resultado de presiones de selección impuestas por los polinizadores (Faegri y Van der Pijl, 1971; Proctor *et al.*, 1996).

Se define como síndrome de polinización al conjunto de características presentadas por una flor, incluyendo la recompensa, asociados con la atracción y utilización de un grupo específico de animales como polinizadores (Fenster *et al.*, 2004) y por tanto la mayoría de los trabajos interpretan a la morfología floral como una adaptación a los polinizadores locales más eficientes (Silva-Montellano y Eguiarte, 2003). Sin embargo en el caso de algunos sistemas, las plantas pueden mostrar características asociadas a ciertos síndromes de polinización, pero pueden depender en su mayoría de la polinización de otros agentes. Tal es el caso del *Agave chrysantha* y *A. palmeri*, que muestran síndromes de polinización nocturnos, sin embargo las tasas de visitas de visitantes diurnos es mayor en comparación con los visitantes nocturnos (Slauson, 2000).

La idea de síndrome de la polinización lleva implícita la noción que los sistemas de polinización tienden hacia la especialización de las plantas hacia los polinizadores (Proctor *et al.*, 1996; Maloof e Inouye, 2000; Gómez, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003). Sin embargo estudios recientes muestran ciertas incongruencias entre los síndromes de polinización presentados por algunas flores y los distintos visitantes que llevan a cabo la polinización (Fenster *et al.*, 2004).

2.2.1 El papel de los visitantes

La relación planta-polinizador es considerada un mutualismo porque la planta es fecundada por el polinizador y los beneficios para el polinizador por parte de la planta se resumen en la recompensa (néctar, polen, aceites, fragancias, etc.). Los polinizadores

pueden ser desde polinizadores legítimos, pasando por polinizadores secundarios o incluso accidentales, sin perder de vista, que los robadores pueden actuar en algunos casos como polinizadores.

Los recursos florales ofrecidos por algunas plantas pueden ser explotados por diversos grupos y hay organismos que pueden alimentarse de diferentes fuentes energéticas, como las abejas, la diversidad y riqueza pueden ser muy altas, sin embargo, se debe considerar que no todos los organismos que visiten una flor actúan como polinizadores (Proctor *et al.*, 1996; Irwin y Brody, 1999; Maloof e Inouye, 2000; Navarro, 2000; Gómez, 2002; Fenster *et al.*, 2004).

Los robadores son agentes que rompen con el mutualismo (Maloof e Inouye, 2000; Navarro, 2000; Gómez, 2002; Fenster *et al.*, 2004). Se pueden observar también a los parásitos que además de robar también causan daños a la flor, ya sea en estructuras reproductivas o en las glándulas secretoras de néctar, muy comúnmente son aves (Maloof e Inouye, 2000).

El hecho de que un robador actúe en la flor puede causar un efecto negativo en el éxito reproductivo de la planta, además compite directamente con los polinizadores legítimos; ya que si el recurso ya no se encuentra en la planta, el polen no será transportado (Proctor *et al.*, 1996; Maloof e Inouye, 2000; Navarro, 2000; Gómez, 2002; Fenster *et al.*, 2004). Los robadores también pueden cambiar el comportamiento de los polinizadores legítimos; por ejemplo, el abejorro (*Bombus spp.*) vuela gran distancia después de visitar una planta con poco néctar (como puede ocurrir en la presencia de robadores) y cortas distancias después de visitar una planta rica en néctar (Macior, 1966). En consecuencia a este cambio en el comportamiento del polinizador, podría haber mayor flujo génico y mayor adecuación bajo la previa acción de un robador. Los robadores en este caso pueden ser considerados como mutualistas en la relación planta-visitante (Maloof e Inouye, 2000; Navarro, 2000).

El ladrón en ocasiones puede promover la polinización, si cumple con ciertas características como: i) que su acción no limite la producción de néctar y por el contrario la promueva; ii) que durante las visitas exista un contacto con las estructuras reproductivas de la flor, iii) que no les cause daño (Arizmendi *et al.*, 1996; Maloof e Inouye, 2000; Navarro,

2000; Gómez, 2002). Por su parte, la planta no debe cargar con un costo muy alto en la producción de la recompensa (Fenster *et al.*, 2004).

Algunos estudios han descrito ejemplos de robadores que actúan como polinizadores, como Waser (1979), Inouye (1983) y más recientemente Navarro (2000), en los que se hace énfasis en el papel de las abejorros (*Bombus*) y las abejas carpinteras (*Xylocopa*) en su rol como robadores pero que causan un efecto positivo en la polinización, principalmente en *Fourquieria splendens*, que tiene como polinizador “legítimo” a un colibrí.

Los “robadores de néctar secundarios” colectan el néctar a través de perforaciones hechas por robadores anteriores, muchas veces las abejas melíferas juegan este papel, en estos casos las abejas pueden jugar el papel de polinizadores o de robadores por separado o al mismo tiempo, pero por lo general, estos organismos juegan un papel distinto dependiendo de la especie de flor que visiten y el recurso disponible (Maloof e Inouye, 2000).

2.2.2 Medidas de la actividad de polinizadores

En diferentes circunstancias y para cada tipo de flor se han establecido diferentes criterios para clasificar a los visitantes como polinizadores, principalmente por la calidad de la visita (Dafni, 1992; Maloof e Inouye, 2000; Gómez, 2002; Fenster *et al.*, 2004) y posteriormente la cantidad de las visitas. Si estos dos criterios coinciden, se pueden determinar polinizadores potenciales, polinizadores legítimos, polinizadores secundarios y/o visitantes casuales o robadores (Dafni, 1992; Maloof e Inouye, 2000; Gómez, 2002; Fenster *et al.*, 2004).

En referencia a la calidad de las visitas, el visitante debe tener la capacidad de acarrear polen y que pueda generar (debido a su tamaño, forma de vuelo, tiempo de forrajeo, forma de alimentación (movilidad dentro o sobre la flor, etc.) una mayor probabilidad de que los granos de polen lleguen a un estigma receptivo para llevar a cabo la fecundación (Proctor *et al.*, 1996; Irwin y Brody, 1999; Maloof e Inouye, 2000; Navarro, 2000; Gómez, 2002; Fenster *et al.*, 2004).

La observación y estudio de las tasas y comportamiento en el forrajeo son muy útiles para iniciar el estudio de los sistemas reproductivos tomando en cuenta características

como: la atracción, el ofrecimiento (ya sea polen, néctar, aceites, etc.) y las estructuras de recompensas. Estas características conforman interacciones ecológicas planta-animal tales como: competencia, mutualismo, parasitismo, etc. (Dafni, 1992).

Los cálculos obtenidos de la observación de las visitas y la cantidad de flores funcionales pueden servir como base para la descripción del sistema de polinización. Aunque para llevar a cabo un estudio más fino del sistema se deben considerar otros aspectos, los cuales pueden ser medidos a partir de algunos experimentos de exclusión, del conteo de polen acarreado por el visitante, viabilidad de polen y posteriormente el conteo de *fruit-set* y *seed-set* (Dafni, 1992; Proctor *et al.*, 1996; Gómez, 2002).

2.2.3 Síndromes de polinización

En general se han definido distintos síndromes de polinización de acuerdo a los distintos grupos de organismos que polinizan a las plantas, basados en su mayoría en la propuesta hecha originalmente por Faegri y Van der Pijl (1971).

Tabla 1. Características florales más frecuentes correspondientes a los síndromes de polinización por murciélagos, colibríes, abejas y esfíngidos.

	Horario de producción de polen y/o néctar	Aromas o Fragancias	Características del néctar	Forma de la flor	Color de la flor
Quiropterofílicos	Nocturno	Frutos dulces y/o fermentados	Diluido en un 17 % en agua	La flor tiene forma de balde o campana; anteras expuestas.	Blanco, púrpura, crema, amarillo y/o verde
Ornitofílicos	Diurno	Poco perceptible o no presentan		Forma de tubo o pendientes, con la corola protegida	Rojo o amarillo
Melitofílicos	Diurno	Dulces y suaves	Pueden consumir un rango de néctar con concentraciones de azúcar que van de 18% al 72%	Formas muy variadas, pero en general con estambres cortos.	Amarillo, azul y/o morado
Lepidopterofílicos Diurno	Diurno	Aromas ligeros, generalmente frescos y agradables		Dispuestas de forma vertical, radiales, tubulares largas y estrechas	Principalmente rosa y rojo, a veces azul.
(Sphingidae) Nocturno	Nocturno	Aromas fuertes, muy dulces durante la noche		De fácil acceso, largas, agregadas y pequeñas. Con los órganos sexuales expuestos.	Colores opacos, verdes o blancos

2.3 Eficiencia en la polinización

2.3.1 Generalización vs especialización

Los sistemas de polinización especializados son los que atraen a un limitado grupo de polinizadores y las flores reflejan el tamaño, morfología, y el comportamiento de los polinizadores (Baker, 1961; Faegri y Van der Pijl, 1971). Stebbins (1970) propuso que la evolución de los sistemas de polinización ha sido conducida por el comportamiento en el forrajeo del polinizador principal, y en menor medida por las visitas en mayor frecuencia de polinizadores a algunas plantas (Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005). Pero los sistemas de reproducción que presentan un grado de especialización en el cual las plantas dependen sólo de un grupo de especies polinizadoras ó de una especie específica, entran en un estado de vulnerabilidad, por que la fluctuación en el número de visitantes, el comportamiento de éstos o el cambio de condiciones ambientales pueden romper este equilibrio tan frágil (Howell y Roth, 1981; Valiente-Baunet, 2002).

En los sistemas generalistas podemos observar desde insectos de varios tipos, hasta vertebrados, ya sean aves o mamíferos (Yumoto, 2000; Gómez, 2002; Muchhala, 2003). Las flores raramente muestran adaptaciones específicas y la mayoría de sus visitantes son animales oportunistas. Por ejemplo las flores que dependen de polinización por murciélagos para su reproducción, frecuentemente muestran distintas adaptaciones (Tschapka y Dressler, 2002) y en ocasiones el néctar y el polen es usado por otros organismos (Yumoto, 2000; Gómez, 2002; Tschapka y Dressler, 2002; Muchhala, 2003).

Algunos sistemas de polinización presentan plasticidad respecto a sus visitantes, es decir que el comportamiento de las flores se puede modificar de acuerdo al comportamiento de sus polinizadores en el tiempo o la variación geográfica de los mismos (Slauson, 2000; Gómez, 2002; Fenster *et al.*, 2004; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003) presentando tendencias a la generalización (Waser *et al.*, 1996). Hay plantas con síndromes de polinización quiropterofílica, que aún pueden mantener abiertas sus flores por la mañana, y esto abre la posibilidad de que otros organismos que probablemente no sean polinizadores primarios o legítimos, hagan uso de los remanentes de recompensa producidos la noche anterior con posibilidad de efecto positivo para la polinización (Martínez del Río y Eguiarte, 1987; Rocha *et al.*, 2005).

La relación mutualista de la polinización frecuentemente es diversa, oportunista y de explotación mutua, los participantes pueden hacer “trampa” actuando como robadores (Tschapka y Dressler, 2002; Maloof e Inouye, 2000; Gómez, 2002) teniendo diferentes niveles de generalización, en parte reflejando fluctuación temporal y espacial en la abundancia local de polinizadores (Waser et al., 1996). Esto se explica bajo la premisa de que las plantas están “interesadas” en tener una tasa óptima de cruzamiento (Eguiarte *et al.*, 1999; Gómez, 2000), mientras que los animales tratan de obtener un máximo en la recompensa nutricional sin “fijarse” en las necesidades de la polinización de la planta (Tschapka y Dressler, 2002).

En ausencia o pérdida de un polinizador, los cambios en el sistema de la planta favorecen la autopolinización (Lobo, 2005). Varios estudios apoyan la idea de una tendencia de la especialización hacia la generalización en sentido de la polinización en un continuo de regiones tropicales hacia desiertos extratropicales (Slauson, 2000; Molina-Freaner *et al.*, 2003; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003 a y b; Lobo, 2005).

Un ejemplo de plantas que presentan ciertos síndromes de polinización y que son polinizadas por otro tipo de organismos, es la bombacacea, *Durio kutejensis*. En esta especie se observan abejas grandes (*Xylocopa*), aves y murciélagos forrajeando en las flores en diferentes momentos del día y la noche. Las observaciones mostraron que ocurría un proceso de polinización en todos los casos. Estos resultados sugirieron que estos tres tipos de visitantes contribuyen a una polinización efectiva. El autor menciona que las características o síndromes mostrados por esta planta, son intermedios entre polinización por murciélagos y polinización por aves, mismo que Faegri y van der Pijl (1966) ya habían mencionado para las familias Bignoniaceae y Bombacaceae (Yumoto, 2000).

2.4 Sistema de estudio

2.4.1 Los Agaves

La familia Agavaceae se compone de ocho géneros, con especies semélparas (ó monocárpicas, es decir, que sólo producen una inflorescencia espectacular en su vida, para después morir) (Gentry, 1972; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Eguiarte *et al.*, 2000; Rocha *et al.*, 2005). La familia cuenta también con una gran diversidad de morfologías florales y los polinizadores de dicha familia involucran varias especies de

abejas, murciélagos, colibríes y polillas (Eguiarte *et al.*, 2000). En esta familia se encuentra el género *Agave*, en el cual se realizó el presente trabajo.

Género *Agave*

Es el género más grande de la familia, con 166 especies; de ellas 125 especies se encuentran en México en ambientes áridos y semiáridos. (García-Mendoza y Galván, 1995). Son plantas xerófilas, presentan hojas suculentas o semisuculentas, generalmente son gruesas, conteniendo parénquima esponjoso que les permite el almacenamiento de agua y presentan una cubierta cerosa que impide la pérdida de la misma. La forma en que las hojas se arreglan, permite que el agua recolectada llegue al centro de la planta. El patrón de arreglo se considera una adaptación para la sobrevivencia (Gentry, 1982).

En la mayoría de las especies el margen presenta espinas (también llamadas dientes) que van desde el verde en distintas tonalidades hasta un color grisáceo, también pueden alcanzar tallas considerables. Forman rosetas que van de unos cuantos centímetros hasta más de tres metros de diámetro (Gentry, 1982; Arizaga *et al.*, 2000; Eguiarte *et al.*, 2000). Presentan una ruta fotosintética de tipo CAM y una baja tasa de crecimiento. Las rosetas de los agaves requieren de varios años para crecer y florecer. Su crecimiento y acumulación de reservas puede durar de ocho a 20 años o más (Gentry, 1982; Eguiarte *et al.*, 2000). El área que puede abarcar una población de plantas clonales puede llegar a cientos de metros cuadrados, pareciendo individuos independientes (Arizaga *et al.*, 2000).

México es el lugar con mayor probabilidad de ser el centro de origen del género *Agave*, debido a su alto endemismo y amplia distribución y diversidad de especies (Gentry, 1982; García-Mendoza, 2002). Las especies del género comparten ciertas características florales tales como: i) flores fuertes, usualmente blanquecino-verdosas, amarillentas o rojizas; ii) tubos de las flores más o menos cerrados; iii) el polen disponible al anochecer y estambres exertos; iv) néctar abundante y diluido, principalmente de noche; v) flores activas durante varios días y protándricas, desarrollan los estambres y anteras primero, para posteriormente desarrollar el estigma una vez concluido el tiempo de antesis; vi) polinización autocompatible, pero algunas presentan intensa depresión por endogamia (Eguiarte *et al.*, 2000).

Gentry (1982) divide al género *Agave* en dos subgéneros: *Littaea* (53 especies en Norte América) en ocho grupos y *Agave* (102 especies en Norte América) en 12 grupos (Eguiarte *et al.*, 2000). La diferencia más notable entre ambos subgéneros es el tipo de inflorescencia que desarrollan: *Littaea* presenta inflorescencias de apariencia espigada y flores en pares o triadas, mientras que en *Agave* las inflorescencias son paniculadas y las flores se encuentran en grandes agregados umbelados sobre pedúnculos laterales (Arizaga *et al.*, 2000; Eguiarte *et al.*, 2000; Rocha *et al.*, 2005). Ambos subgéneros pueden reproducirse asexualmente (Gentry, 1972; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Eguiarte *et al.*, 2000; Silva-Montellano y Eguiarte, 2002; Rocha *et al.*, 2005).

- Distribución geográfica

El género *Agave* es un grupo altamente distribuido en México, principalmente en ambientes xerófilos (Silva-Montellano y Eguiarte, 2003). *Littaea* se distribuye desde Utah, Nevada y Arizona en los Estados Unidos hasta Guatemala y no se encuentra en Baja California y Yucatán. El subgénero *Agave* se encuentra en Estados Unidos, de costa a costa, de California a Florida, hasta Perú, Colombia y Venezuela, incluyendo las Antillas y Centroamérica. (Eguiarte *et al.*, 2000).

- Ecología

Los ambientes en donde habitan la mayoría de las especies de agaves son los bosques tropicales deciduos, los desiertos, el chaparral y matorral rosetófilo. En México, la región más rica en el número de especies endémicas es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en el área centro-sur del país, con 15 especies de las cuales ocho de ellas son endémicas y le sigue en importancia la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (García-Mendoza, 2002; Tambutti, 2002; Rocha, 2006).

Los agaves son considerados como especies clave en ambientes áridos por la abundante oferta de recursos para los polinizadores (Rocha *et al.* 2005). Usualmente se considera que los agaves son ejemplo de coevolución con los murciélagos nectarívoros del género *Leptonycteris* (Howell y Roth, 1981; Proctor *et al.*, 1996; Rocha *et al.*, 2005). Pero la relación entre el murciélago y la planta en ocasiones no es tan estrecha, es decir la planta no

depende tanto de este organismo para la polinización especialmente en regiones fuera del límite de distribución de dicho murciélago (Slauson, 2000). La polinización puede ser complicada, ya que en varios casos es probable que los principales polinizadores sean esfíngidos o abejas, o un efecto conjunto de varios visitantes (Eguiarte *et al.*, 2000; Silva-Montellano y Eguiarte, 2002; Slauson, 2000).

○ Polinización y Biología de la Reproducción

Para ambos subgéneros de *Agave* se han reportado los sistemas de polinización mostrando el éxito reproductivo de este género, y la fenología floral y biología de la polinización (Arizaga *et al.*, 2000; Silva-Montellano y Eguiarte 2002; Molina-Freaner y Eguiarte 2003; Rocha *et al.*, 2005). Se ha determinado que la polinización se lleva a cabo principalmente por visitantes nocturnos (murciélagos y esfíngidos), y que por la mañana el trabajo de algunos visitantes (abejas y colibríes) sólo refuerza la polinización (Rocha *et al.*, 2005).

Howell (1972) menciona que las inflorescencias del subgénero *Agave* presentan una mayor tendencia hacia la polinización nocturna y más específicamente a la quiropterofilia, mientras que los agaves del subgénero *Littaea* son polinizados principalmente durante el día (Schaffer y Schaffer, 1977).

Los agaves del subgénero *Littaea* en la barranca de Metztlán, al igual que otros agaves estudiados en México, muestran un sistema de polinización nocturno, debido a que su producción de néctar y polen se presenta por las noches. Los organismos que juegan el papel de polinizadores son murciélagos y esfíngidos. Los visitantes diurnos reportados son himenópteros (abejas y avispas), lepidópteros (mariposas) y aves (colibríes) (Schaffer y Schaffer, 1977; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000 Silva-Montellano y Eguiarte, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Rocha *et al.*, 2005).

Para el subgénero *Littaea* en la Barranca de Metztlán, se han reportado tres especies de murciélagos actuando en la polinización del subgénero *Littaea*: *Leptonycteris curasoae*, *Choeronycteris mexicana* y *Glossophaga sp.* así como la presencia de esfíngidos, colibríes, abejas y avispas (González, 2005; Rocha *et al.*, 2005).

2.4.2 Especies de estudio

En el caso de los agaves del subgénero *Littaea* de la Barranca de Metztlán estos han sido estudiados en diferentes trabajos referentes a su biología reproductiva, midiendo morfometría floral, tasas de entrecruzamiento, experimentos de exclusión de polinizadores, autoincompatibilidad y producción de néctar. En el verano, se observan tres sobrelapamientos temporales entre *A. difformis* y *A. striata*, así como *A. garciae-mendozae* que también florece durante los meses de Junio, Julio y Agosto (Rocha *et al.*, 2005; González, 2005).

Tabla 2. Fenología floral en la Barranca de Metztlán de las especies de agave en las que se realizó el presente estudio (tomada de Rocha *et al.* (2005)).

Especies	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
<i>A. difformis</i>					xxx	xxx	xxx					
<i>A. garciae-mendozae</i>						xxx	xxx	xxx				
<i>A. striata</i>							xxx	xxx	xxx			

Agave difformis

Esta especie pertenece al grupo *Marginatae*. La roseta es vigorosa (Fig. 1) y con inflorescencia espigada, varía de 70 a 100 cm de altura y 100 a 150 cm de ancho. Las hojas van de 50cm a 80cm por cuatro a seis cm, son polimórficas, de colores verde a verde-amarillo, ascendentemente rígidas, el margen predominantemente gris claro; dientes variables, generalmente de cinco a 10 mm largo y de dos a tres mm de ancho. La inflorescencia va de 3.5 a cinco m. de alto (Gentry, 1982).

Sus flores miden de tres a cinco cm de largo, colores variados, verde claro, amarillo o incluso rosa; ovario de 15 a 21 mm de largo verde-ceroso, con cuello corto; tubo de 2.5 a 3.5 mm; tépalos de color amarillo claro o rosa. Los filamentos claros a rosados de 35 a 45 mm de largo están insertados en el borde del tubo; las anteras van de 15 a 18 mm de largo, en color amarillo y/o bronce (Gentry, 1982).

Es nativo de zonas en los desiertos de Sierra Madre Oriental en San Luis Potosí e Hidalgo, entre elevaciones de 1560 y 1875 msnm (Gentry, 1982). Su periodo de floración ocurre entre Mayo y Julio en la Barranca de Metztlán. Produce néctar durante intervalos

desde las 22 horas hasta las cuatro horas con un pico entre las 24 y las dos horas (Rocha *et al.*, 2005).



Fig. 1. *Agave difformis*

Agave garciae-mendozae

Pertenece al grupo *Marginatae* tiene hojas rígidas, con margen duro y dientes variables (largos ó pequeños), de forma lanceolada, entre 30 y 80 hojas (Fig.2). La inflorescencia es espigada, las flores pequeñas se encuentran en grupos de dos o tres, el tubo es corto, los tépalos son más largos que el tubo. El tubo mide de 1.5 a 2.5 mm de largo; la espina terminal está surcada, las hojas son poco flexibles; de color verde oscuro a verde glauco. La planta mide de 48 a 78 cm de largo y de siete a 13 cm de ancho (Galván y Hernández, 2002).

Ésta especie se distribuye en los estados de Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí y crece sobre los suelos calcáreos de pendientes rocosas, frecuentemente en el fondo de cañones donde abunda el matorral xerófito, y se puede encontrar en bosque de pino-encino en altitudes que van de 1800 a 2350 msnm. Su época de floración va desde Junio a Agosto (Galván y Hernández, 2002).

La secreción del néctar comienza durante la fase de pre-dehiscencia, inicia a las 23:00 hrs. y finaliza entre las 5:00 y 7:00 hrs. del día siguiente, con una tasa de producción máxima a la 1:00 hrs. (González, 2005).



Fig. 2. *Agave garciae-mendozae*

Agave striata

Esta especie pertenece al grupo *Striatae*. Son plantas perennes compactas con estambres cortos, rosetas de 50 a 100 cm de largo y de 50 a 120 cm de ancho con muchas hojas, verdes pálidas o rojas. Las hojas van de 25-60 por 0.5 a un cm de ancho en la parte media, y terminan en una delgada espina. Inflorescencias de 1.5 a 2.5 m de alto; con flores que van de 30 a 40 mm de largo, tubulares, de color amarillo-verdoso a rojo con anteras color café a bronce. Ovario de 12 a 15 mm de largo, cuello disminuido; tubo de 14 a 20 mm de largo y de ocho a 11 mm de ancho. Tépalos de cinco a siete mm de largo y de tres a cinco mm de ancho. Filamentos de 30 a 50 mm de largo; anteras de 12 a 16 mm de largo, cafés y amarillas en la dehiscencia. Esta especie se encuentra al noreste de México y en la Sierra Madre Oriental (Fig. 3) (Gentry, 1982).

A. striata produce néctar desde las 18 horas hasta las 6:00 horas del siguiente día con un pico máximo a las 20 horas. La época de floración de esta especie en la Barranca de Metztitlán es de Junio a Septiembre (Rocha *et al.*, 2005).



Fig. 3. *Agave striata*

2.5 Visitantes Florales

Las características físicas, de comportamiento, de alimentación y la biología básica de los organismos visitantes permiten valorar su importancia como polinizadores y considerar la historia evolutiva y la relación ecológica que han mantenido con las plantas visitadas.

Murciélagos

Los murciélagos nectarívoros están clasificados en dos subordenes, Megachiroptera en el viejo mundo y Microchiroptera en América (Hill y Smith, 1984). La familia Phyllostomidae, perteneciente al suborden Microchiroptera, tiene fuentes de alimentación variadas, de acuerdo a cada género, se alimentan de productos vegetales como néctar, polen y/o frutos y otros de insectos (Kunz, 1982; Ober, 2004). En los Neotrópicos, la familia Phyllostomidae ha explotado ampliamente los recursos florales (Fleming, 1982; Tschapka y Dressler, 2002) y actúan en la polinización de diversas plantas con importancia económica como *Ceiba petandra*, *Durio zibethinus*, *Ochroma lagopus* y *Agave* (Kunz, 1982).

Los murciélagos nectarívoros tienen tasas metabólicas muy altas y un gasto energético importante debido a sus hábitos voladores (Kunz, 1982; Tschapka y Dressler, 2002). En respuesta a que su dieta principal es un fluido, los murciélagos nectarívoros muestran una tendencia a la reducción de dientes (Freeman, 2002). Es posible que obtengan el agua que necesitan gracias al néctar que consumen en condiciones áridas (Tschapka y Dressler, 2002) y su fuente de nitrógeno y aminoácidos del polen que consumen (Cole y

Wilson, 2006). Las características morfológicas más obvias de la especialización de los murciélagos nectarívoros es un rostro elongado, con lengua larga, la cual esta equipada con papilas en forma de cepillo que le ayudan a colectar el néctar por acción capilar (Kunz, 1982; Proctor *et al.*, 1996, Tschapka y Dressler, 2002).

El comportamiento de los murciélagos nectarívoros determina los patrones de dispersión del polen (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2000). Son capaces de transportarlo a grandes distancias de aproximadamente 30 km por noche y proveer una mayor distancia en el movimiento del material genético de las plantas (Tschapka y Dressler, 2002). Visitan las plantas en grupos, de esta forma pueden abarcar una mayor extensión de terreno explorado (Fleming, 1982). Forrajean durante algunos minutos hasta que su estómago esté lleno, entonces tiene que descansar para digerir, y posteriormente volverá a visitar otras flores (aproximadamente puede visitar 1000 flores en una noche) (Tschapka y Dressler, 2002). Un murciélago de 11.5 g de peso puede tomar alrededor de 15.5 ml de néctar por noche (von Helversen y Reyer, 1984).

El sistema de polinización nocturno visto como un proceso de coevolución entre las plantas y los murciélagos, tiene una historia que no es fácil descifrar debido a que ambos “se procuran a sí mismos”, es decir, la planta ofrece el recurso para cualquier especie de murciélago (u otros visitantes nocturnos como esfíngidos) que pueda llegar a ella, al igual que los murciélagos visitarán las plantas que ofrezcan algún recurso durante su horario de actividad (Heithaus, 1998; Tschapka y Dressler, 2002).

Para México han sido reportadas 12 especies de murciélagos nectarívoros de ocho géneros de la familia Glossophaginae. Generalmente se encuentran en zonas secas y tropicales (Arita y Santos del Prado, 1999). La pérdida o disminución de estos animales puede ocasionar un impacto negativo para algunas especies de plantas importantes en la agricultura y en comunidades de plantas silvestres (Allen-Wardell *et al.*, 1998).

Tres especies de murciélagos han sido tradicionalmente reportadas como polinizadores de agaves: *Leptonycteris curasoae* Millar, *L. nivalis* Saussure, y *Choeronycteris mexicana* Tschudi e individuos del género *Glossophaga* (Álvarez y González-Quintero, 1970; Easterla, 1972; Howell, 1979; Howell y Hart, 1980; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Silva-Montellano y Eguiarte, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Scott, 2004; Rocha *et al.*, 2005). Las tres primeras especies están enlistadas

como protegidas tanto en México como en Estados Unidos (SEDESOL, 1994; Fleming, 1994).

Leptonycteris nivalis

Su rango de distribución va de Texas, al sur de Estados Unidos, hasta la zona central de México (Arita, 1991; Moreno-Valdez, 2000). Su migración en la primavera es del sur de Estados Unidos llegando hasta el estado Morelos, México, aunque hay colonias todo el año en su rango de distribución (Moreno-Valdez, 2000). El tamaño de las poblaciones naturales de murciélagos está en función de la abundancia de agaves en la zona norte de México (Moreno-Valdez et al., 2004). Se alimenta extensivamente de polen y néctar de los agaves y cactus (Alvarez y González-Q., 1970). Sus tamaños poblacionales actualmente no están bien definidos debido a las fluctuaciones por su condición migratoria, hábitos alimenticios y se cree que ha habido una disminución en su población (Moreno-Valdez et al., 2004).

Leptonycteris yerbabuena

El color de su pelaje es entre gris y café-rojizo; su rostro es elongado, cuenta con una pequeña nariz triangular en forma de hoja, sus orejas son relativamente pequeñas y una cola diminuta. En general las medidas craneales son más pequeñas que las de *L. nivalis*, y las dos especies difieren entre sí en el largo del tercer dedo (<15 mm de la última falange en *L. yerbabuena*, > 15 mm en *L. nivalis*). Esta es la segunda especie de murciélagos nectarívoros más grande en tamaño de la subfamilia Glossophaginae, un adulto puede llegar a pesar entre 18 y 30 g (Nowak, 1994). *L. yerbabuena* puede ser distinguido de *Choeronycteris mexicana*, por el tamaño del cuerpo y hocico menos largo y por que carece de cola (Fleming, 1994).

Migra al sureste de Arizona durante el verano cuando se encuentra el pico más alto de floración de *A. palmeri* (Ober, 2004). Mientras en primavera y verano se encuentra en casi toda su área de distribución (SW de Norteamérica y a lo largo de México), en otoño-invierno sólo se localiza en zonas más inmersas en los trópicos (Rojas-Martínez et al., 1999; Moreno-Valdez, 2000). Siempre asociado a cactus columnares o agaves en floración (Fleming, 1994). Horner y colaboradores (1998) mencionan que puede llegar a viajar durante cinco horas por noche y alcanzar hasta más de 100 km de recorrido. Este

murciélago se encuentra en grupos muy numerosos de individuos que van de 1,000 a 100,000 en una sola colonia (Fleming, 1994).

Choeronycteris mexicana

El murciélago de lengua larga mexicano tiene una trompa larga y delgada, con una estructura en forma de hoja en la punta de la nariz, el antebrazo mide 42.0-48.0 mm de largo (Fleming, 1994). La cola mide aproximadamente 10 mm de largo, el pelaje dorsal va de café claro a café grisáceo oscuro y más pálido en los hombros y en las orejas es café-gris claro (Fleming, 1994), la lengua es larga y extensible (Cryan y Bogan, 2003).

La mayoría de las capturas registradas han sido en el norte de México, alimentándose de néctar y polen de varios cactus, agaves, y otras plantas como *Ipomea* y *Ceiba* y probablemente algunos insectos encontrados en las flores que visita (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2000; Cryan y Bogan, 2003; Rocha *et al.*, 2005). Generalmente se le encuentra en cavernas poco profundas, en ambientes tropicales (Cryan y Bogan, 2003). Se especula que hay fluctuaciones naturales en el tamaño poblacional y que hay disminución de sus poblaciones debido a la actividad humana (Arita y Santos del Prado, 1999).

Se encuentra en America Central y México hasta el sureste de Arizona, Suroeste de Nuevo Mexico y San Diego, California en Estados Unidos (Barbour y Davis, 1969; Cryan y Bogan, 2003). Las poblaciones de esta especie se componen de 15 individuos o menos (Cryan y Bogan, 2003).

Aves

Los colibríes se agrupan dentro de la familia Trochilidae. Son aves pequeñas que pueden pesar entre 2 y 20 g. Sus pies son pequeños y no están adaptados para caminar, pero los dedos si están adaptados para perchar. Tienen alas moderadamente largas y en punta, y brazos cortos pero con los huesos de la mano largos (Grant, 1968; Johnsgard, 1983). Este grupo consta de miembros insectívoros y nectarívoros del orden Apodiformes (Grant, 1968; Johnsgard, 1983).

La familia entera está confinada al Nuevo Mundo y tiene una distribución muy abundante en el trópico. Se conocen alrededor de 319 especies y México cuenta con

alrededor de 50 (Johnsgard, 1983). Se les ha asociado comúnmente a bosques tropicales, pero también son muy frecuentes en ambientes áridos y un poco más fríos (Grant, 1968; Johnsgard, 1983).

Los colibríes han desarrollado una forma de alimentación mixta, se alimentan de néctar y de insectos pequeños y arañas (Johnsgard, 1983). Su tasa de metabolismo es muy acelerada, debido al gasto energético que realizan (Grant, 1968; Johnsgard, 1983). Este grupo de aves se alimenta frecuentemente por intervalos durante el día, principalmente en la mañana antes del medio día y antes del anochecer (Grant, 1968). Al parecer estas aves son más atraídas por la concentración de azúcares, la tasa de producción de néctar, y el tipo de azúcar (proporción sacarosa/glucosa y glucosa/fructuosa) que les ofrecen las plantas (Johnsgard, 1983).

Los colibríes también pueden diferir en cuanto a la calidad de las visitas que llevan a cabo para que ocurra la polinización, dependiendo del tamaño del pico (Arizmendi *et al.*, 1996). Las adaptaciones que presentan los colibríes para visitar las flores se pueden identificar claramente en el desarrollo del pico alargado y la lengua bifurcada que ayuda a absorber el néctar por capilaridad (Proctor *et al.*, 1996).

Se han reportado en diversas ocasiones a colibríes visitando agaves, y su comportamiento típico de defensa de la inflorescencia es persistente (Martínez del Río y Eguiarte, 1987). En Ecuador, el colibrí gigante (*Patagona gigas*) es altamente dependiente de las flores de *Agave americana*, y su distribución parece que se extiende con la planta (Ortiz-Crespo, 1974) y más recientemente se reportaron visitas de colibríes a plantas de agaves del subgénero *Littaea* (Silva-Montellano y Eguiarte, 2003; Rocha *et al.*, 2005).

***Cynanthus latirostis*.**

Se distribuye desde Arizona, suroeste de Nuevo México, y sur de Texas en Estados Unidos y desde Tamaulipas, norte de Veracruz hasta Chiapas, en México; sus alas llegan a medir de 49 a 57 mm. Su peso oscila entre los tres y cuatro gramos. La coloración en adultos machos es generalmente entre verde-bronce metálico y grisáceo en la frente. En cuanto a los individuos hembras, la coloración es más opaca con tonos grises a cafés. Se les puede ver en zonas áridas generalmente en donde se encuentren mesquites y/o agaves (Johnsgard, 1983).

Eugenes fulgens.

Se distribuye desde el sur de Estados Unidos en Arizona y Nuevo Mexico, hasta los estados centrales de México y parte de Centroamérica. Sus alas miden de 69.5 a 76 mm y pesan de seis a ocho gramos. Los adultos machos presentan colores brillantes metálicos que van de violeta, azul y verde. En cuanto a las hembras, presentan bronce metálico y verde brillante, pero no es tan llamativo como el de los machos.

Esta es una de las especies que han sido reportadas como consumidores de insectos en las plantas que visitan; visita especialmente agaves (*A. americana* y *A. parryi*), en los cuales las flores atraen muchos insectos (Johnsgard, 1983), en Tehuacán su presencia en *Agave marmorata* ha sido confirmada.

Calothorax lucifer.

Su distribución va del suroeste de Texas hasta el Sur de México, Guerrero y Oaxaca, normalmente en elevaciones de 1200 a 2250 msnm. Sus alas miden de 36 a 44 mm y pesan entre tres y cuatro g. Los adultos machos presentan colores metálicos que van del bronce y verde-bronce, especialmente en la frente. El resto de la cola es de color más cercano al morado, y además presentan una mancha post-ocular. Las hembras presentan colores opacos, café o tonos grises. En el campo se les puede encontrar en zonas áridas con la presencia de agaves. En México normalmente se les encuentra en ambientes áridos. Esta especie, además de néctar, consume una buena parte de su dieta en insectos que encuentra en agaves (*A. americana*, *A. chisoensis*, *A. harvariana*, *A. lechuguilla* y *A. marmorata*) (Johnsgard, 1983; Ornelas *et al.*, 2002).

Insectos**Esfíngidos**

Son una familia (Sphingidae) dentro del grupo Lepidoptera, de un tamaño corporal de medio a grande, su cuerpo es algo pesado en comparación con las mariposas comunes y sus alas tienen una forma en punta. Algunas especies llegan a medir hasta 160 mm o más con las alas extendidas. La proboscis en muchas especies es muy larga, a veces más larga que todo el cuerpo (Triplehorn y Johnson, 2005). La mayoría son de hábitos nocturnos. Su

forma de alimentación es muy parecida a los colibríes principalmente por su forma de vuelo, en ocasiones se les ha llamado “polillas colibríes” (Proctor *et al.*, 1996; Triplehorn y Johnson, 2005). Se han realizado pocos trabajos referentes a su contribución en la polinización de las plantas, pero en general se sabe que el polen se puede pegar a sus cuerpos y/o proboscis y lo transportan a otras flores (Willmott y Búrquez, 1996).

Pocas especies han sido estudiadas en México en cuanto a su contribución a la polinización (Willmott y Búrquez, 1996), sin embargo se tiene la certeza que polinizan a *Merremia palmeri* e *Ipomea palmeri*. Especies como *Erynnis ello* y *Agrius cingulatus* son participantes frecuentes en la polinización de las especies de plantas antes mencionadas (Willmott y Búrquez, 1996). En el caso de los agaves, se han reportado visitas de *Hyles linneata* a diferentes especies de *Agave*, principalmente en zonas áridas o semiáridas (Silva-Montellano y Eguiarte 2002; Rocha *et al.*, 2005).

Agrius cingulatus. Es exclusivo del Nuevo Mundo, de hábitos nocturnos, su tamaño va de pequeño a mediano en cuanto a los tamaños comunes de los esfíngidos, posee una proboscis larga. Generalmente se asocia con plantas de géneros como *Ipomea*, *Convolvulus* y *Calystegia* (D’abrera, 1986).

Pachylia ficus. Se distribuye desde el Sureste de los Estados Unidos hasta Brasil y Uruguay. Es de tamaño mediano, con espinas abdominales fuertes y colores oscuros. Están asociados con árboles de *Ficus spp.* (D’abrera, 1986).

Sphinx lugens. Se considera Neotropical, su distribución se restringe al sur de los Estados Unidos hasta Honduras, pasando por México y Nicaragua. Es un esfíngido de tamaño pequeño y se le encuentra en plantas de las familias Acanthaceae, Labiatae, Oleaceae y Salicaceae (D’abrera, 1986).

Erinnyis obscura. Se han registrado capturas desde Arkansas hasta Uruguay, es un esfíngido muy común en todo el nuevo mundo, de tamaño pequeño y colores oscuros, se le encuentra asociado a plantas de los géneros *Philibertia* y *Cynachum* (Asclepiadaceae) (D’abrera, 1986).

Erinnyis ello. Es el esfíngido más común en el Nuevo Mundo, su distribución se ha determinado desde Canadá hasta Argentina, Uruguay y Chile. Es pequeño y de colores

oscuros, generalmente se le encuentra en plantas como la papaya (*Carica papaya*, Caricaceae) y/o *Jatropha sp.* (Euphorbiceae) (D'abrera, 1986).

Hymenoptera

Las abejas pertenecen al orden Hymenoptera que se caracteriza por la posesión de una “cintura de avispa”, la cual es una constricción entre el primer y segundo segmento del abdomen en los adultos (O'Toole y Raw, 1999).

El número de especies registradas en el mundo es alrededor de 25,000 (O'Toole y Raw, 1999). Casi todos los miembros de la familia Apidae son de origen tropical (Roubik, 1989). Las especies solitarias están comúnmente en zonas con climas estacionales donde las flores son abundantes sólo en algún tiempo del año (Roubik, 1989; O'Toole y Raw, 1999).

Una característica que diferencia a las abejas de las avispas, es que las abejas consumen polen y néctar y lo colectan para su descendencia en estados juveniles, más que alimentarse de otros insectos como el caso de las avispas (O'Toole y Raw, 1999). Al igual que otros insectos las abejas presentan estructuras bucales tanto para la succión del néctar como para morder estructuras florales (Roubik, 1989; O'Toole y Raw, 1999).

Debido a que en su mayoría las abejas presentan estructuras con las cuales acarrear polen, en cualquier momento pueden entrar en contacto con las estructuras reproductivas de las flores (estigma). De acuerdo con su comportamiento las abejas juegan un papel generalista u oportunista por lo que, de acuerdo a la disponibilidad del recurso ellas pueden explotarlo, independientemente de la especie de planta que visiten (Fenster *et al.*, 2004).

Halictidae

Esta familia cuenta con miembros que varían en tamaño de pequeños a medianos y son encontradas en todas partes del mundo. Muchas especies presentan coloración metálica. Esta familia incluye virtualmente casi todos los rangos sociales de comportamiento (O'Toole y Raw, 1999).

○ Halictinae

Los miembros de esta subfamilia se conocen como “sweat bees” por que en ambientes cálidos son atraídos por la transpiración humana. Algunos

géneros de esta subfamilia incluyen a: *Agapostemon*, *Augochlorella*, *Augochloropsis*, *Pseudochloropsis*, *Augochlora*, *Halictus* y *Lasioglossum*. La mayoría de las especies excavan para construir sus nidos bajo el suelo mientras que otras los hacen en viejos troncos (O'Toole y Raw, 1999).

Anthophoridae

Es una familia muy grande encontrada en todas partes del mundo. Muchas especies son robustas conocidos como abejorros. La mayoría de las especies son colectoras de polen, tienen un vuelo rápido y cuentan con una lengua muy larga (O'Toole y Raw, 1999).

➤ Tribu Centridini

La mayoría de las especies anidan en la tierra, mientras que otras excavan en troncos muertos. Vuelo rápido, tallas de media a grandes. Los dos géneros, *Centris* y *Epicharis*, están restringidos a los trópicos y partes con temperaturas cálidas de América. Todas las especies conocidas son solitarias (O'Toole y Raw, 1999).

Xylocopinae

Estas son las llamadas abejas carpinteras, llamadas así por sus hábitos de excavar sus nidos en troncos sólidos y también están organizados en tribus (O'Toole y Raw, 1999).

➤ Tribu Xylocopini

Hay incluidos tres géneros, de los cuales sólo *Xylocopa* se encuentra en América en temperaturas cálidas y áreas tropicales. Este género incluye algunas de las abejas más grandes conocidas, llamadas "abejas gigantes carpinteras". Algunas especies son sociales de manera temporal (O'Toole y Raw, 1999).

Apidae

Este grupo, comprende tres subfamilias, incluye todas las abejas altamente sociales (eusociales) (O'Toole y Raw, 1999).

➤ Tribu Bombini.

En este se encuentran los abejorros, los cuales viven en colonias temporalmente sociales. Estos se encuentran en todo el mundo, con excepción de Africa del Sur, el Sahara y Australia. Generalmente mezclan el polen recolectado con cera que ellas mismas secretan. Los dos géneros son *Bombus* y *Psithyrus* (O'Toole y Raw, 1999).

Se han registrado visitas de abejas en *Agave*, principalmente por *Apis mellifera* y especies del género *Xylocopa* (Gentry, 1972; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Eguiarte *et al.*, 2000; Slauson, 2000; Molina-Freaner *et al.*, 2003; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003; Rocha *et al.*, 2005), pero también llegan una serie de abejas solitarias del género *Lasioglossum* que sólo tienen un papel de robadoras de polen (Rocha *et al.*, 2005).

○ Avispas

Las “verdaderas avispas” construyen nidos en los cuales depositan el reservorio alimenticio para las larvas al igual que las hormigas y las abejas. En la naturaleza hay ejemplos claros de avispas que actúan como polinizadoras, entre ellas las avispas *Campsocolia*, que polinizan a la orquídea *Ophrys speculum* por pseudocopulación (Proctor *et al.*, 1996).

En el caso de las avispas sociales se ha pensado que en ocasiones que sólo utilizan como alimento a otros artrópodos pero también se ha registrado que llevan a sus nidos grandes cantidades de solución de azúcar y miel. Algunas especies de la superfamilia Vespidae visitan flores de las cuales extraen néctar, principalmente especies sociales (Proctor *et al.*, 1996).

3. Objetivos

Generales:

- Determinar y comparar la riqueza de visitantes que interactúan en la polinización de tres especies del género *Agave*, subgénero *Littaea* en la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.
- Determinar y comparar los patrones de visita y los horarios de actividad entre estos visitantes.

Particulares:

- Realizar la identificación de los distintos visitantes de las inflorescencias de las tres especies seleccionadas de agaves.
- Identificar de manera detallada los patrones y métodos de forrajeo de los visitantes.
- Registrar y comparar los horarios en los que cada una de las especies realiza su actividad de polinizador o visitante.
- Determinar si en el sistema se detecta algún tipo de competencia por polinizadores entre las especies de *Agave*.
- Establecer si existe evidencia de especialización en el sistema de polinización de cada especie de *Agave*.

4. Material y Método

4.1 Zona de estudio

La Barranca de Metztlán se encuentra ubicada en el estado de Hidalgo, entre los paralelos 98°23'00" y 98°57'08" Oeste; 20°14'15" y 20°45'26" Norte con elevaciones entre 1000 y 2300 msnm, y tiene una extensión es de 96,043 hectáreas. En el área se presenta un clima estepario, el cual registra una temperatura promedio anual de 20.2° C, y una precipitación pluvial de 437 milímetros por año. El periodo de lluvias ocurre de junio a septiembre. Su vegetación es principalmente matorral espinoso (Sánchez, 1978; Ortiz, 1980).

4.2 Selección de especies y sitios de estudio

Se realizaron observaciones y muestreos durante la época de floración de tres especies de *Agave* (*A. garciae-mendozae*, *A. striata* y *A. difformis*), que florecen de manera sincrónica (González, 2005; Rocha et al., 2005), específicamente en el mes de Julio. Las tres especies se sobrelapan en tiempo, y en ocasiones en espacio, para llevar a cabo el despliegue de recursos que dan lugar a la polinización. En ésta época del año se encuentra el sobrelapamiento de floración más grande en cuanto a especies de agaves; además se cuenta con datos de trabajos anteriores realizados en la barranca durante ésta época del año y para estas especies.

El sobrelapamiento espacial permite el contraste del proceso de polinización en especies diferentes de *Agave*, es decir que se pueden comparar las observaciones realizadas durante las 24 horas en individuos de especies distintas en un mismo día y en ocasiones en una misma localidad.

Se eligieron como sitios de estudio aquellos lugares que fueran accesibles, que tuvieran entre 20 y 25 inflorescencias activas en etapas medias (flores activas en la mitad de la inflorescencia), de forma tal que la población fuera atractiva para los visitantes y se pudiera considerar una población exitosa y bien establecida. La ventaja de considerar individuos sanos y con etapas de floración media fue que de esta manera se asegura que en dicha etapa las inflorescencias ya están ubicadas por los distintos visitantes como una fuente de alimentación.

Poblaciones de estudio:

Tabla 3. Ubicación geográfica de las poblaciones seleccionadas para este estudio.

Especie	Localidad	Coordenadas	Altitud
<i>A. difformis</i>	San Bernardo	20° 33' 37" N, 98° 40' 2" O	1700msnm
	El Durazno	20° 31' 20" N, 98° 40' 33" O	1400msnm
<i>A. striata</i>	San Bernardo	20° 33' 37" N, 98° 40' 2" O	1700msnm
	San Lucas de Allende	20° 24' 17" N, 98° 40' 3" O	1530msnm
<i>A. garciae-mendozae</i>	El Pirul	20° 27' 53" N, 98° 44' 55" O	1980msnm

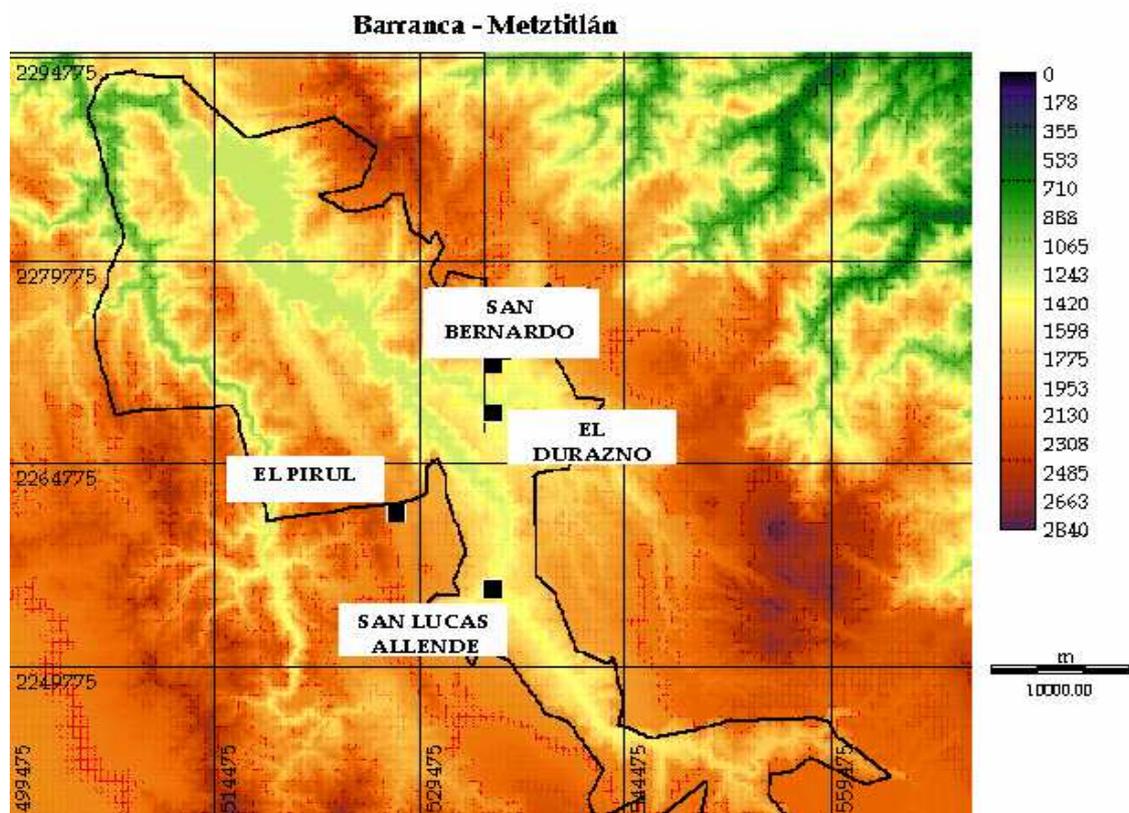


Figura 4. Delimitación de la Reserva de la Barranca de Metztlán y ubicación de las localidades de estudio. Modelo digital de elevación escala 1:50,000 (INEGI, 2006); valor de las coordenadas en UTM.

4.3 Filmación

En cada una de las poblaciones, referidas en la Tabla 3, se eligió una inflorescencia para ser filmada, que contara con una altura considerable, en su etapa media de floración y que en general el individuo estuviera sano (con un color verde en las hojas centrales, inflorescencia no seca, y flores funcionales bien formadas); basados en la idea del individuo más vigoroso que puede ser el más atractivo para los visitantes (Rocha *et al.*, 2005). Con la ayuda de un tripie se colocó una cámara de video (Sony Handycam; night shot-visión nocturna; modelo CCD-TRV318 zoom óptico de 20x, digital de 560x, formato Hi8) por individuo a una distancia de un metro, cambiando la pila y el casete cada cuatro horas (tiempo de duración de ambos) hasta completar 24 horas; en el caso de la localidad de San Bernardo en la cual se sobrelapan en el espacio las especies de *A. difformis* y *A. striata*, se usaron cámaras Sony Handycam formato miniDV (modelo DCR-HC21; Zoom Óptico 12x ; Digital 480x), en las que el cambio de batería y casete se realizó cada 1:30 h. hasta completar las 24 horas.

4.4 Método de colecta

Los organismos vivos se capturaron con redes de niebla y redes entomológicas, una vez concluido el período de filmación (24 horas), de esta forma se intentó no afectar el comportamiento de los visitantes con nuestra presencia o la de las redes. En cada población se colocaron tres redes de niebla durante cinco días, a una distancia de por lo menos 30 metros entre ellas, y a una distancia máxima de un metro de manchones de agaves que presentaran inflorescencias activas y sanas.

Las redes fueron revisadas en períodos de media hora durante toda la noche y por la mañana en periodos de una hora. En cada captura se identificaron a nivel de especie los murciélagos y colibríes, ambos con claves de identificación de campo (Medellín *et al.*, 1997; Peterson y Chalif, 2000).

En el caso de los murciélagos, se sacrificó únicamente un individuo por especie para posteriormente corroborar la identificación con un experto y fueron depositados en el Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo a

cargo del Dr. Alberto Rojas. Los insectos fueron capturados con redes entomológicas cuando visitaban inflorescencias dentro de la misma población, sin restricción alguna. Al ser capturados se utilizaron cámaras letales con acetato de etilo al 70%; los himenópteros se montaron en cajas entomológicas con alfileres, mientras que los esfíngidos se mantuvieron en bolsas enceradas y posteriormente se reblandecieron en cajas húmedas para manipularlos y montarlos en cajas entomológicas, en la ciudad de México.

Las abejas se identificaron con claves dicotómicas en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, bajo la asesoría de la M. en C. Olivia Yañez, los esfíngidos por su parte fueron identificados por el Dr. Jorge León Cortéz de EcoSur San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

4.5 Criterios de Identificación en video

El conteo de los organismos se realizó una vez identificadas las especies tanto en campo como en laboratorio. Basados en sus características se fijaron criterios de identificación principalmente para murciélagos y esfíngidos, debido a que la visibilidad en el monitor no permite la distinción de colores en grabaciones nocturnas, únicamente se consideraron algunos tonos más oscuros debido a la gran movilidad de los organismos.

Una vez hecha la revisión en los videos, para el conteo de visitas realizadas por los esfíngidos, se consideraron únicamente a las especies capturadas e identificadas para asociarlas con las observadas en la pantalla, y tomando en cuenta sus características más visibles, tratando de dar énfasis al tamaño, a la morfología y/o algún patrón de coloración (escala de grises) para designar una especie potencial basada en los criterios de identificación obtenidos anteriormente.

Debido a que en las secuencias de visitas de murciélagos se distinguían los tamaños, se tomó este criterio como referencia considerando que las cámaras están fijas y por lo tanto que las diferencias de tamaños son reales. *L. nivalis* se observó alrededor de una tercera parte más grande que *L. yerbabuena* (Alberto Rojas, comunicación personal), además del comportamiento al momento del forrajeo. *Choeronycteris mexicana*, gracias a su larga lengua no tocaba la inflorescencia con su cuerpo de manera violenta. A diferencia de *L. nivalis*, el cual al no contar con una lengua larga, debe meter el hocico en la flor, por lo que

entra en contacto, tanto con la cabeza como en ocasiones con la parte ventral de su cuerpo y patas, con la inflorescencia y por ende con las estructuras reproductoras.

Las especies de visitantes se agruparon por ordenes y familias y por hábitos de comportamiento, es decir, en diurnos y nocturnos, las localidades de estudio y la especie de *Agave* observada.

La medida a graficar es el número de flores visitadas por hora, las observaciones como se mencionó en la sección de materiales y método se realizaron durante 24 horas, por lo tanto en las gráficas se observa la actividad nula en algunas horas, ya sea de día o de noche dependiendo de los hábitos del visitante.

4.6 Riqueza de especies

Dos índices usados que combinan riqueza y uniformidad son el de Shannon-Winner y la expresión inversa del índice de diversidad de Simpson (Krebs, 1989). El índice de Simpson se calculó con la fórmula, $S = 1 / \sum (p_i)^2$, en donde p_i = la proporción de cada especie; el inverso de este mismo índice se calculó con la fórmula, $S_{\text{inversa}} = 1/D$ (Krebs, 1978).

El índice Shannon-Winner se calculó con la fórmula: $H' = -\sum (p_i \ln p_i)$, en donde, p_i = a la proporción relativa de cada especie muestreada (Krebs, 1989), tomando las proporciones a partir de las visitas registradas. Estos índices proporcionan una medida que permite comparar el grado de dominancia y de diversidad de los visitantes en las diferentes inflorescencias. Los valores de los índices de equitabilidad de Shannon y de Simpson varían entre 0 y uno donde 0 representa la máxima dominancia y uno la máxima diversidad (Begon et al., 1996).

Para determinar si existían diferencias significativas de la diversidad de visitantes entre las inflorescencias se utilizó el programa EcoSim 700 (Gotelli y Entsminger, 2004) realizando un análisis de rarefacción. Este análisis es similar a la prueba t, pero ésta es una prueba no paramétrica y se aplica a muestras que tienen un distinto tamaño o que presentan un esfuerzo colecta distinto (Hughes y Bohannan, 2004).

El índice de similitud de Sorensen se cálculo con la fórmula $S_s = 2a / 2a + b + c$. En donde a = el número de especies de la muestra A y B; b = número de especies en la muestra B pero que no están en la muestra A; y c = el número de especies en la muestra A, pero que

no se encuentran en la muestra B (Krebs, 1989). Posteriormente los resultados finales de éste índice fueron comparados con un árbol de similitud de las diferentes inflorescencias o sitios muestreados, el programa utilizado para correr los datos fue PHYLIP (– Phylogeny Inference Package, version 3.2 (Felsenstein, 1989)).

Se elaboró una tabla de contingencias con las inflorescencias por especie y sitio de observación y las especies de visitantes. Los resultados se analizaron de manera gráfica con un análisis de correspondencias para corroborar las relaciones mostradas por el árbol UPGMA de similitud. Dicho análisis se realizó con el programa estadístico JMP (SAS Institute, 1997), planteando el siguiente juego de hipótesis:

Ho: Las especies visitantes no muestran correspondencia con las inflorescencias observadas ($P > 0.05$).

Ha: Las especies visitantes muestran correspondencia con las inflorescencias observadas ($P < 0.05$).

4.7 Descripción de la conducta de los visitantes

Para considerar a los organismos como polinizadores potenciales, así como cuantificar las visitas, se revisaron los videos y con la ayuda de un cronómetro, Adidas Digi III (modelo 100231103, con cronómetro digital 1/100 sec). Para cuantificar la calidad de visitas y papel de los visitantes se contabilizaron las visitas que cumplieran los siguientes requisitos: i) el organismo tuviera contacto con anteras funcionales y/o el estigma en flores receptoras; ii) no se tomaron en cuenta visitas esporádicas o accidentales o que no tuvieran contacto con la parte funcional de la inflorescencia.

Para obtener datos relacionados las tasas y comportamiento en el forrajeo se realizaron las siguientes observaciones: número de visitas; horarios de actividad para cada especie de visitante; tiempo de visita; y flores visitadas. Tomando en cuenta cada visita sólo cuando el organismo tenía contacto con la inflorescencia. Cada visita se consideró como nueva, cuando el organismo salía del campo de visión del lente de la cámara, debido a que no se puede asegurar que se trata del mismo individuo.

Los horarios de actividad se tomaron con el reloj propio de las cámaras, en algunos casos en donde no se podía configurar el reloj en pantalla se anotó la hora en que

comenzaba la filmación y se grabó la hora en el audio del video. Los conteos se realizaron por hora de manera que se tuviera una forma gráfica que mostrara claramente el momento del día en que los diferentes organismos realizan su actividad en las inflorescencias.

Se utilizaron las siguientes categorías para clasificar a los visitantes: “polinizador primario” si el organismo remueve el polen y lo transfiere a una flor receptiva y el momento de mayor intensidad de producción de la recompensa floral coincide con su horario de actividad, “polinizador secundario”, “robador de polen” y “robador de néctar”. El criterio en el caso de polinizador secundario es el mismo que para polinizador primario, sólo que estos no cumplen con la primera condición, al menos no coincide el horario de mayor intensidad de actividad de forrajeo con el de mayor producción de recompensa por parte de las flores. Y para los robadores el único criterio que se consideró fue el hecho de que debido a su tamaño no tenían posibilidades de realizar la transferencia de polen por que no tenían contacto con estigmas receptivos, particularmente para los robadores de polen, también se observa que hay especies que abren las anteras antes de que el polen sea maduro.

4.8 Interacciones entre los visitantes

Con la revisión de los videos se obtuvieron datos como las interacciones agresivas entre los visitantes, éstas de igual forma se contabilizaron siempre que hubiera contacto entre individuos tanto de de la misma especie como de especies distintas y se identificó de acuerdo al vencedor. Se consideró la hora en la que ocurrieran dichos eventos para inferir la agresividad de los visitantes, la sobreposición de nicho y si hay competencia intra e interespecífica.

4.9 Sobreposición de nicho.

Se compararon las diferentes inflorescencias de acuerdo a su localidad con el índice de similitud proporcional, para determinar la sobreposición de nicho de los visitantes en las distintas inflorescencias, tanto por especie como en localidades (Kay y Schemske, 2003), además se calculó el mismo índice de manera en que se compararon las diferentes especies, es decir que se calculó el promedio del total de visitas de organismos a las inflorescencias y se calculó el índice de similitud proporcional con dichas medias.

$$PS = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n |P_{ai} - P_{bi}|}{2}$$

En donde P_{ai} es la proporción de visitas por especie en la inflorescencia A y P_{bi} es la proporción de visitas por especie en la inflorescencia B, este índice va de 0 a 1 y nos da una idea clara de que tanto se comparte el nicho (recursos florales) entre las diferentes especies de visitantes, es decir, cuando el resultado está más cerca ó incluso llega a 1, las especies de agave comparadas estarán compartiendo el mismo nicho (en cuanto a visitantes) y se pueda suponer que exista competencia entre los agaves. Por otro lado si el resultado está más cerca de 0, entonces las especies comparadas no comparten los mismos polinizadores.

5. Resultados

Se filmaron durante 24 horas cinco inflorescencias (Tabla 3) obteniendo un total de 120 horas continuas de grabación. A partir de dichas grabaciones se obtuvieron los datos que posteriormente se analizaron para arrojar los siguientes resultados.

5.1 Visitantes Florales y riqueza de especies

Se encontraron tres grupos de organismos como visitantes de las inflorescencias de *Agave*: murciélagos, aves e insectos. No todas las especies capturadas en las inflorescencias se observaron en todas las inflorescencias y/o en todas las especies de agaves. Sin embargo, por las capturas realizadas, las observaciones en video y registros anteriores de organismos realizando alguna actividad en las inflorescencias, se consideraron como polinizadores potenciales.

En cada grupo de visitantes se encontró un número diferente de especies, para murciélagos se encontraron tres especies y tres especies de aves, cinco de esfíngidos y ocho de himenópteros (Tabla 3).

Tabla 3. Especies capturadas en campo e identificadas en video en todas las inflorescencias.

Himenópteros	Esfíngidos	Colibríes	Murciélagos
<i>Apis mellifera</i>	<i>Agrius cingulatus</i>	<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Leptonycteris yerbabuena</i>
<i>Lasioglossum lasioglossum</i>	<i>Pachylia ficus</i>	<i>Cynantus latirostris</i>	<i>Leptonycteris nivalis</i>
<i>Bombus pensilvanicus sonorus</i>	<i>Sphinx lugens</i>	<i>Calothorax lucifer</i>	<i>Choeronycteris mexicana</i>
<i>Centris sp.</i>	<i>Erinnyis obscura</i>		
<i>Xylocopa Notoxylocopa tabaniformis illota</i>	<i>Erinnyis ello</i>		
<i>Xylocopa Stenoxylocopa micheneri</i>			
Polistinae (2 morfoespecies)			

Tabla 4. Número y porcentaje de visitas de las especies filmadas realizando alguna actividad sobre las inflorescencias.

Inflorescencias Especie visitante	<i>A. difformis</i> , El Durazno	<i>A. difformis</i> , San Bernardo	<i>A. striata</i> , San Lucas	<i>A. striata</i> , San Bernardo	<i>A. garciae-</i> <i>mendozae</i> , El Pirul
<i>Apis mellifera</i>	252 (65.63%)	139 (22.94%)	172 (13.32%)	66 (7.47%)	507 (33.42%)
<i>Lasioglossum lasioglossum</i>	0	60 (9.90%)	103 (7.98%)	38 (4.30%)	0
<i>Bombus pensilvanicus</i> <i>sonorus</i>	0	17 (2.81%)	0	1 (0.11%)	0
<i>Centris sp</i>	0	3 (0.49%)	5 (0.39%)	0	0
<i>Xylocopa Notoxylocopa</i> <i>tabaniformis illota</i>	0	1 (0.17%)	0	0	0
Polistinae	1 (0.26%)	88 (14.52%)	7 (0.54%)	1 (0.11%)	0
Polistinae (N)	1 (0.26%)	15 (2.47%)	5 (0.39%)	8 (0.91%)	0
<i>Eugenes fulgens</i>	0	0	0	7 (0.79%)	0
<i>Cynantus latirostris</i>	0	0	50 (3.87%)	0	0
<i>Agrius cingulatus</i>	0	13 (2.15%)	36 (2.79%)	0	26 (1.71%)
<i>Pachylia ficus</i>	30 (7.81%)	0	0	5 (0.57%)	2 (0.13%)
<i>Sphinx lugens</i>	10 (2.60%)	14 (2.31%)	20 (1.55%)	0	3 (0.20%)
<i>Erinnyis obscura</i>	0	0	10 (0.77%)	47 (5.32%)	0
<i>Erinnyis ello</i>	87 (22.66%)	15 (2.47%)	22 (1.70%)	78 (8.82%)	139 (9.16%)
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	3 (0.78%)	130 (21.45%)	477 (36.95%)	404 (45.70%)	408 (26.89%)
<i>Leptonycteris nivalis</i>	0	12 (1.98%)	215 (16.65%)	86 (9.73%)	404 (26.63%)
<i>Choeronycteris mexicana</i>	0	99 (16.34%)	169 (13.09%)	143 (16.18%)	28 (1.85%)
Total de visitas	384	606	1291	884	1517

Los grupos que presentaron un mayor porcentaje de visitas, en la mayoría de las inflorescencias, fueron los murciélagos (Tabla 4) seguidos de la abeja *Apis mellifera*, además de ser la más constante en cuanto a su presencia en las localidades, mientras que las especies con menor porcentaje fueron las abejas de mayor tamaño de los géneros *Xylocopa*, *Bombus* y *Centris* sin presencia en todas las inflorescencias.

Índices de Diversidad

El índice Shannon-Winner (Tabla 5) mostró que la inflorescencia con mayor diversidad fue *A. difformis* en la localidad de San Bernardo, y la inflorescencia menos diversa fue la misma especie pero en la localidad de El Durazno. Este índice considera que las especies que se muestrean al azar a partir de una población "indefinidamente grande", están representadas en la muestra dada. El valor de H se encuentra acotado entre 0 y $\log(s)$, tiende a cero en comunidades poco diversas, y es igual al logaritmo de la riqueza específica en comunidades de máxima equitatividad (Krebs, 1989).

El valor de E se acerca a cero cuando una o más especies dominan sobre las demás en la comunidad y se acerca a uno cuando todas las especies comparten abundancias similares. El valor de N se encuentra acotado entre 0 y s, tiende a cero en comunidades poco diversas y es igual a la riqueza específica en comunidades de máxima equitatividad (Krebs, 1989).

Con el índice de Simpson (índice de diversidad basado en la probabilidad de escoger dos organismos al azar que sean de diferentes especies en una comunidad) el resultado más elevado se encontró en la inflorescencia de *A. difformis* en San Bernardo y muy similar al resultado obtenido para *A. striata* en la localidad de San Lucas. Al igual que el índice de Shannon-Winner, el índice de Simpson mostró que la inflorescencia con menor diversidad de visitantes resultó ser de *A. difformis* en la localidad de El Durazno.

La Equitabilidad mostró parámetros cercanos a uno en la mayoría de las inflorescencias, excepto para la inflorescencia de *A. difformis* en la localidad de El Durazno la cual es la más cercana a 0.

El cálculo del inverso del índice de Simpson representa el número de especies efectivas en la comunidad, en este caso indica cuantas especies están de manera más constante en las inflorescencias (Krebs, 1989). Las inflorescencias de *A. difformis* en San Bernardo y *A. striata* en San Lucas mostraron que el número de especies efectivas estaban muy cercanas a cinco, lo cual indica el número de especies que se presentan de manera más constante. Para la inflorescencia de *A. difformis* en la comunidad de El Durazno, el número de especies más constante fue de dos.

Tabla 5. Índices de diversidad obtenidos a partir del número de visitas a las inflorescencias

	<i>A. difformis</i> , El Durazno	<i>A. difformis</i> , San Bernardo	<i>A. striata</i> , San Lucas	<i>A. striata</i> , San Bernardo	<i>A. garciae- mendozae</i> , El Pirul
Shannon-Winner (H')	0.976	2.040	1.871	1.704	1.455
Equitabilidad (E)	0.050	0.795	0.729	0.686	0.699
Simpson (D)	0.504	0.792	0.791	0.734	0.696
Inverso [1/ (1-D)]	2.017	4.814	4.788	3.763	3.299

A partir del análisis de Rarefacción se obtuvo una gráfica (Fig. 5) en la cual se observó la variación de las curvas de diversidad de las inflorescencias. El análisis se consideró a partir del último dato de la inflorescencia de *A. difformis* en la localidad de El Durazno, por ser ésta la de menor tamaño de muestra (384 individuos).

Las curvas más parecidas y que se sobrelaparon sin mostrar diferencias significativas fueron las inflorescencias de *A. garciae-mendozae* y *A. difformis* en la localidad del Durazno. Éstas dos inflorescencias en conjunto no presentaron diferencias significativas tampoco respecto de la inflorescencia de *A. striata* en la localidad de San Bernardo.

Las inflorescencias con mayor cantidad de especies de visitantes fueron *A. striata* en San Lucas y *A. difformis* en San Bernardo, por ende estas dos inflorescencias no presentaron diferencias significativas entre ellas. Sin embargo, la inflorescencia de *A. striata* en la localidad de San Bernardo tampoco muestra diferencias significativas respecto de las inflorescencias con mayor cantidad de especies de visitantes.

Finalmente las inflorescencias con mayor cantidad de especies de visitantes registradas (*A. striata* en San Lucas y *A. difformis* en San Bernardo) muestran diferencias claras y significativas respecto del par de inflorescencias con menor cantidad de especies de visitantes (*A. garciae-mendozae* y *A. difformis* en la localidad del Durazno).

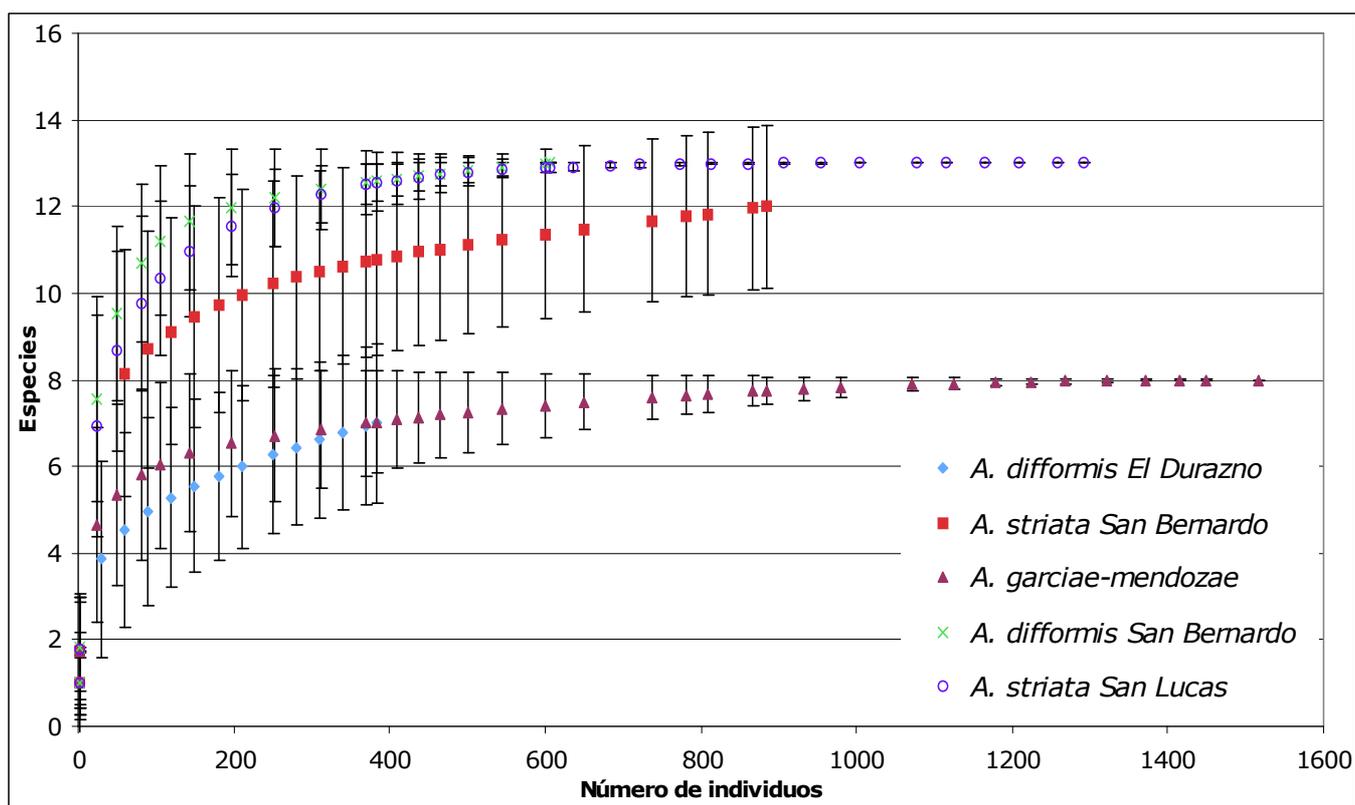


Fig. 5 Curvas de diversidad para cada una de las inflorescencias observadas. En el punto 384 del eje X se realizó la comparación entre las cinco muestras, se determinó que no hay diferencias significativas entre la diversidad de las cinco muestras.

El índice de similitud de Sorensen (Tabla 6) calculado para las diferentes inflorescencias en base a sus visitantes, muestra que las inflorescencias comparten la mayoría de las especies forrajeras.

La mayor similitud se observó entre las inflorescencias de *A. difformis* en la localidad de San Bernardo y *A. striata* en la localidad de San Lucas, seguidas de la similitud entre las dos inflorescencias de *A. striata*, mientras que en el otro extremo se encuentra la menor similitud entre las inflorescencias de *A. difformis* en la localidad de El Durazno y *A. striata* en la localidad de San Bernardo.

La inflorescencia de *A. striata* en San Bernardo comparte una similitud de 0.81 con la inflorescencia de *A. difformis* de la misma localidad y por ende se encuentra cercana a las dos inflorescencias anteriores. La inflorescencia que mostró la menor similitud respecto de las demás, fue la inflorescencia de *A. difformis* en El Durazno apenas por debajo de la inflorescencia de *A. garciae-mendozae*, la cual muestra una similitud de 0.8 con la inflorescencia de *A. striata* en San Lucas.

Tabla 6. Similitud de Sorensen de especies visitantes entre las diferentes inflorescencias

	<i>A. difformis</i> , El Durazno	<i>A. difformis</i> , San Bernardo	<i>A. striata</i> , San Lucas	<i>A. striata</i> , San Bernardo	<i>A. garciae-</i> <i>mendozae</i> , El Pirul
<i>A. difformis</i> , El Durazno	---				
<i>A. difformis</i> , San Bernardo	0.778	---			
<i>A. striata</i> , San Lucas	0.778	0.875	---		
<i>A. striata</i> , San Bernardo	0.774	0.811	0.820	---	
<i>A. garciae-</i> <i>mendozae</i> , El Pirul	0.783	0.778	0.8	0.77	---

El árbol de UPGMA (Fig. 6) obtenido a partir de la matriz de similitudes por índice de Sorensen muestra que las inflorescencias que compartieron la mayor cantidad de especies visitantes fueron: *A. difformis* en San Bernardo y *A. striata* en San Lucas a pesar de que éstas inflorescencias son las más lejanas entre sí.

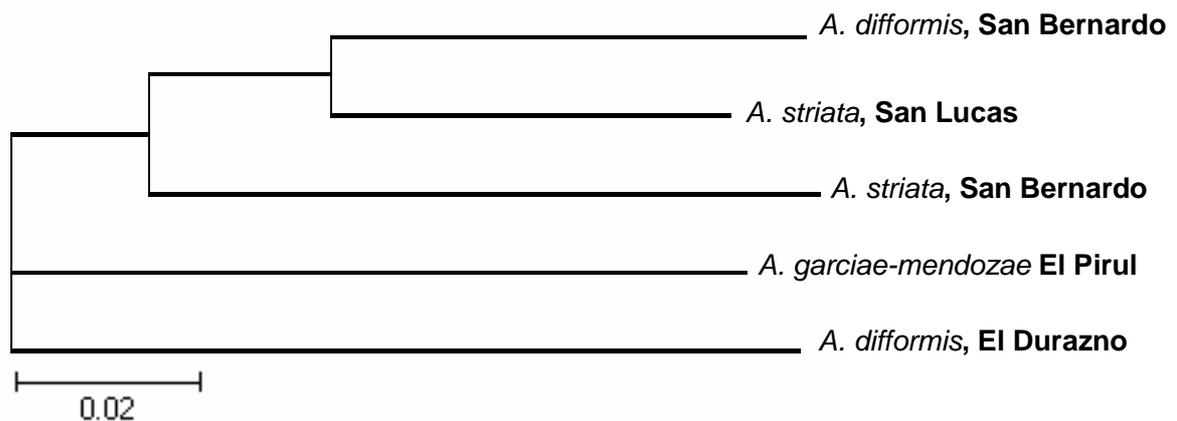


Figura 6. Árbol de UPGMA, obtenido a partir del índice de similitud de Sorensen entre las 5 inflorescencias observadas

De acuerdo al análisis de correspondencia ($X^2=12044.06$; g. L.= 68; $P<0.05$) (Fig. 7), se rechazó la Hipótesis nula (H_0), mostrando de manera gráfica que algunas especies visitantes tuvieron mayor “afinidad” a una o más inflorescencias, es decir que mientras más cercana esté un visitante de una inflorescencia en la gráfica, mayor correspondencia habrá entre estas dos entidades.

Las especies visitantes más céntricas en la gráfica mostraron mayor correspondencia respecto de las inflorescencias, mientras que los visitantes más lejanos tienen mayor “afinidad” a la inflorescencia que se encuentre más cercana a su ubicación.

En la figura 7, se puede observar que las especies de colibríes se encuentran cargados a las inflorescencias de *A. striata*, al igual que los murciélagos que se ubican en los cuadrantes izquierdos del plano, más cargados a las inflorescencias que fueron visitadas con mayor frecuencia y por todas las especies de este grupo.

Por otra parte las abejas y las avispas a excepción de *A. mellifera*, se encuentran más cercanas a las inflorescencias de *A. striata* y a la inflorescencia con menor cantidad de visitantes nocturnos, la inflorescencia de *A. difformis* en la localidad de El Durazno.

Los esfíngidos se ubicaron de manera más ordenada en toda la gráfica, se repartieron de acuerdo a su correspondencia con la inflorescencia que más visitas de dichas especies registró. Aunque *S. lugens* fue registrada en la mayoría de las especies y se ubicó más cercana a la inflorescencia que no registró prácticamente visitas por parte de los murciélagos.

En su mayoría los visitantes diurnos se ubicaron más cercanos a las dos inflorescencias de *A. striata* y la inflorescencia de *A. difformis* en la localidad de El Durazno. Ésta última con el registro más pobre de visitantes nocturnos. De igual forma tres de las cinco especies de esfíngidos (*A. cingulatus*, *E. obscura* y *S. lugens*) se ubicaron más cercanas a las inflorescencias con mayor presencia de visitantes diurnos.

Las tres especies de murciélagos se encontraron más cercanas a las inflorescencias de *A. striata* y *A. garciae-mendozae*, sin embargo se presentaron de manera constante en cuatro de las cinco inflorescencias.

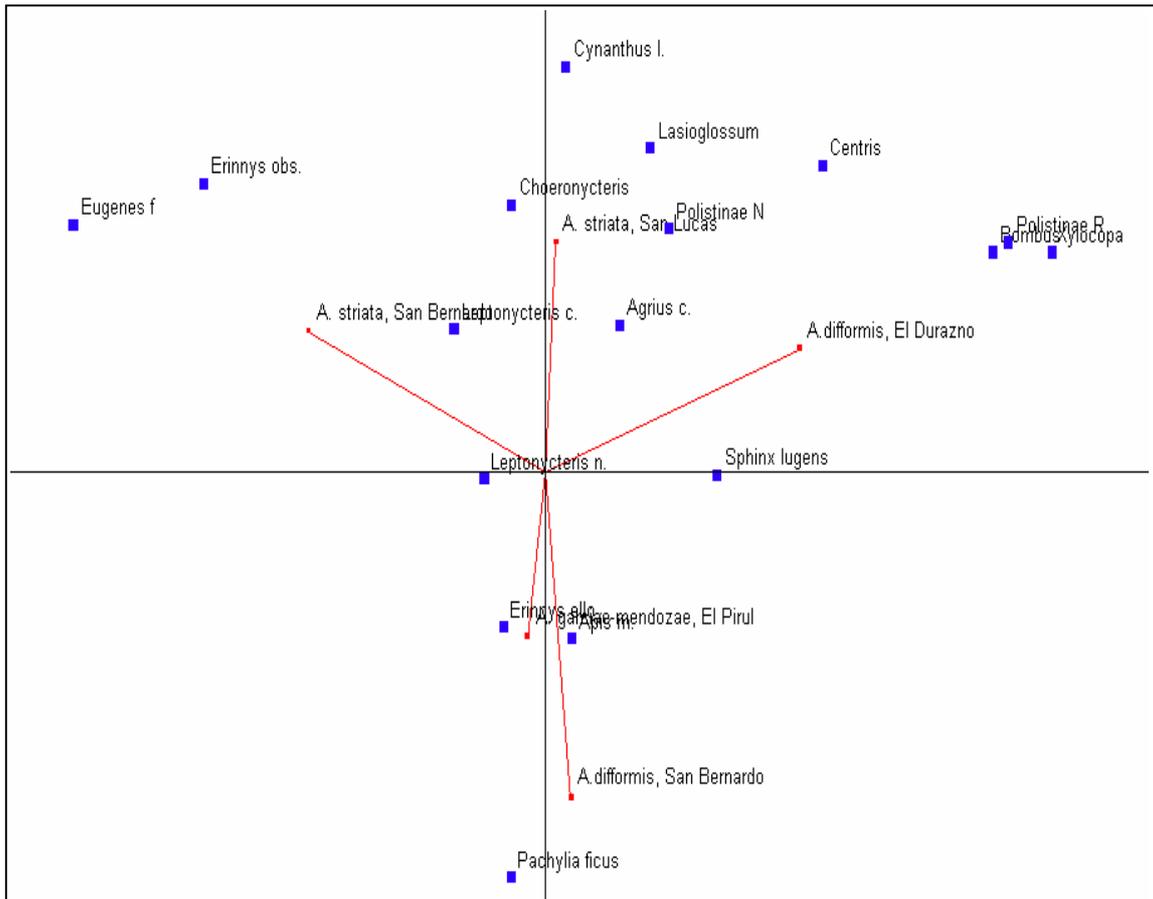


Figura 7. Análisis de correspondencia entre las inflorescencias y las especies de visitantes. Las líneas indican a las inflorescencias y los puntos a los visitantes.

5.2 Descripción de la conducta de los visitantes

Abejas:

Lasioglossum lasioglossum debido a su tamaño tiene la capacidad de entrar al cáliz y tomar el néctar sin tener contacto con las anteras y/o el estigma y tiende a abrir las anteras antes de que éstas maduren y liberen el polen.

A. mellifera presenta un tamaño mediano y esto permite el contacto con estructuras reproductoras de la planta, debido a esto se puede considerar como polinizador potencial y/o secundario, toca las anteras abiertas y en ocasiones se introducen el cáliz para buscar néctar. Se le puede tomar en cuenta como polinizador por su comportamiento y por la cantidad de flores aumentando las probabilidades de transferir polen por cada visita.

Las abejas del género *Centris*, *Xylocopa* y *Bombus* no presentan una frecuencia de visitas alta, sin embargo el contacto que tienen con la flor por el tamaño de su cuerpo puede

provocar que acarreen polen. En el caso de *A. garciae-mendozae* no se contabilizó ninguna abeja grande.

Avispas:

Las avispas tienen un comportamiento muy similar al de las abejas solitarias, sólo que éstas entran y salen de la flor y se mueven mucho entre las flores y a lo largo de la inflorescencia, en ocasiones entre las flores tanto donadoras de polen como con estigmas receptivos.

Las avispas observadas tienen diferentes tamaños: por un lado las avispas más grandes pueden tener contacto con anteras y estigma al introducirse a la flor, mientras que las avispas de menor tamaño de color negro no tienen contacto con estructuras reproductoras, su frecuencia de visitas no fue tan alta, su calidad de visitas tampoco se considera importante ya que en ocasiones se mantiene sin movimiento en una sola flor. Se les puede considerar como robadores u oportunistas.

Colibríes:

La forma de forrajear de los colibríes no muestra una forma especial que indique que pueden ser polinizadores importantes, su pico es muy largo y la forma en que se acercan a las flores no permite que su cuerpo sea tocado por las anteras, sin embargo su aleteo sí provoca un movimiento de las anteras, lo cual hace especular sobre el movimiento del polen en la inflorescencia, además de visitar también algunas flores en fase de estigma receptivo. La presencia de colibríes sólo se detectó en inflorescencias de *A. striata*, donde se presentó el comportamiento clásico de territorialidad de los individuos, protegiendo de dos a tres escapos. De acuerdo a los criterios mencionados anteriormente, se pueden considerar polinizadores secundarios.

Esfíngidos:

Tocan las flores con la proboscis y en ocasiones con las alas, hay una gran movilidad de los individuos entre las flores y lo realizan de manera muy rápida. En cada visita puede tener contacto con varias flores, esto quiere decir que en cada visita a la inflorescencia su calidad de visitante dependerá del polen que pueda transferir y con cada visita las

probabilidades de que esto ocurra aumentan, aunque no sea muy constante. Se alejan de las inflorescencias cuando los murciélagos realizan su actividad, se pueden clasificar como polinizadores secundarios.

Murciélagos:

Choreonycteris mexicana toca la flor con la lengua y sólo toca una flor por visita. Mientras que *Leptonycteris yerbabuena* choca con la inflorescencia teniendo contacto con varias flores a la vez. *L. nivalis* no solo choca con la inflorescencia si no que prácticamente arroja todo el cuerpo contra las flores y en ocasiones (en *A. striata*) este choque viene acompañado por un percheo en el que el cuerpo del murciélago mantiene contacto prácticamente con toda la sección de flores activas de la inflorescencia, también puede tener contacto con flores de estigma receptivo por el hecho de estirar todo su cuerpo sobre la inflorescencia, por lo que su rol en la polinización puede ser clasificado como primario.

5.3 Interacciones agresivas entre los visitantes

Las especies que visitaron las inflorescencias no lo hacían de manera aislada, durante los períodos de actividad en las inflorescencias había sobreposición en tiempo y en ocasiones en espacio.

Las interacciones entre los distintos visitantes son indicios de competencia intra o interespecífica. La mayoría de las interacciones se restringen a los horarios de producción de néctar, ya que en estos momentos los distintos organismos actúan sobre las flores para obtener un recurso común.

Se registraron las diferentes interacciones observadas en las inflorescencias y la hora en la que ocurrieron. En algunas inflorescencias la actividad fue mayor por parte de algunos visitantes, tal fue el caso de *A. mellifera* en la inflorescencia de *A. striata* en la localidad de San Lucas, donde se observaron la mayoría de las interacciones en un lapso de tiempo corto (una hora), en el horario de mayor actividad de forrajeo (Tabla 7).

Se clasificaron tres tipos de interacción agresiva entre los visitantes, i) Ambos individuos se retiran de la inflorescencia después del contacto; ii) Ambos individuos se mantienen en la inflorescencia pero en distinta flor cada uno y; iii) El “conflicto se da fuera de la inflorescencia”.

Para *A. mellifera* se registraron 13 contactos de diferente tipo, en su mayoría (10 contactos) se trataron del tipo i. Las interacciones que siguieron a estas fueron interespecíficas y en su mayoría fueron entre murciélagos del género *Leptonycteris* y esfíngidos, tres fueron entre *Leptonycteris* y *Erinnyis ello* y cuatro fueron entre *Leptonycteris* y *Agrius cingulatus*, de estas interacciones no se clasificaron en ningún tipo por que hubo un ganador, el murciélago. Se contaron dos conflictos entre murciélagos, uno antes de tener contacto con la inflorescencia de *A. striata* en San Bernardo y el otro un murciélago permaneció en la inflorescencia, nuevamente en *A. striata* pero esta vez en la localidad de San Lucas.

Tabla 7. Interacciones agresivas, forma y si los individuos mantienen su actividad dentro de la inflorescencia. El número indica la cantidad de interacciones (*Ambos individuos se retiran de la inflorescencia. **Ambas se mantienen en la inflorescencia en distinta flor. ***Encuentro antes de tocar la inflorescencia **** El murciélago permanece en la inflorescencia y el otro organismo se retira).

	<i>Apis</i> – <i>Apis</i>	<i>Bombus</i> – <i>Apis</i>	<i>Bombus</i> - <i>Bombus</i>	<i>Apis</i> - <i>Polistinae</i>	<i>Polistinae</i> - <i>Polistinae</i>	<i>Colibrí</i> - <i>Colibrí</i>	<i>Esfíngido</i> - <i>Esfíngido</i>	Murciélago - <i>Esfíngido</i>	Murciélago - Murciélago
<i>A. difformis</i> , San Bernardo	1	1*	1	1**	6, 1**				
<i>A. difformis</i> , El Durazno							1		
<i>A. striata</i> , San Bernardo								1***, 5*	1***
<i>A. striata</i> , San Lucas	1, 10* 1**, 1***					1		7****	1
<i>A. garciae-</i> <i>mendozae</i> , El Pirul	4*							1, 4*, 3**	

En la inflorescencia de *A. striata* en la localidad de San Bernardo no se registraron tantas interacciones como en la localidad de San Lucas, sin embargo se repitieron las interacciones entre los murciélagos y los esfíngidos, resultando nuevamente ganadores los murciélagos. La interacción más repetida fue *Leptonycteris* contra *Erinnyis*, de la que se registraron cinco “choques o conflictos” a las 21:00 horas y en esta inflorescencia también se registró un “choque” entre dos individuos de *Leptonycteris* a las 3:00 horas, debido a que no tuvieron contacto con la inflorescencia después del choque fue imposible determinar que

especie era cada uno y sólo se diferenció del género *Choeronycteris* por el tamaño. En total los contactos entre murciélagos y esfíngidos fueron de seis “choques”.

Otros himenópteros (avispa de la familia Polistinae) fueron registrados en la inflorescencia de *A. difformis* en la localidad de San Bernardo. Se registró un contacto entre una avispa con un individuo de *Apis*, también se observaron interacciones entre abejas de diferente especie, *Bombus* contra *Bombus*, *Bombus* contra *Apis* y *Apis* contra *Apis*.

La inflorescencia de *A. garciae-mendozae* registró interacciones abundantes. Para esta inflorescencia se registraron 12 “choques” tanto intra como interespecíficos. Las interacciones intraespecíficas se dieron en individuos de *Apis mellifera*, mientras que en los interespecíficos encontramos a *Leptonycteris* y *Erinnyis ello*, de los cuales tres fueron antes del contacto con la inflorescencia, cuatro en los que ambos se retiraron de la inflorescencia (al menos momentáneamente) y uno en el que *Leptonycteris* ganó, mientras que las interacciones de *Apis-Apis* siempre se retiraron ambos individuos de la inflorescencia.

Las interacciones se dieron en mayor medida en las inflorescencias que obtuvieron la mayor cantidad de visitas. A pesar de que se buscó que todas estuvieran bajo las mismas condiciones.

5.4 Horarios de actividad de los visitantes

Se filmaron 24 horas continuas de actividad en cada una de las cinco inflorescencias de tres especies de *Agave* subgénero *Littaea* tal como se mencionan en la Tabla 3 para obtener un total de 120 horas. La razón de registrar sólo cinco inflorescencias fue logística, por el tiempo en campo y la cantidad de videocintas disponibles.

Himenópteros

Los organismos que se registraron con mayor frecuencia en las inflorescencias fueron himenópteros, de los cuales *Apis mellifera* fue el representante que se localizó en todas las inflorescencias aunque su cantidad de visitas varía de una localidad a otra. Las flores visitadas para cada una de las inflorescencias también representan un número importante cuando se realizó un conteo final (1136 flores visitadas).

En *A. difformis*, localidad de El Durazno (Fig. 8) se contaron en total 1046 flores visitadas la gran mayoría por *A. mellifera*. Su actividad comienza alrededor de las 6:00 horas, justo al amanecer, y concluye en las horas de calor más intenso, alrededor de las 14:00 horas, para volver a realizar actividad moderada a las 17:00 horas y termina por completo con la llegada de la noche, a las 21:00 horas. La cantidad de especies de himenópteros en la inflorescencia de la localidad de El Durazno es mayor que el número de especies visitantes en San Bernardo para *A. difformis* (Fig. 9). En la localidad de El Durazno las tres especies de himenópteros realizaron mayor actividad total que la actividad presentada por 7 especies de esta misma familia en San Bernardo (1001). *A. mellifera*, nuevamente el visitante más constante mostró su mayor pico de actividad a las 10:00 horas con 95 flores visitadas.

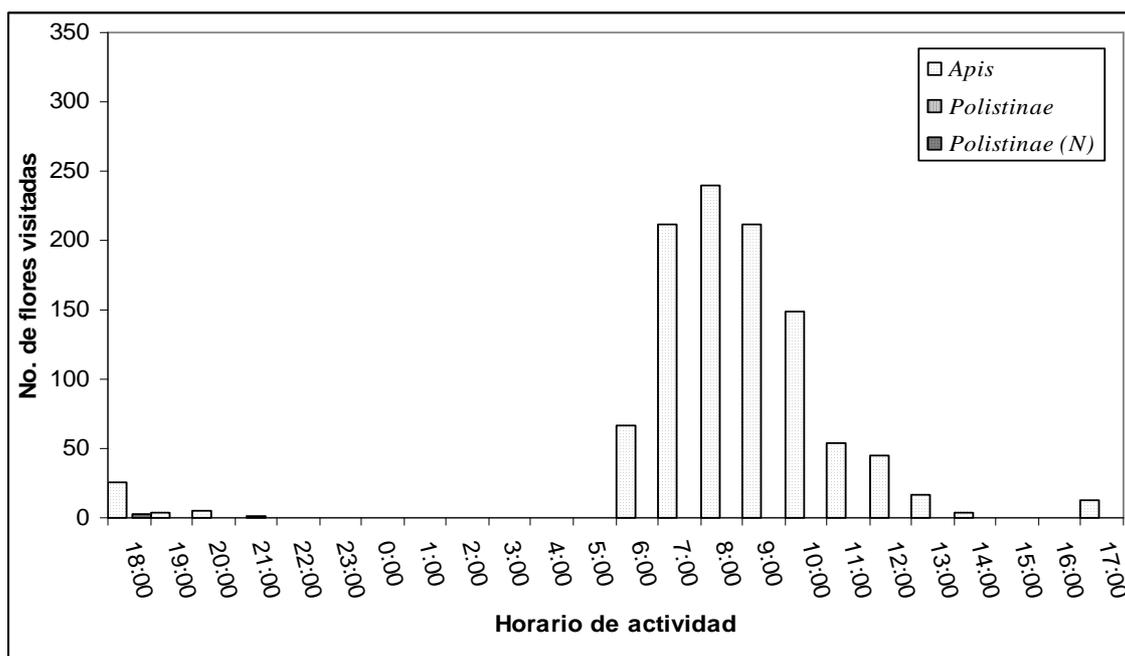


Figura 8. Flores visitadas por himenópteros en la inflorescencia de *A. difformis* en El Durazno. *A. mellifera* muestra su mayor pico de actividad a las 10:00 horas, visitó 95 flores.

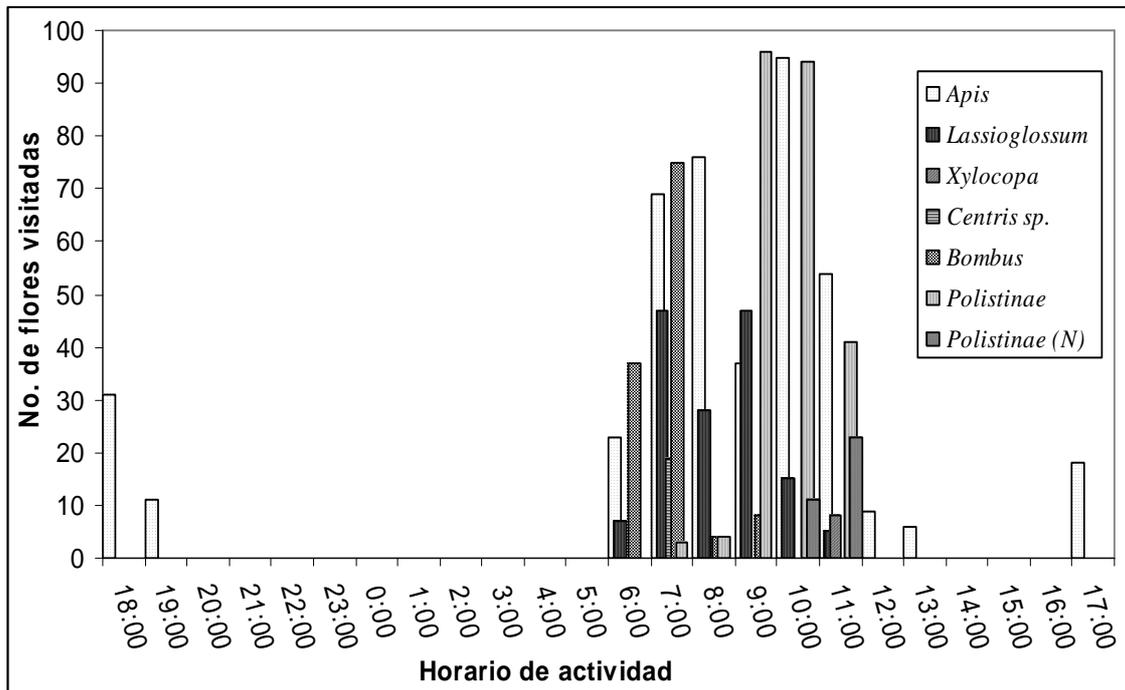


Figura 9. Flores visitadas por himenópteros en la inflorescencia de *A. difformis* en San Bernardo. *A. mellifera*, la avispa Polistinae, *Bombus* y *Lasioglossum* muestran actividad intensa entre las 6:00 am y 12:00 pm. Entre 50 y 100 flores visitadas por hora en ese lapso.

En la inflorescencia de *A. difformis* San Bernardo un visitante con una frecuencia notoria (96 visitas a las 9:00 horas y 94 visitas a las 10:00 horas) fue la avispa denominada en este trabajo como Polistinae. Otra especie con presencia notoria en la inflorescencia de San Bernardo fue la abeja solitaria del género *Lasioglossum* que comenzó su actividad en la mañana, 6:00 horas, con poca presencia, incrementándose a las 7:00 horas y se mantiene de manera constante entre 9:00 horas y 10:00 horas.

Las abejas del género *Xylocopa*, *Centris* y *Bombus* no visitan las inflorescencias con intensidad a lo largo del día, presentándose solo en algún momento del día (*Xylocopa* a las 11:00 horas con 8 flores visitadas; *Centris* 7:00 horas con 19 flores visitadas; y *Bombus* 6:00, 7:00, 8:00 y 9:00 horas con 37, 75, 4 y 8 flores visitadas respectivamente).

Los himenópteros se encuentran presentes en ambas inflorescencias de *A. striata*, pero al igual que las inflorescencias de *A. difformis* se pueden observar diferencias en la cantidad de flores visitadas mostrando un total de 953 flores visitadas en la localidad de San Lucas (Fig. 10), mientras que para la localidad de San Bernardo (Fig. 11) la cantidad es menor (333 flores visitadas). En la inflorescencia de San Lucas se presentó *Centris sp.*,

mientras que en San Bernardo se presenta *Bombus pensilvanicus*. Los horarios de actividad son también parecidos, en ambas inflorescencias presentaron actividad alrededor de las 16:00 horas. Nuevamente la especie con mayor presencia en ambas inflorescencias fue *A. mellifera*. En la localidad de San Bernardo, tanto la inflorescencia de *A. striata* como la de *A. difformis* muestran un patrón parecido por la mañana, los himenópteros comienzan su actividad de 6:00 a 12:00 horas, sólo que la presencia de otras abejas como *Lasioglossum* es menor en *A. striata* que en *A. difformis*.

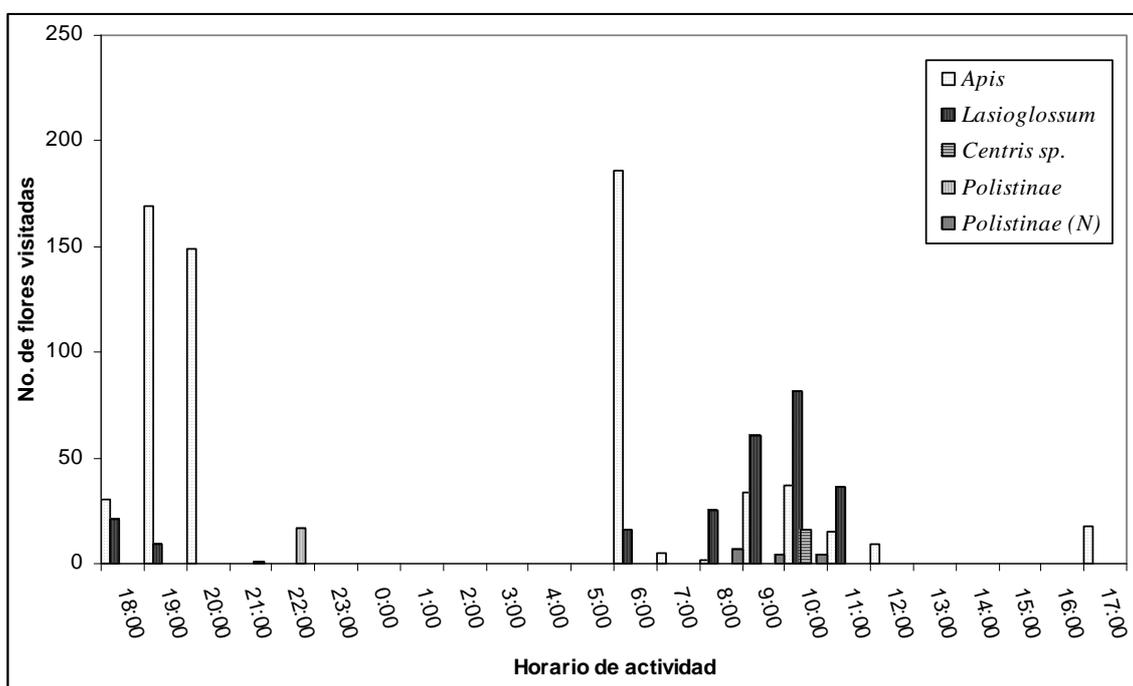


Figura 10. Flores visitadas por himenópteros en la inflorescencia de *A. striata* en San Lucas. *A. mellifera* muestra la mayor cantidad de flores visitadas (654) seguida de *Lasioglossum* con 250 flores visitadas.

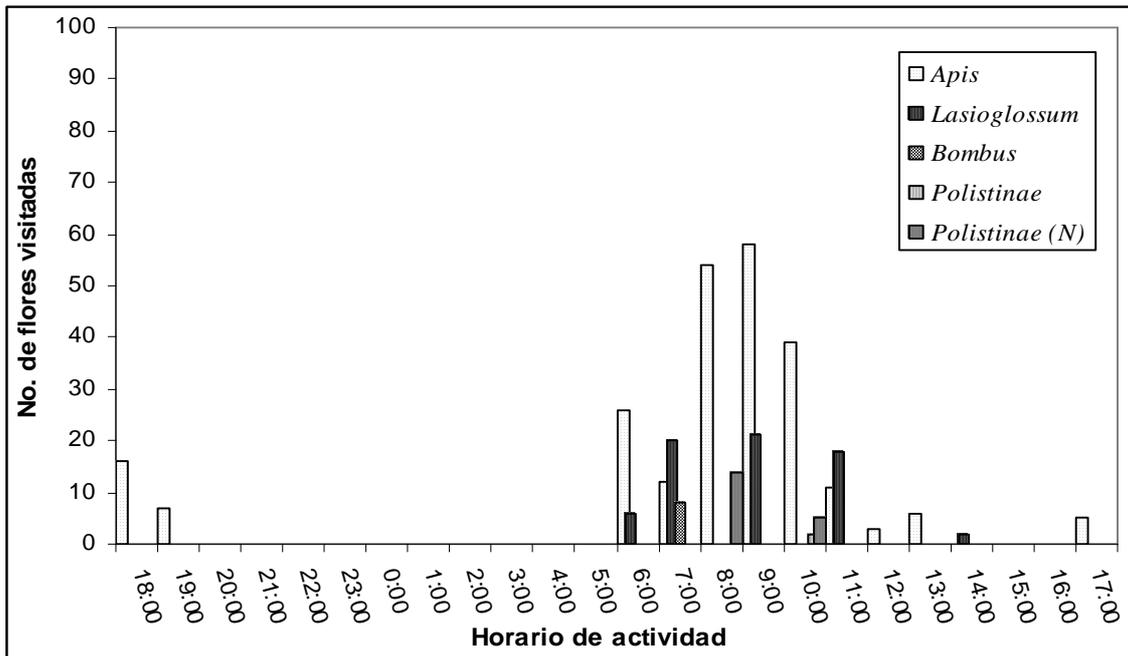


Figura 11. Flores visitadas por himenópteros en la inflorescencia de *A. striata* en San Bernardo. *A. mellifera* visitó 237 flores la mayoría entre las 5:00 am y 10:00 am. *Lasioglossum* visitó 67 flores.

Los himenópteros se presentaron en las inflorescencias de las tres especies y en las cinco localidades. La especie encontrada para todas las inflorescencias y que además registró mayor cantidad de flores visitadas fue la abeja introducida, *A. mellifera*.

En la inflorescencia de *A. garciae-mendozae* (Fig. 12) la única especie representante de todos los visitantes diurnos fue *A. mellifera*, que mostró dos picos claros de actividad al igual que en las otras inflorescencias, uno por la tarde que comenzó a las 17:00 horas, llegando a la máxima cantidad a las 20:00 horas (331 flores visitadas). A las 7:00 horas se llegó al mayor pico de actividad con 91 flores visitadas, llegando a su máxima cantidad de flores visitadas (680) a las 8:00 horas y terminando a las 14:00 horas.

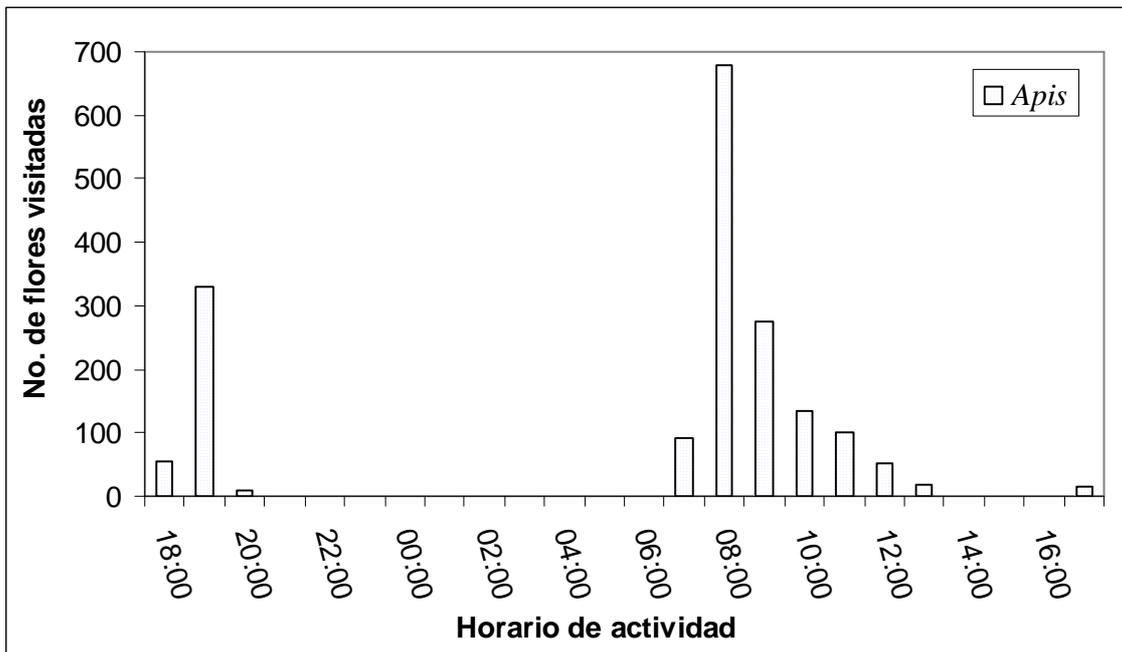


Figura 12. Flores visitadas por himenópteros en la inflorescencia de *A. garciae-mendozae* en El Pirul. Sólo se registró la presencia de *A. mellifera* durante el día con un total de 1761 flores visitadas, principalmente entre las 6:00 am y 12:00 pm.

Colibríes

Otro grupo de visitantes diurnos fue el de los colibríes, estos organismos fueron capturados con redes de niebla alrededor de las inflorescencias de los agaves, únicamente en inflorescencias de *A. striata* y no se registraron las mismas especies en ambas inflorescencias, cabe mencionar que se capturaron tres especies distintas (Tabla 3) pero sólo se reconocieron una en cada inflorescencia; la actividad de estos organismos también es variante de una a otra localidad, para la inflorescencia de San Lucas la actividad de *Cynanthus latirostris* (Fig. 13) fue mayor que la registrada para la inflorescencia de San Bernardo con la presencia de *Eugenes fulgens* (Fig. 14). Para la localidad de San Lucas se registraron un total de 608 flores visitadas y para la localidad de San Bernardo apenas alcanzó las 169 flores visitadas, el horario de actividad comienza en ambos casos a las 6:00 horas, sólo que en la inflorescencia de San Bernardo terminó alrededor de las 8:00 horas y en el caso de San Lucas terminó a las 12:00 horas, además de volverse a registrar la presencia del visitante a las 19:00 horas.

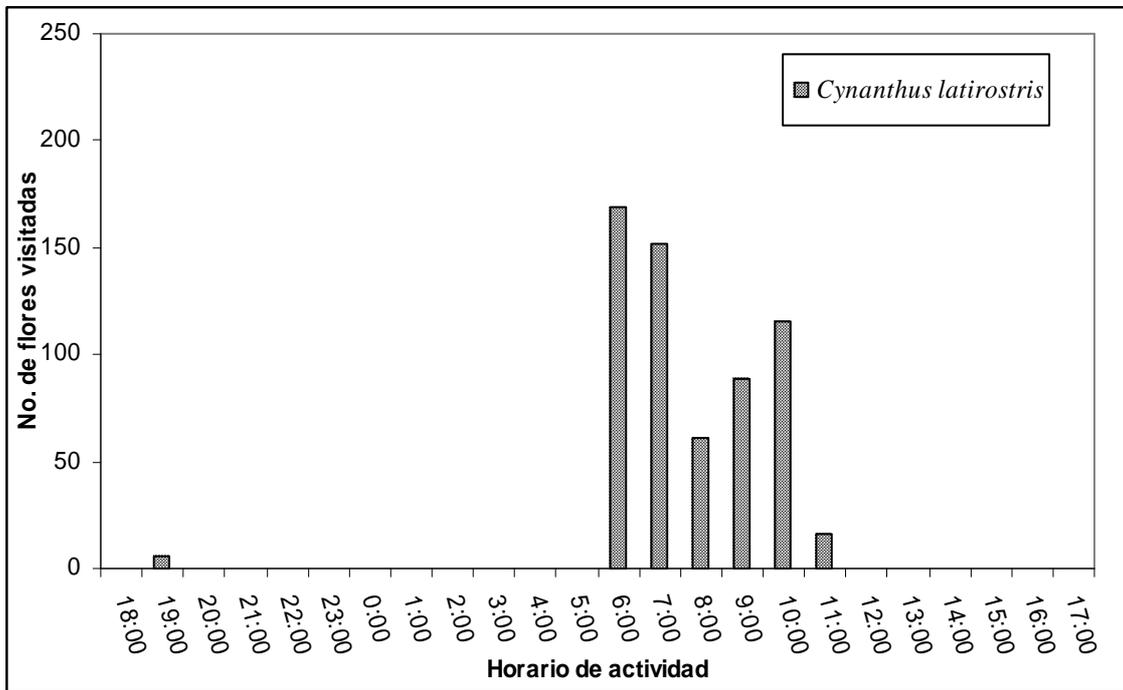


Figura 13. Flores visitadas por colibríes en la inflorescencia de *A.striata* en San Lucas. El visitante forrajeo en 608 flores durante todo el día.

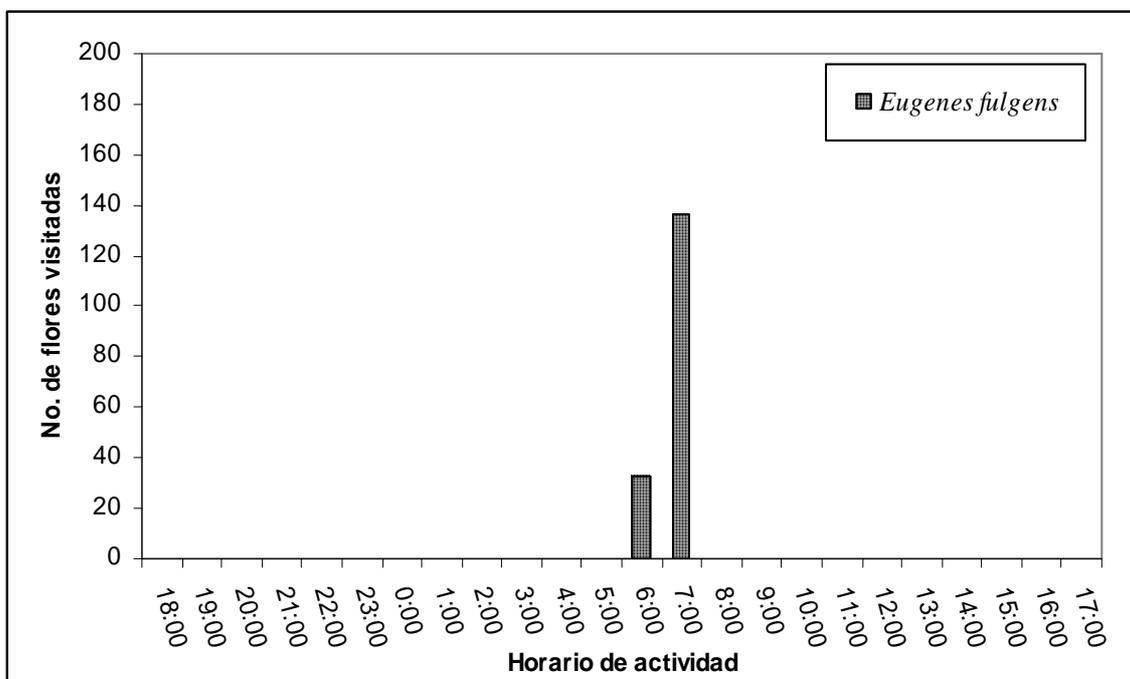


Figura 14. Flores visitadas por *E. fulgens* en la inflorescencia de *A.striata* en San Bernardo. Visitó 169 flores en total.

Esfíngidos

La fase nocturna de las inflorescencias muestra actividad constante, en esta fase se registraron insectos de la familia Sphingidae, todos son nocturnos y se capturaron cinco especies (Tabla 3). En todas las inflorescencias se apreciaron al menos una especie constante, *Erinnyis ello*. No en todas las inflorescencias se encontraron las mismas especies, aunque hubo representantes de este grupo que muestran actividad notoria.

En el Durazno, en la inflorescencia de *A. difformis* se registraron tres especies de esfíngidos visitantes de la inflorescencia (Fig. 15), su actividad fue constante comenzando de manera discreta a las 19:00 horas, al comenzar la noche y concluyendo antes del amanecer, a las 3:00 horas. La especie más constante fue *E. ello* con 254 en toda la noche abarcando varias horas de actividad, seguida de *Pachylia ficus* que a las 22:00 horas registró prácticamente toda su actividad. *Sphinx lugens* que se hizo presente en dos momentos de la noche con su mayor actividad a las 23:00 horas con 36 flores visitadas.

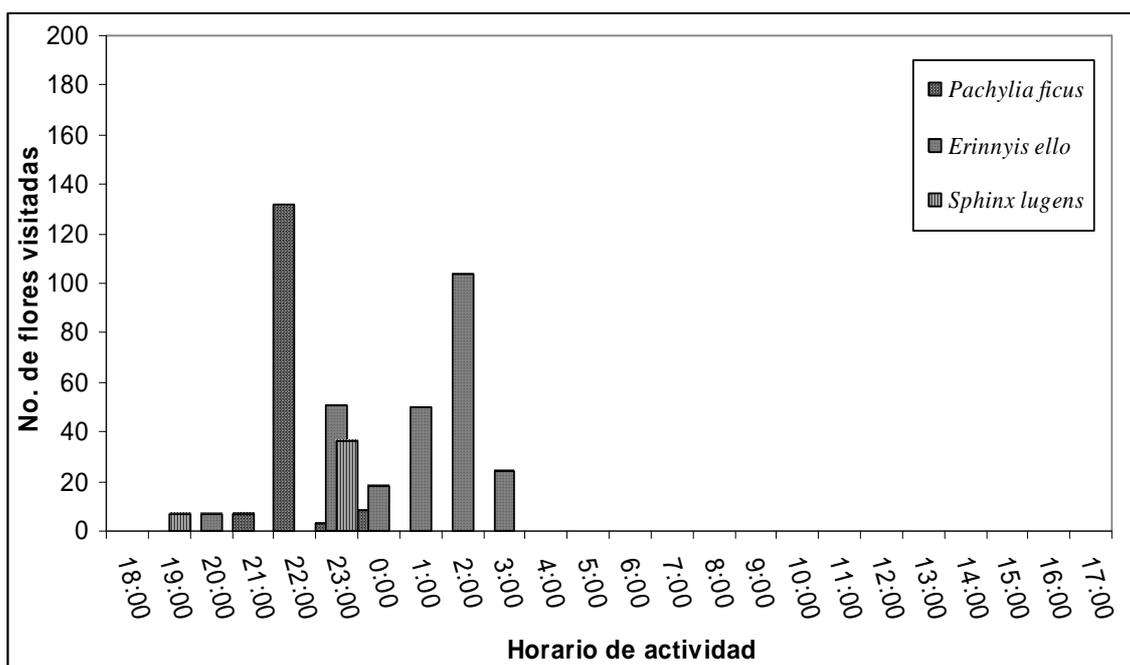


Figura 15. Flores visitadas por esfíngidos en la inflorescencia de *A. difformis* en El Durazno. 254 flores visitadas por parte de *E. ello* y 132 de *P. ficus*

Para la inflorescencia de San Bernardo, encontramos nuevamente tres especies (Fig. 16), de las cuales dos se encontraron en las dos localidades de observación para este agave, *E. ello* y *S. lugens*, la tercera se trató de *Agrius cingulatus*. La actividad en San Bernardo por parte de los esfíngidos comenzó en las primeras horas de la noche, alrededor de las 19:00 horas con la presencia de *S. lugens*, que durante toda la noche presentó una actividad moderada con un máximo de 36 flores visitadas a las 23:00 horas. *E. ello* fue el esfíngido con mayor presencia durante toda la noche, llegando a su máxima actividad durante las 00:00 horas con 108 flores visitadas. *Agrius cingulatus* mostró una cantidad similar, con 109 visitas durante la hora 1:00.

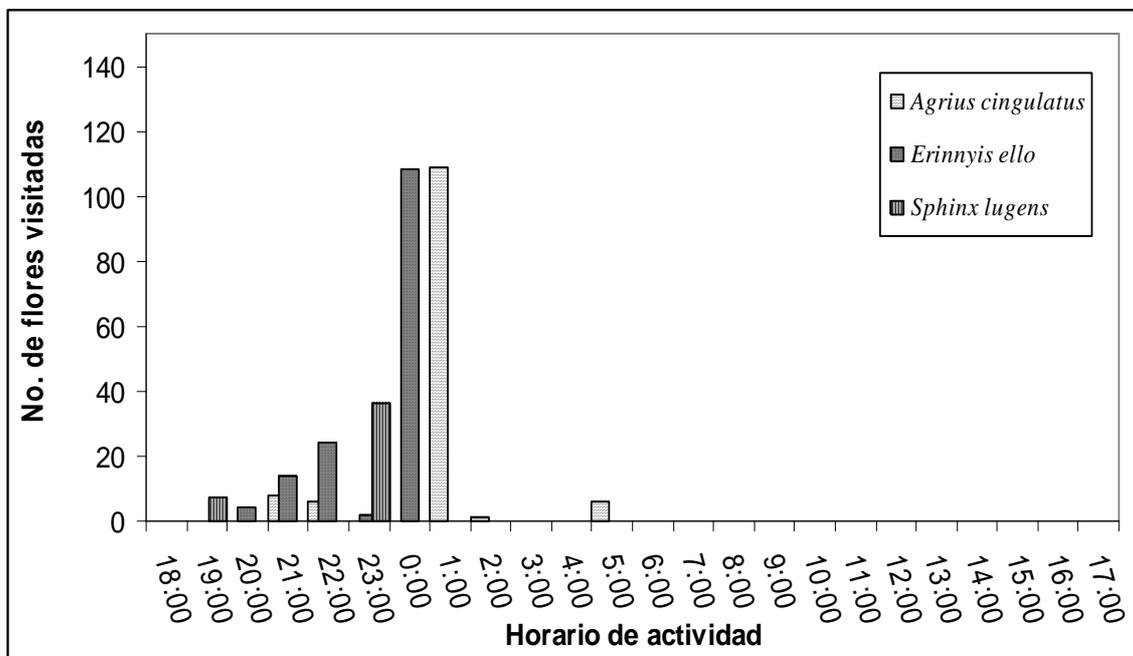


Figura 16. Flores visitadas por esfíngidos en la inflorescencia en *A. difformis* en San Bernardo. *E. ello* visitó 152 flores en toda la noche, *A. cingulatus* visitó 130 y *S. lugens* visitó 43.

Los registros para *A. striata* en la localidad de San Lucas (Fig. 17), muestran que la actividad comienza en la noche alrededor de las 20:00 horas con la presencia de *A. cingulatus* y *E. ello* y disminuye hasta la madrugada, a las 3:00 horas con la presencia de *E. obscura* que no se había presentado en las inflorescencias de *A. difformis*. En general todas las especies que se registraron para las inflorescencias de *A. striata*, fueron igualmente registradas para *A. difformis*.

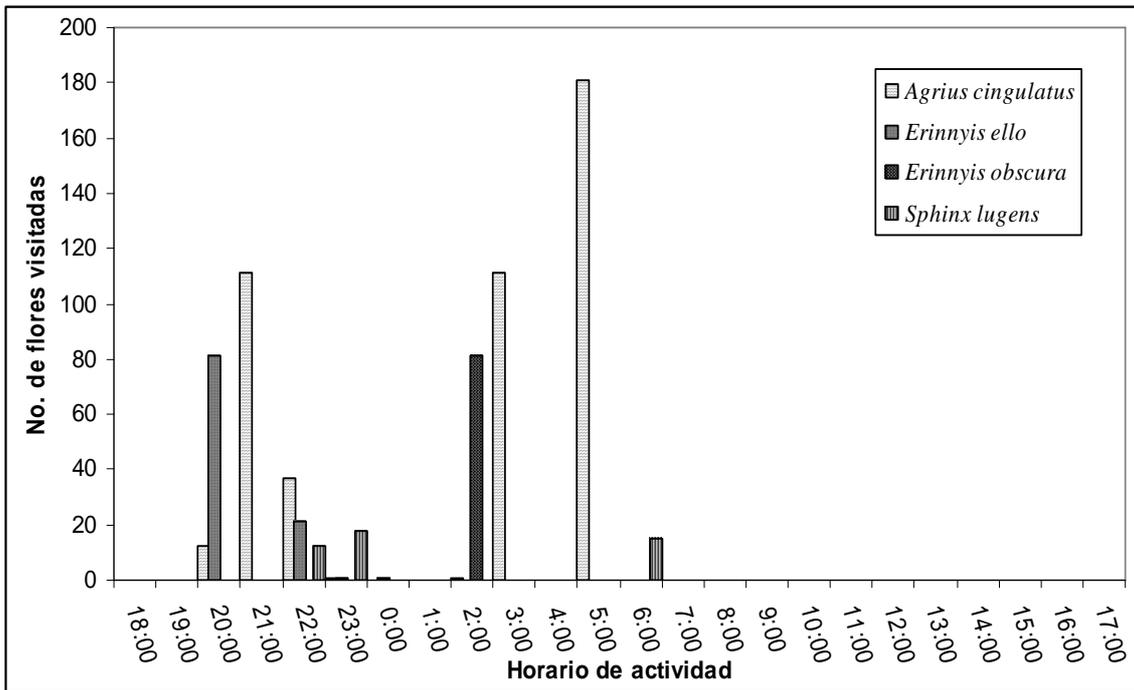


Figura 17. Flores visitadas por esfíngidos en la inflorescencia en *A. striata* en San Lucas. *A. cingulatus* visitó un total de 454 flores en toda la noche seguido de *E. ello* con 104 flores visitadas.

El esfíngido con mayor cantidad de flores visitadas para la inflorescencia de San Lucas fue *A. cingulatus*, mostrando dos picos de actividad, el primero a las 21:00 horas y el segundo entra las 3:00 y 5:00 horas con 111 y 181 flores visitadas respectivamente; el segundo visitante con más actividad fue *E. ello*, en total la actividad de los esfíngidos durante toda la noche arrojó 684 flores visitadas.

En la localidad de San Bernardo, la inflorescencia de *A. striata* fue visitada por tres especies: *E. ello*, *E. obscura* y *P. ficus*. El total de flores visitadas fue de 537 (Fig. 18). *E. ello* comenzó su actividad en las primeras horas de la noche, 21:00 horas con 69 flores visitadas, llegando a su punto más alto de actividad a las 23:00 horas con 179 flores visitadas y disminuye hasta 20 flores visitadas a las 00:00 horas. *E. obscura* comienza su actividad a las 00:00 horas con 164 flores visitadas, su mayor punto de actividad y concluye a las 01:00 horas con 66 flores visitadas.

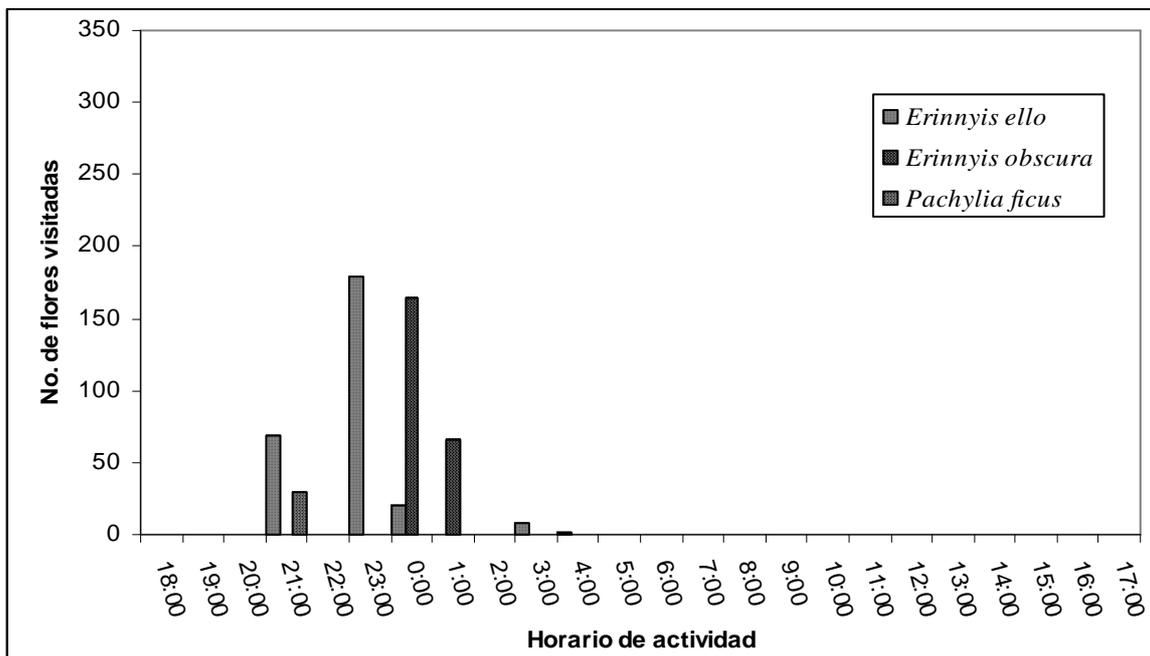


Figura 18. Flores visitadas por esfíngidos en la inflorescencia de *A. striata* en la localidad de San Bernardo. Las especies que visitaron con mayor intensidad y casi a la par fueron *E. ello* y *E. obscura* con 278 y 230 flores visitadas respectivamente.

La inflorescencia de *A. garciae-mendozae* fue visitada sólo por cuatro especies de esfíngidos (Fig. 19). La actividad comienza a las 18:00 horas. A medida que se incrementa la actividad también comienzan a aparecer todas las especies. *E. ello* se presenta a lo largo de toda la noche con su pico más alto a las 6:00 horas con 224 flores visitadas. La segunda especie con actividad intensa es *A. cingulatus* todas sus visitas fueron registradas a las 5:00 horas. Las otras dos especies, *S. lugens* y *P. ficus*, muestran apariciones esporádicas y con muy pocas visitas en total 12 y 52 respectivamente entre 6:00 y 7:00 horas.

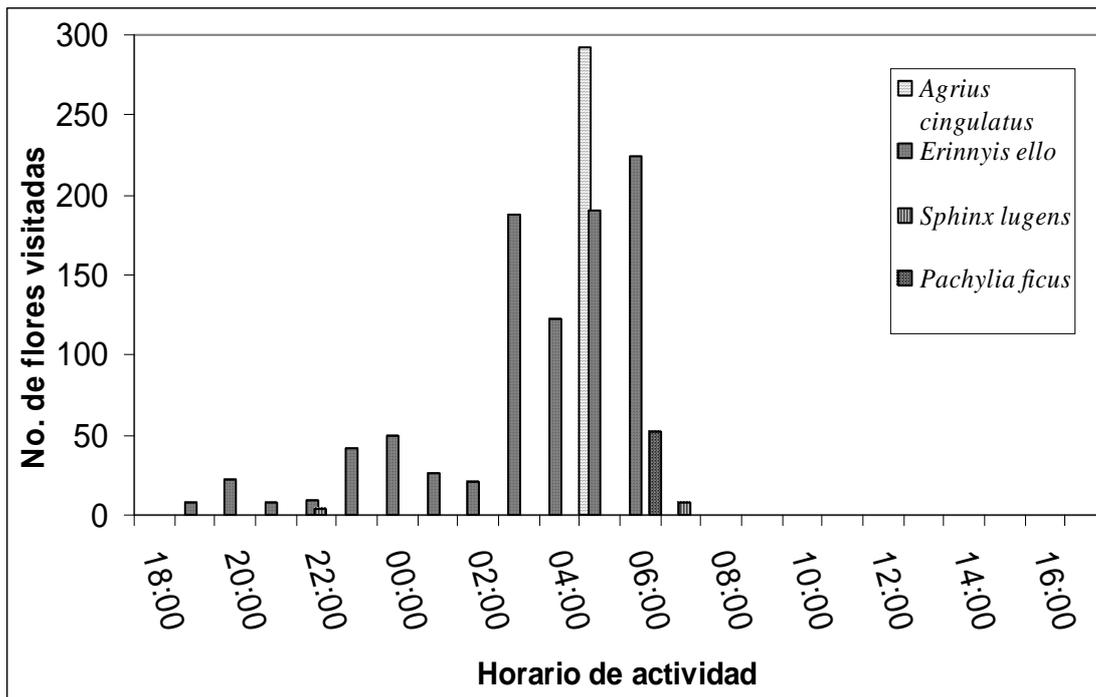


Figura 19. Flores visitadas por esfingidos en la inflorescencia de *A. garciae-mendozae* en El Pirul. La especie con mayor número de flores visitadas por la noche fue *E. ello* con 910. *A. cingulatus* visitó 292 flores.

Murciélagos

Los murciélagos fueron los visitantes florales más constantes después de las abejas, en todas las poblaciones hubo apariciones de éstos, sólo que en la inflorescencia de *A. difformis* de la localidad de El Durazno el único registro fue de *Leptonycteris yerbabuenae* y sólo en tres ocasiones 22:00, 23:00 y 1:00 horas (Fig. 20) que no se compara con las demás inflorescencias.

C. mexicana, *L. yerbabuenae* y *L. nivalis* aparecen en las demás localidades. En la localidad de San Bernardo la inflorescencia de *A. difformis* cuenta con un total de 241 visitas en toda la noche por parte de los murciélagos (Fig. 21), comenzando su actividad a las 23:00 horas y terminando en las primeras horas del día, 5:00 horas. El momento de mayor actividad en esta inflorescencia fue a las 00:00 y 1:00 horas.

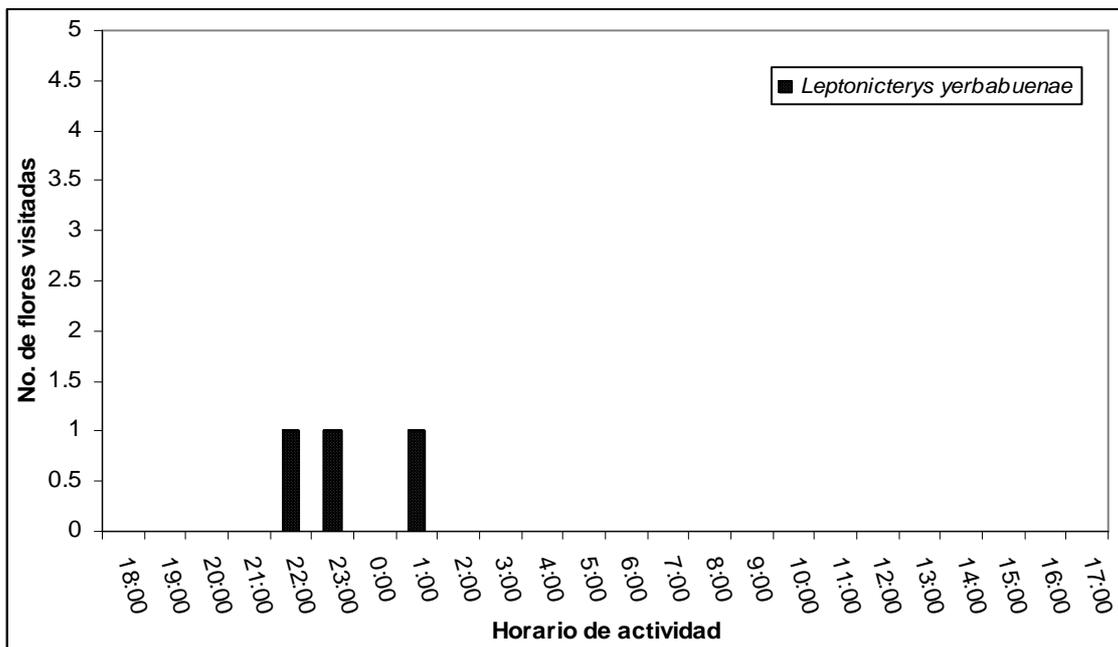


Figura 20. Flores visitadas por inflorescencias por murciélagos en la inflorescencia de *A. difformis* en El Durazno. Sólo se presenta *L. yerbabuenae* en tres ocasiones.

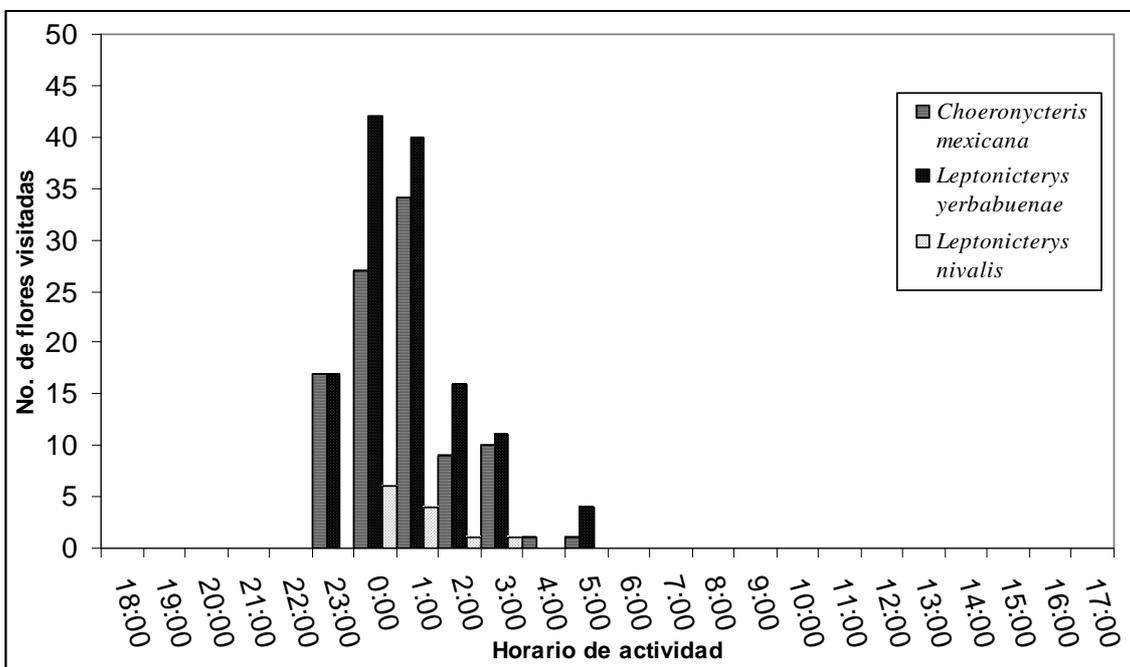


Figura 21. Flores visitadas por inflorescencias por murciélagos en la inflorescencia de *A. difformis* en San Bernardo. La especie de murciélagos con mayor número de visitas fue *L. yerbabuenae* con 130 visitas, seguido de *C. mexicana* con 99 visitas y *L. nivalis* que sólo registró 12 visitas.

En el caso de las inflorescencias de la especie *A. striata* el comportamiento por parte de *L. nivalis* fue distinto, en primer lugar las visitas fueron mayores que para *A. difformis* y por otro lado los individuos percheaban en la inflorescencia teniendo un contacto casi con la totalidad de su cuerpo y la sección de la inflorescencia con flores activas.

Para la inflorescencia de la localidad de San Lucas la actividad se comenzó a registrar a las 20:00 horas con la llegada de *L.yerbabuena*e y *C. mexicana* (Fig. 22); el mayor pico de actividad se alcanzó entre 2:00 y 3:00 horas en su mayoría por *L.yerbabuena*e. La actividad concluyó en el transcurso de la madrugada, a las 5:00 horas con la presencia de *L. yerbabuena*e y *L. nivalis* en poca cantidad. Las tres especies estuvieron presentes a lo largo de toda la noche.

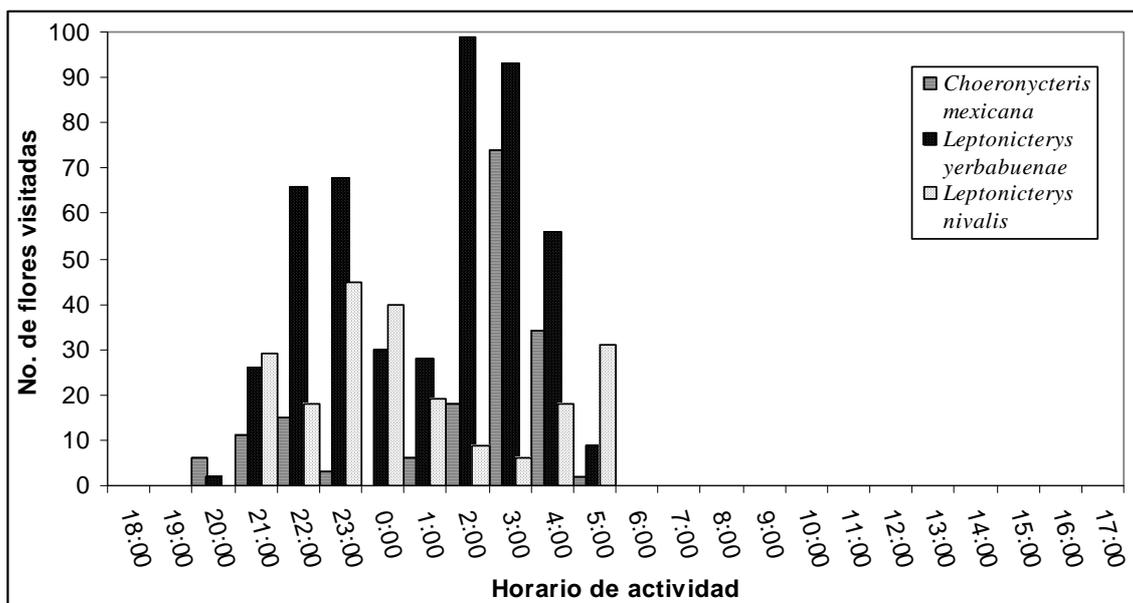


Figura 22. Flores visitadas por inflorescencias por murciélagos en la inflorescencia de *A. striata* en San Lucas. *L. yerbabuena*e con la mayor cantidad de visitas, un total de 477. Seguido por *L. nivalis* con 215 y *C. mexicana* con 169 visitas, en total fueron 861 visitas.

La localidad de San Bernardo también registró la visita de las tres especies de murciélagos. La actividad comenzó a las 21:00 horas con la aparición de las tres especies (Fig. 23); el mayor pico de actividad se registró a las 00:00 horas con visitas principalmente por *L. yerbabuena*e (90 en esa hora) y concluyó al amanecer, con la presencia únicamente

de *L. yerbabuena*. En total se registró un número menor de visitas, 633, aunque en general se mantuvieron constantes las tres especies.

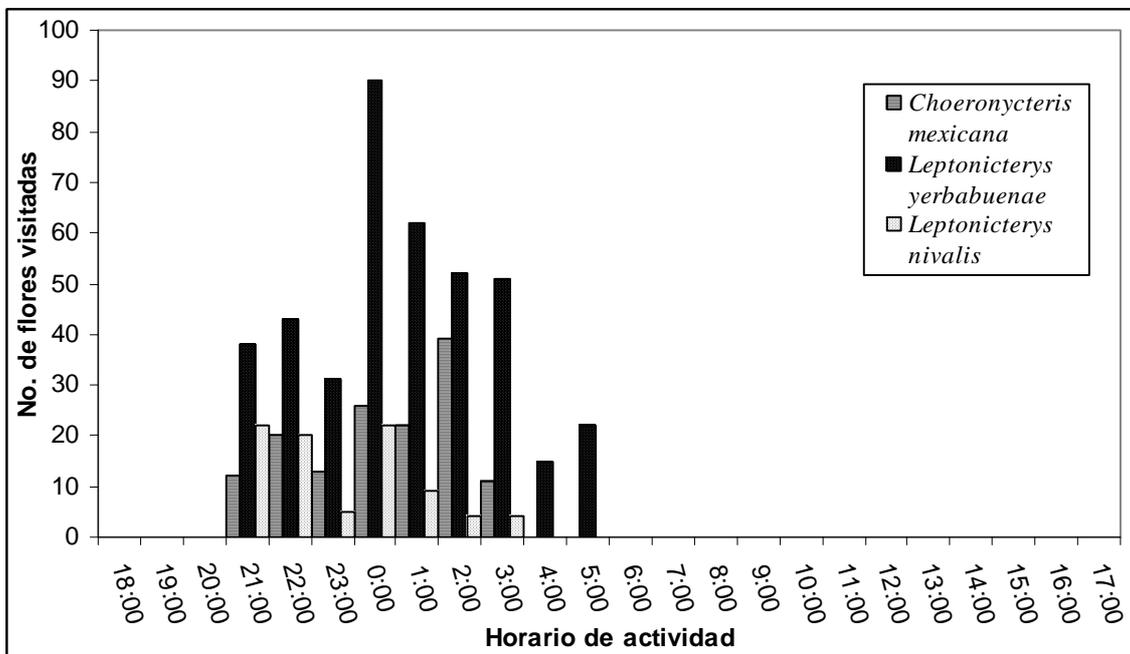


Figura 23. Flores visitadas por inflorescencias por murciélagos en la inflorescencia de *A. striata* en San Bernardo. La especie con mayor número de visitas fue *L. yerbabuena* con 404, seguido de *C. mexicana* con 143 y *L. nivalis* presentó 86 visitas

La actividad de *A. garciae-mendozae* en El Pirul comenzó a las 21:00 horas con la llegada de *L. yerbabuena* y *C. mexicana* con 6 y 2 visitas respectivamente (Fig. 24). El mayor pico de actividad se registró entre las 3:00 y 4:00 horas con la presencia de *L. yerbabuena* que se mantuvo constante a lo largo de toda la noche y *L. nivalis* con 128 y 115 visitas respectivamente en la primera hora. La especie con mayor cantidad de visitas fue *L. yerbabuena* con 408, pero con una cantidad muy similar en esta inflorescencia *L. nivalis* registró 404 visitas y en el caso de *C. mexicana*, ésta solo presentó un total de 28 visitas. El total de visitas por parte de este gremio fue de 840 visitas, fue la segunda inflorescencia con más número de visitas registradas para murciélagos después de la inflorescencia de *A. striata* en San Lucas que registró un total de 861 visitas.

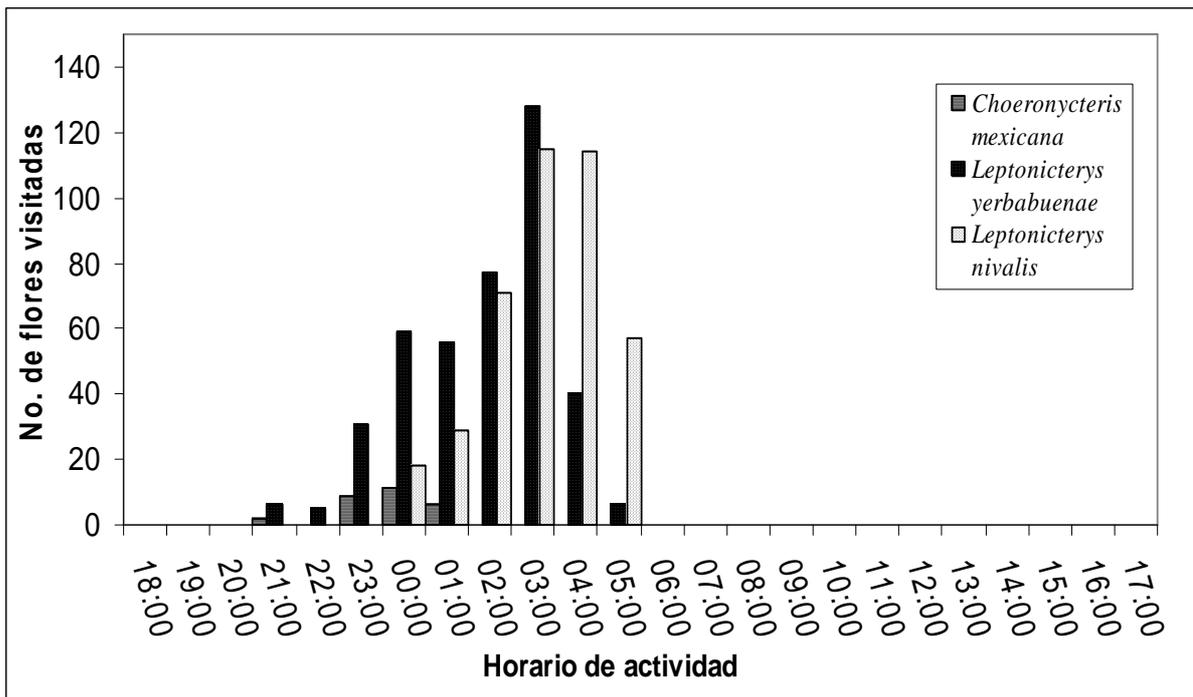


Figura 24. Flores visitadas por inflorescencias por murciélagos en la inflorescencia de *A. garciae-mendozae* en la El Pirul. La especie con mayor cantidad de visitas fue *L. yerbabuena* con 408 junto a *L. nivalis* que registró 404 visitas. *C. mexicana* solo presentó 28 visitas

5.5 Sobreposición de nicho

El índice propuesto por Kay y Schemske para las especies (Tabla 8) mostró que la especie *A. garciae-mendozae* comparte en mayor grado las especies visitantes con *A. difformis*, seguido de manera muy cercana por la similitud con *A. striata*, mientras que la mayor diferencia se encontró entre las especies de *A. difformis* y *A. striata*.

Tabla 8. Sobreposición de Kay and Schemske (2003) aplicado por especies de agaves.

	<i>A. difformis</i>	<i>A. striata</i>	<i>A. garciae-mendozae</i>
<i>A. difformis</i>	---		
<i>A. striata</i>	0.499	---	
<i>A. garciae-mendozae</i>	0.607	0.601	---

El mismo índice aplicado para comparar cada una de las inflorescencias (Tabla 9) muestra una mayor similitud entre las dos inflorescencias de la especie *A. striata*. La similitud entre la inflorescencia de *A. striata* en la localidad de San Lucas respecto de la inflorescencia de *A. garciae-mendozae* y la similitud entre esta última con la inflorescencia

de *A. striata* en la localidad de San Bernardo son muy parecidas y más cercanas a 1. El grado de similitud más bajo se calculó para las inflorescencias *A. difformis* en la localidad de San Bernardo, *A. striata* en San Lucas y *A. striata* en San Bernardo respecto de la inflorescencia de *A. difformis* en la localidad de El Durazno, éstas fueron más cercanas a 0. Las similitudes entre *A. difformis* en San Bernardo y El Durazno respecto de *A. garciae-mendozae* se mantuvieron en la tendencia de acercarse mas a 1.

Tabla 9. Sobreposición de Kay and Schemske (2003) aplicado por inflorescencias

	<i>A. difformis</i> , El Durazno	<i>A. difformis</i> , San Bernardo	<i>A. striata</i> , San Lucas	<i>A. striata</i> , San Bernardo	<i>A. garciae- mendozae</i> , El Pirul
<i>A. difformis</i> , El Durazno	---				
<i>A. difformis</i> , San Bernardo	0.164	---			
<i>A. striata</i> , San Lucas	0.178	0.508	---		
<i>A. striata</i> , San Bernardo	0.180	0.469	0.730	---	
<i>A. garciae- mendozae</i> , El Pirul	0.437	0.399	0.623	0.549	---

6. Discusión

6.1 Visitantes Florales

La cantidad de visitantes en las inflorescencias y la diversidad de grupos muestran la basta cantidad de recursos que ofrecen los agaves al momento de su reproducción, ya que los organismos registrados en las inflorescencias tienen características, hábitos y horarios de actividad muy variados.

Se corroboraron los grupos de visitantes anteriormente reportados, tanto en subgénero *Agave* como subgénero *Littaea*: esfíngidos, murciélagos, abejas y colibríes, pero lo importante en este trabajo es que se presentaron todos juntos para el subgénero *Littaea*, lo que anteriormente no se había reportado (Schaffer y Schaffer, 1977; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Arizaga y Ezcurra, 2002; Slauson, 2000; Ornelas *et al.*, 2002; Silva-Montellano y Eguiarte, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Ober y Steidl, 2004; Scott, 2004; Rocha *et al.*, 2005).

En trabajos anteriores se hacía la diferencia en ambos subgéneros de agaves en cuanto a la actividad de polinización que presentaban; agaves paniculados (subgénero *Agave*) en desiertos tropicales, presentan a los murciélagos como el polinizadores primarios (Arizaga *et al.*, 2000), pero en áreas extratropicales cerca del límite norte de la distribución de los murciélagos nectívoros, la presencia de insectos es muy importante. A pesar de la división en la que se reportaba la visita de murciélagos únicamente para subgénero *Agave* (Howell, 1981) la presencia de insectos también puede ser muy importante para su polinización (Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003).

En la Barranca de Metztitlán, que se encuentra en la zona central de México, se observaron por primera vez visitas por parte de insectos y murciélagos en el subgénero *Littaea* (Rocha *et al.*, 2005); el sistema de polinización de estos agaves puede ser generalista, tomando en cuenta las condiciones ambientales que los rodean, es una zona semidesértica y los recursos para las especies nectarívoras son escasos en todas las épocas del año.

En este trabajo sólo se contaron la cantidad de visitas y la cantidad de flores visitadas, y se tomó en cuenta el tamaño de los individuos y el contacto que pueden tener con las estructuras reproductoras. Esta parte de las observaciones es insuficiente para

determinar la calidad de las visitas y el papel que cada uno de los visitantes juega en el sistema, sin embargo la información sugiere que ciertos organismos pueden cumplir el papel de polinizadores bajo ciertas condiciones. Por ejemplo, la abeja común (*A. mellifera*) se encuentra en todas las inflorescencias y en ocasiones con mayor cantidad de visitas que los demás organismos, incluso en inflorescencias en las que los murciélagos no se encontraron; ésto puede ser un indicio de que las abejas pueden actuar como polinizadores emergentes en dicha inflorescencia.

Los agaves muestran síndromes de polinización nocturnos con diferencias en tiempo de la producción de néctar, con la excepción de *A. striata* que produce néctar en baja cantidad por la mañana (Rocha et al., 2005). El papel que juega cada uno de los visitantes en las inflorescencias y en la reproducción de los agaves sólo se podrá definir con parámetros de eficiencia de los polinizadores como: la cantidad de visitas, polen extraído, polen depositado, número de flores visitadas, contactos con estructuras reproductoras, tiempo de contacto con las estructuras reproductoras y semillas producidas.

Cuando se menciona que el sistema de polinización mostrado por las tres especies de *Agave* observadas pueden ser generalistas, es bajo la hipótesis de Heithaus (1982) y Tschapka y Dressler (2002). Dicha hipótesis menciona que la mayoría de las plantas ofrecen el recurso para quien sea capaz de tomarlos y esto aumenta sus posibilidades de éxito reproductivo. La idea de la planta generalista se asocia también con la idea propuesta por Fenster (2004) que plantea que los síndromes de polinización mostrados por las flores no siempre coinciden de manera precisa, ya que las plantas exponen sus recursos para todo aquel visitante que tenga las características para obtener la recompensa. De acuerdo con las observaciones realizadas esto ocurre en el sistema de agaves *Littaea* en donde todos los organismos, aunque sus formas son muy variadas, tienen la capacidad de obtener el recurso que buscan.

6.2 Riqueza y Similitud

La inflorescencia de *A. difformis* en la localidad de El Durazno no cuenta con las suficientes visitas de los diferentes organismos para mostrar dominancia de alguna de las especies, sólo por parte de las abejas; en este caso la abeja (*A. mellifera*) fue la especie que tiene mayor presencia en la inflorescencia, a pesar de que las cinco inflorescencias fueron

escogidas bajo los mismos criterios. En El Durazno en general los datos obtenidos fueron distintos para la inflorescencia de *A. difformis* respecto de la localidad de San Bernardo, teniendo principalmente visitas de organismos diurnos (*A. mellifera*).

El índice de Shannon-Winner da parámetros de diversidad medios (van de 0.97 a 2.04), es decir que la diversidad de visitantes en las diferentes inflorescencias está bien representada excepto, la inflorescencia de *A. difformis* en El Durazno, en la que no hubo presencia de varios himenópteros y sólo se presentó en 3 ocasiones un murciélago. En esta inflorescencia los índices mostraron los parámetros más bajos de todos, no se registraron tantas especies de visitantes diurnos (sólo *A. mellifera* y avispas, Polistinae) y por la noche solo se registró la presencia de 3 especies de esfíngidos y una de murciélagos, mientras que en las demás inflorescencias se registraron las tres especies de murciélagos, y varias especies más de himenópteros.

En las inflorescencias de *A. striata* se registró la presencia de aves (colibríes) durante la mañana, además de presentar visitantes que las cinco inflorescencias comparten. Esto puede ser un indicio de que las inflorescencias de esta especie muestran un rango mayor en cuanto a sus posibilidades de polinización, ya que si la polinización nocturna falla puede haber cierta compensación por parte de los colibríes.

Es probable que al realizar observaciones durante diferentes momentos en el día se pueda encontrar un visitante actuando en las inflorescencias con algunas limitantes como puede ser la escasa o nula producción de néctar y/o polen durante las horas de mayor temperatura, fenómeno que está ocurriendo en las observaciones realizadas.

Los índices de diversidad calculados muestran una parte del comportamiento del sistema, dan una idea del número de especies que se pueden tomar en cuenta como participantes reales en la polinización.

Similitud

Las inflorescencias con mayor similitud fueron las inflorescencias de *A. striata* con la inflorescencia de *A. difformis* en la localidad de San Bernardo. A pesar de que hay dos inflorescencias de diferente especie en una misma localidad (*A. striata* y *A. difformis*) no mostraron mayor similitud, tampoco son las más cercanas las dos inflorescencias de la misma especie tomando en cuenta que éstas incluso cuentan con un grupo de visitantes que

no se encuentran en las demás (los colibríes). Estas diferencias no se pueden considerar reales hasta que no se realicen observaciones representativas, es decir que se realicen repeticiones y de manera estadística averiguar si existen diferencias significativas.

6.3 Conducta de los visitantes

Papel de los visitantes

Es importante la observación de la conducta de los visitantes durante su actividad en la flor o en la inflorescencia. Éste es un parámetro más que apoya los experimentos de polinización para inferir la calidad en cada visita que realiza a la flor. Las diferencias entre organismos conducen de manera más clara, junto con los síndromes de polinización, a inferir el comportamiento del sistema y poder determinar su grado de especialización o generalización.

No todos los visitantes pueden actuar como polinizadores aunque tengan contacto directo con las anteras, debido a que en las visitas a flores con estigma receptivo no siempre habrá contacto y/o entrega de polen ya que el tamaño de algunos insectos les permite entrar hasta el perianto y tomar el néctar (Arizaga, 2000). El ejemplo en el sistema de *Agave* es el grupo de las abejas que al actuar en las flores entran en contacto con las anteras y estigmas gracias a su tamaño, al igual que las avispas de la subfamilia Polistinae. El efecto de ésta actividad no ha sido medido y por lo tanto no es posible determinar si es positivo o negativo para la reproducción de la planta, sin embargo puede ser complementario de la polinización nocturna.

Como ya se ha explicado anteriormente, los visitantes pueden o no actuar como polinizadores de acuerdo a la calidad de visitas a las flores, una primera condición de esto es el horario de actividad de los visitantes que debe coincidir con el horario de apertura de anteras (dehiscencia) y de producción de néctar. La primera condición es cumplida por dos grupos, los murciélagos y los esfíngidos. Otra condición importante es que cuando los visitantes florales realizan su actividad de forrajeo con el fin de obtener la recompensa ofrecida por la planta remueven polen que se pega a su cuerpo y/o lo transfieren a una flor receptiva. Si las dos condiciones anteriores se cumplen entonces se considera “polinizador primario”.

Dentro de las abejas visitantes también se encuentran individuos pertenecientes al género *Lasioglossum*, que realizan una actividad de robadoras de polen, rompiendo las anteras antes de la dehiscencia con lo que podrían provocar la inviabilidad del polen. La actividad de dichas abejas podría causar efectos en la adecuación, principalmente en la adecuación masculina, aunque este fenómeno no ha sido medido.

En el caso de la presencia de colibríes solo se registraron en inflorescencias de *A. striata*, ésta especie produce néctar en las primeras horas del día y al atardecer, a diferencia de las demás especies que son nocturnas. La actividad de estas aves no es tan intensa a diferencia de las abejas que se presentan constantemente y en todas las inflorescencias. Las aves utilizan su pico y su lengua para la extracción del néctar, en este caso la medición de la colecta de polen por parte de las aves es también necesaria para determinar su papel y calidad de polinizador para poder determinar su participación en el proceso de polinización.

Durante la etapa nocturna los visitantes más comunes son murciélagos que se comportan como los polinizadores primarios de las tres especies, su cuerpo abarca gran parte de la inflorescencia al chocar con ella y en casos como los murciélagos de la especie *L. nivalis* se mantienen en la inflorescencia para extraer el néctar de la mayor cantidad de flores posibles, haciendo casi imposible saber con cuantas flores tiene contacto en una sola visita. En este caso es inevitable el contacto con las estructuras reproductoras tanto donadoras de polen como en fase de estigma receptivo.

Por su parte los esfíngidos muestran una calidad de forrajeo propia de polinización, debido a que pueden visitar flores con anteras abiertas y con estigmas receptivos gracias al movimiento de sus alas y la introducción de la proboscis en la flor para extraer el néctar. El caso de estos organismos es especial, durante la noche esperan a que la inflorescencia no esté visitada por los murciélagos para no ser agredidos, al igual que los demás insectos su calidad de visita no es comparable con la calidad mostrada por los murciélagos, debido a que su contacto es directo con una sola flor. La posibilidad de fecundación disminuye conforme pasa el tiempo y con menor cantidad de polen acarreado.

Basados en los criterios de clasificación de visitantes y de acuerdo a los porcentajes de visitas obtenidos para las diferentes inflorescencias, así como sus formas de forrajeo, se propone el rol que juegan los visitantes en la siguiente tabla:

Tabla 12. Especies capturadas realizando alguna actividad sobre las inflorescencias, agrupadas por categoría, así como el papel que juegan como visitantes de las inflorescencias según Inouye (1983), Navarro (2000) y Fenster (2004) y la especie de agave en la que fueron observadas.

Grupo	Nombre de especies	Papel como visitante	Agave visitado
Murciélagos	<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	Polinizador Primario	<i>A. garciae-mendozae</i> <i>A. striata</i> <i>A. difformis</i>
	<i>Leptonycteris nivalis</i>	Polinizador Primario	<i>A. garciae-mendozae</i> <i>A. striata</i> <i>A. difformis</i>
	<i>Choeronycteris mexicana</i>	Polinizador Primario	<i>A. garciae-mendozae</i> <i>A. striata</i> <i>A. difformis</i>
Aves	<i>Calothorax lucifer</i>	Polinizador secundario	Capturado en la localidad de San Bernardo.
	<i>Eugenes fulgens</i>	Polinizador secundario	<i>A. striata</i>
	<i>Cynantus latirostris</i>	Polinizador secundario	<i>A. striata</i>
Esfíngidos	<i>Agrius cingulatus</i>	Polinizador primario	<i>A. garciae-mendozae</i> <i>A. striata</i> <i>A. difformis</i>
	<i>Pachylia ficus</i>	Polinizador primario	<i>A. garciae-mendozae</i> <i>A. striata</i>
	<i>Sphinx lugens</i>	Polinizador primario	<i>A. garciae-mendozae</i> <i>A. striata</i> <i>A. difformis.</i>
	<i>Erinnyis obscura</i>	Polinizador primario	<i>A. striata</i>
	<i>Erinnyis ello</i>	Polinizador primario	<i>A. garciae-mendozae</i> <i>A. striata</i> <i>A. difformis</i>
Abejas	<i>Bombus pensilvanicus sonorus</i>	Polinizador secundario	<i>A. difformis</i>
	<i>Xylocopa</i> <i>Notoxylocopa</i> <i>tabaniformis illota</i>	Polinizador secundario	<i>A. difformis</i>
	<i>Xylocopa Stenoxycopa micheneri</i>	Polinizador secundario	<i>A. difformis</i>
	<i>Centris sp</i>	Polinizador secundario	<i>A. striata</i>
	<i>Apis mellifera</i>	Polinizador secundario	<i>A. garciae-mendozae</i> <i>A. striata</i> <i>A. difformis</i>
Avispas	<i>Lasioglossum lasioglossum</i>	Robador de polen	<i>A. striata</i>
	Subfamilia Polistinae	Robador	<i>A. striata</i> <i>A. difformis</i>

6.4 Interacciones agresivas entre los visitantes

Debido a la sobreposición en el tiempo de la actividad en las inflorescencias por parte de los visitantes, las interacciones entre ellos se hacen presentes mostrando otra parte del comportamiento. Se realizó un conteo y descripción de las interacciones agresivas que se detectaron en las inflorescencias.

La finalidad de describir la forma de la interacción fue reconocer que especie desplazaba a las demás y si se regía por el principio de la especie más grande y fuerte (Eguiarte et al., 1987) o si las especies compartían el recurso o si éste era suficiente para todos los visitantes. Las interacciones en realidad no fueron muy cuantiosas: de 120 horas de grabación de las 5 inflorescencias, se contabilizaron 50 interacciones de diferente tipo, sin contar las interacciones fuera de la inflorescencia que el recuadro de la cámara no tuvo la capacidad de grabar. Sin embargo, no se puede hablar de competencia y menos de que tipo de ésta existe hasta que no se realicen experimentos de exclusión y de competencia propiamente (Dafni, 1992).

Las interacciones entre los visitantes pueden llevar a indicios de competencia, por ejemplo los murciélagos agreden a los esfíngidos cuando éstos se acercan a forrajear a las inflorescencias y posiblemente también fuera de éstas. El número de visitas de parte de los murciélagos sobrepasa al número registrado para los esfíngidos por lo que es posible que haya un desplazamiento de las especies de esfíngidos por parte de los murciélagos. Pero se debe determinar si el recurso que los visitantes necesitan es limitado o si es suficiente para todos o hay otras fuentes para obtenerlo.

6.5 Horarios de actividad de los visitantes

Los dos grandes grupos de visitantes, diurnos y nocturnos no tienen una clara diferencia en el tiempo entre sí en cuanto a su presencia en las inflorescencias. Por ejemplo, las abejas retoman la actividad de forrajeo en las últimas horas de luz, en general la actividad durante la fase soleada del día es bimodal, tomando como “receso” las horas de mayor intensidad de calor, entre las 14 horas y 17 horas. A pesar de que se consideraba que había diferencias entre los horarios de actividad de los polinizadores de los subgéneros de *Agave* la presencia de los visitantes diurnos no se cuestionaba (Gentry, 1972; Howell y

Roth, 1981) lo que se afirmaba era la ausencia de murciélagos en las inflorescencias del subgénero *Littaea* y se medía el efecto que éstos tenían en la polinización.

Para redondear el estudio de la polinización en el subgénero *Littaea* ahora se debe medir el efecto de los colibríes y las abejas en la recolección, transporte y donación de polen en las inflorescencias y más adelante la producción de frutos y semillas, ya que la actividad de las inflorescencias se conoce y se ha medido en dichas inflorescencias. Otro aspecto importante es comparar los experimentos mencionados con lo que ocurre en otras zonas de la distribución de los agaves *Littaea*.

El sistema de polinización que presentan los agaves, es difuso aunque sus síndromes flores muestran una tendencia hacia la polinización nocturna y cercana a la quiropterofilia (Schaffer y Schaffer, 1977; Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000; Arizaga y Ezcurra, 2002; Slauson, 2000; Ornelas *et al.*, 2002; Silva-Montellano y Eguiarte, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Ober y Steidl, 2004; Scott, 2004; Rocha *et al.*, 2005), sin embargo la presencia de esfíngidos, himenópteros y aves en las inflorescencias, abre la posibilidad de que estos visitantes cubren los requisitos para realizar la polinización.

El caso de la especie de *A. striata* que presenta producción de néctar en la mañana es interesante por que de esta manera no sólo dependería de visitantes nocturnos, sino que puede contar con la ayuda de otro tipo de organismos que tienen la capacidad de obtener la recompensa y contribuir a la polinización.

En resumen, los horarios de actividad de los visitantes se sobrelapan a lo largo del día. Esto puede ser indicativo de la actividad del agave. Por ejemplo, si la planta está produciendo néctar durante el día, sería lógico que las abejas fueran atraídas por las flores al igual que los colibríes y por ende la actividad sería intensa, como en la noche con la máxima producción de néctar y polen.

6.6 Sobreposición de nicho

El cálculo de sobreposición de nicho se realizó para buscar indicios de competencia entre las especies de agaves, es decir que al sobreponerse en tiempo y en algunos casos en espacio, las plantas competirían por el recurso del polinizador si las especies visitantes se comparten, ya sea en la mayoría de los casos o en sólo dos inflorescencias. Además éste índice muestra si hay distribución de los visitantes para no competir por el recurso.

La sobreposición en el caso de las tres especies de *Agave* y las cinco inflorescencias, es cercana a uno, lo cual nos indica que las especies visitantes están buscando el recurso ofrecido por las inflorescencias al mismo tiempo y espacio, esto puede ser indicio de competencia. Las tres especies aprovechan la presencia de los visitantes, principalmente los visitantes nocturnos. Las especies de *A. garciae-mendozae* y *A. difformis* dos están más emparentadas entre sí y tienen un periodo de producción de néctar similar, y su mayor pico de producción de néctar se presenta a las 1:00 y 2:00 horas y terminan a las 7:00 y a las 6:00 horas respectivamente (González, 2005; Rocha et al., 2005).

El índice de sobreposición de nicho no es una medida que por sí misma resulte en competencia, sin embargo puede ser un indicio de ésta. Ya que el hecho de que dos o más especies utilicen el mismo recurso puede en algún momento provocar que dicho recurso se limite.

Por otra parte, los resultados obtenidos en el presente trabajo pueden ser considerados como que apuntan a una tendencia de la generalización del sistema de polinización. Por una parte por que cumplen con la característica de ser visitados por especies pertenecientes a grupos muy distintos en tamaños, formas y hábitos, como hace referencia Fenster y colaboradores (2004) para algunas plantas flexibles respecto de los síndromes que presentan. Y por otra parte por que las plantas que “apuestan” por un sistema de polinización especializado por completo tienden a ser más vulnerables a cualquier fluctuación espacio-temporal de sus polinizadores (Valiente-Baunet, 2002).

Para determinar si el sistema es especialista o generalista y/o en que grado se encuentra, es necesario que se realicen los experimentos ya mencionados de exclusión y competencia así como la medición de la producción de frutos y semillas, es decir un trabajo que siguiera la dinámica no sólo de las visitas, sino la producción de éstas por cada visitante y el rendimiento de ésta producción (semillas viables).

7. Conclusiones

7.1 Visitantes Florales y riqueza de especies

Las diversas formas de los visitantes de las inflorescencias muestran que las especies de *Agave* en estudio producen una recompensa suficiente, tanto para visitantes diurnos como nocturnos.

Se identificaron los visitantes a nivel de especie, excepto las avispas que se identificaron hasta subfamilia, las especies de murciélagos ya habían sido reportados anteriormente como visitantes de *Agave* subgénero *Littaea*. En cuanto a las abejas, se identificaron dos especies nuevas visitando inflorescencias de *Agave*, *Centris sp.* y *Xylocopa Stenoxycopa micheneri* además de las ya reportadas *Xylocopa Notoxylocopa tabaniformis illota*, *Bombus* y *A. mellifera*.

Las cinco especies de esfíngidos no habían sido reportadas visitando inflorescencias de *Agave* subgénero *Littaea*. En cuanto a las especies de colibríes es también la primera vez que se identifican al menos en la Barranca de Metztitlán como visitantes de inflorescencias de *Agave* subgénero *Littaea*.

Las cinco inflorescencias de *Agave* compartieron la mayoría de los visitantes con excepción de los colibríes, los cuales se presentaron únicamente en inflorescencias de *A. striata*.

La similitud obtenida para las cinco inflorescencias con el índice de Sorensen fue cercana a 1 en todos los casos (va de 0.774 a 0.875), sin embargo no hay una diferencia clara entre las inflorescencias ni por especies ni por localidad, parece uniforme.

7.2 Descripción de la conducta de los visitantes

La mayoría de los visitantes presentaron un contacto directo con las anteras abiertas, aunque la mayor producción de néctar y polen es por la noche. La abeja solitaria, *L. lassiglossum* y la avispa de la familia Polistinae (denominada en este trabajo como

Polistinae (N)) podían evitar el contacto y presentan un comportamiento de robadoras de polen.

Los murciélagos presentan el contacto más amplio con la inflorescencia; la mayoría de su extensión tiene contacto con las inflorescencias en su zona activa, es decir en sus flores con anteras abiertas y parte con estigmas receptivos. Además sus horarios de actividad coinciden con los horarios de producción de néctar de las inflorescencias

Las abeja melífera (*Apis mellifera*), presenta la mayor actividad en las inflorescencias de las tres especies de *Agave* observadas, debido a la cantidad de individuos que forrajean al mismo tiempo la misma inflorescencias así como la cantidad de visitas, sin embargo, su comportamiento hace suponer que la eficiencia de las visitas es menor a la que tienen las visitas de murciélagos.

Se deben realizar experimentos de polinización más detallados como: experimentos de exclusión, flujo de polen y/o conteo de polen transportado por los visitantes para determinar el papel que juega cada especie de visitantes en el sistema de polinización de agaves, *Littaea*.

7.3 Interacciones agresivas entre los visitantes

- Se contabilizaron en total 50 choques o interacciones entre individuos de la misma y de diferentes especies. La mayor cantidad de choques fue de 18 entre individuos de la abeja introducida (*A. mellifera*). Y la mayor cantidad de choques entre distintos grupos se dio entre murciélagos y esfíngidos, con un total de 21, en los que siempre el murciélago desplazó al esfíngido.
- Las interacciones agresivas se contabilizaron con la finalidad de encontrar un indicio o evidencia más de competencia por los visitantes, sin embargo éstos no fueron suficientes para determinar dicho fenómeno.

7.4 Horarios de actividad de los visitantes

- Se diferenciaron dos etapas de actividad muy claras, al amanecer con la actividad de himenópteros hasta pasado el medio día y durante las últimas horas de luz. En el caso de las inflorescencias de *A. striata* en las mismas horas se registraron colibríes con actividad de forrajeo. La segunda etapa fue durante la noche con la presencia de murciélagos y esfíngidos.

7.5 Sobreposición de nicho

- La sobreposición de nicho se consideró un indicio de competencia entre las especies de estudio, ya que los cálculos realizados se acercaron en su mayoría a uno indicando que comparten especies de visitantes en las mismas horas de actividad. Se deben realizar más experimentos y más detallados para determinar si hay competencia y de que tipo.
- En cuanto al grado de generalización o especialización del sistema de polinización se consideró que los parámetros de los diferentes índices de diversidad, similitud y sobreposición de nicho, son indicios de competencia entre las especies de agaves y que las inflorescencias tienden a ofrecer sus recursos a cualquier especie que sea capaz de obtenerlos. Sin embargo para definir en que grado de generalización se encuentran actualmente los agaves estudiados se necesita realizar estudios más finos y/o más detallados.

Literatura citada

- Abrahamson, W. G. Demography and vegetative reproduction. *Demography and Evolution in Plant Populations* (ed. O.T. & Solbrig). pp. 89-106. Blackwell. Oxford.
- Allen-Wardell, G., et al. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12:8-7.
- Alvarez, T., y L. González-Q. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales Escuela Nacional Ciencias Biológicas* 18:137-165.
- Arita, H. T., 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy*. 72:706-714.
- Arita, H. T. y Santos del Prado, K. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80:31-41.
- Arita, H. T. y Wilson D. E., 1987. Long-nosed bats and agaves: The tequila connection. *Bat conservation* 5(4): 3-5.
- Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., Ramírez, F., Vega, E. 2000a. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. I. Floral biology and pollination mechanisms, *American Journal of Botany*, 87:1004-1010.
- Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., Ramírez, F., Vega, E. 2000b. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany*, 87:1011-1017.
- Arizaga, S., y Ezcurra, E. 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany*, 89:632-641.
- Arizmendi, M. C., Domínguez, C. A. y Dirzo, R. 1996. The avian nectar robber and of Hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology*, 10: 119-127.
- Arizmendi, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology*. 79(6):997-1006.
- Baker, H. G. 1961. The adaptations of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quarterly Review of Biology*. 36:64-73.
- Barbour, R. W., and W. H. Davis. 1969. *Bats of America*. University of Kentucky Press, Lexington. En: Arizona Game and Fish Department (AGFD). 1997. *Choeronycteris*

- mexicana. Unpublished abstract compiled and edited by the Heritage Data Management System, Arizona Game and Fish Department, Phoenix, Arizona.
- Begon, M., John L. Harper, Colin R. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. Townsend: Blackwell Scientific, London.
- Caswell, H. 1985. Evolutionary demography of clonal organisms. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. (eds. J.B.C. Jackson, L.W.Buss, & R.E.Cook). pp. 187-224. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Cole, F. R. y Wilson D. E. 2006. *Leptonycteris yerbabuena*. Mammalian Species. American Society of Mammalogists.797: 1-7.
- Cruden, R. W., Hermann, S. M., and Peterson, S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En: Bentley, B. and Elias, T. (eds). The Biology of Nectaries. Columbia University Press, New York. 259 pp.
- Cryan, P. M. y Bogan, M. A. 2003. Recurrence of Mexican long-tongued bats (*Choeronycteris mexicana*) at historical sites in Arizona y New Mexico. Western North American Naturalist. 63(3): 314-319.
- D'abrera, B. 1986. Sphingidae mundi : Hawk moths of the world. E.u. classey. United Kingdom. 226 p.
- Dafni, A. 1992. Pollination biology: a practical approach. Oxford University Press, Oxford, U.K. 250 pp.
- Darwin, Charles. El origen de las especies. 1859. Editorial porrúa 7ª edición, 2000., México, D.F. 759 pp.
- Dorken, M. E., and Eckert, C. G. 2001. Severly reducerd sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon vertillatus* (Lythraceae). Journal Ecology. 89: 339-350.
- Easterla, D. A. 1972. Status of *Leptonycteris nivalis* in Big Bend National Park, Texas. Southwestern Naturalist 17: 287-292.
- Eguiarte, L. E., Martínez del Río, Carlos y Arita, H. 1987. El Néctar y el Polen como Recursos: El Papel Ecológico de los Visitantes a las Flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. Biotropica, 19 (1): 74-82.
- Eguiarte, L.E., V. Souza, and 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.

- Eguiarte, L. E., Núñez-Farfán, J., Domínguez, C., Cordero, Carlos. 1999. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. En: J. Núñez Farfán y L. E. Eguiarte (eds.) La Evolución Biológica. México, D.F., UNAM, CONABIO: p. 117-151.
- Faegri, K., y L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Second edition. Pergamon Press, New York and London.
- Fenster, C. B., Armbruster W. S, Wilson, P., Dudash, M. R., and Thomson J. D. 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35:375-403.
- Felsenstein, J. 1989. PHYLIP – Phylogeny Inference Package (Version 3.2). Cladistics 5:164-166.
- Fleming, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. p. 287-325. En Ecology of bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Publishing Corporation, New York. 425 pp.
- Fleming, H. T. 1994. Lesser Long-Nosed Bat, Recovery Plan. Arizona Game and Fish Department (AGFD). U.S. Fish and Wildlife Service, Unpublished abstract compiled and edited by the Heritage Data Management System, Arizona Game and Fish Department, Phoenix, Arizona.
- Freeman, P.W. 2002. Nectarivorous feeding mechanisms in bat. Biological Journal of the Linnean Society 56(3): 439-463. En Tschapka, M. and Dressler, S. 2002. Chiropterophily: On bat-flowers and flower bats. Royal Botanic Gardens, 114- 123.
- Galván, R. y Hernández, L. 2002. *Agave garciae-mendozae*, a new species from central Mexico. *Cactus and Succulent Journal* 74(4): 188-191.
- García-Mendoza, A. 2002. Distribution of *Agave* (Agavaceae) in Mexico. *Cactus and Succulent Journal* 74(4): 177-187.
- García-Mendoza, A., y Galván R. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 56:7-24.
- Gentry, H. S. 1972. The agave family in Sonora. U.S. Department of Agriculture Handbook Number 399, Washington, D.C., USA.
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of Continental North America. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Godínez-Alvarez, H. y Valiente-Banuet, A. 2000. Fruit-Feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. Biotropica. 32(3):552-556.

- Gómez, J. M. 2002. Generalizations in the interactions between plants and pollinators. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 105–116.
- González González, Andrea. 2005. *Biología Reproductiva y Genética de Poblaciones de Agave garciae-mendozae*. Tesis de Licenciatura, Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Good-Ávila S. V., Souza. V., Gaut B. S., *et al.* 2006. Timing and rate speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of sciences of the United States of America*. 103 (24):9124-9129.
- Gotelli, N.J. and G.L. Entsminger. 2006. *EcoSim: Null models software for ecology. Version 7*. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Grant, Karen A., 1968. *Hummingbirds and their flowers*. New York : Columbia university press.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK. En Arizaga, S., and Ezcurra, E. 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany*, 89:632-641.
- Heithaus, E. R. 1998. Coevolution between plants and bats. p. 327-367. En *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Publishing Corporation, New York. 425 pp.
- Hill, John E. y Smith, James D., *Bats: A Natural History*. University of Texas Press, Austin, USA. 1984.
- Horner M.A., Fleming T.H. y Sahley C.T. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology London* 244: 575–586.
- Howell, D. J. y Hart D. L. 1980. Optimal foraging in glossophagine bats: when to give up. *American Naturalist* 115: 696–704.
- Howell, D., y B. S. Roth. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats, the cost of semelparous advertising. *Ecology*. 62: 1-7.
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *American Naturalist*. 113:23-49.
- Hughes J. B. y Bohannon B. J. M. 2004. Application of ecological diversity statistics in microbial ecology. *Molecular Microbial Ecology Manual. Second Edition* 7.01:1321-1344.

- Ibarra-Cerdeña, C. N. Iñiguez-Dávalos, L. I and Sánchez-Cordero, V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactáceae), a chiropterophilus columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany*. 92(3): 503-509.
- Inouye, D. W. 1983. The ecology of nectar robbing. En: Bentley, B. and Elias, T. (eds). *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York 1983.
- Irwin, R. E., y Brody, A. K. 1999. Nectar-robbing bumble bees reduce the fitness of *Ipomisis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecological Society of America*, 80 (5).
- Johnsgard, Paul A., 1983. *The hummingbirds of North America*. Washington, USA: Smithsonian Institution.
- Kay, K. M., y D. W. Schemske. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica* 35: 198–207.
- Krebs, C. J., 1978. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 2nd Edition. Harper and Row. USA. 678 pp.
- Krebs, C. J., 1989. *Ecological Methodology*. University of British Columbia, Harper and Row Editors. USA. 654 pp.
- Kunz, T. H., 1982. En *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Publishing Corporation, New York. 425 pp.
- Lobo, J. A. Quesada. M., Stoner, K. E. 2005. Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba petandra* (Bombacaceae) populations in two tropical life zones in Costa Rica. *American Journal of Botany*. 92 (2): 370-376.
- Macior, L. W. 1966. Foraging behavior of *Bombus* (Hymenoptera: Apidae) in relation to *Aquilegia* pollination, *American Journal of Botany*. 53 (3): 302-309.
- Maloof, Joan E. & Inouye, David W. 2000. The nectar robbers cheaters or mutualists?, *Ecology*, 81 (10).
- Martínez del Río, C., Eguiarte, L.E. 1987. Bird Visitation to *Agave Salmiana*: Comparisons among hummingbirds and perching birds. *The Condor*, 89: 357-363.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México. *Clave de campo*. Agrupación Sierra Madre. 83 pp.
- Molina-Freaner, F., Eguiarte, L. E. 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.

- Moreno-Valdez, A., Honeycutt, R. L. and Grant, W. E. 2004. Colony dynamics of *Leptonycteris nivalis* (Mexican long-nosed bat) related to flowering *Agave* in northern Mexico. *Journal of Mammalogy*, 85 (3): 453-459.
- Moreno-Valdez, A., Grant, W., y Honeycutt, R. L. 2000. A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. *Ecological Modelling*. 134: 117-127.
- Muchhala, N. 2003. Exploring the boundary between pollination syndromes: bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae). *Oecologia*. 134 (3): 373 – 380.
- Nabhanm G. P. 1994. Producción tradicional del mezcal bacanora en Sonora: ¿Uno de los factores en el rompimiento de la relación entre murciélagos y agaves?. Resúmenes del Primer Simposio Internacional sobre Agaváceas. Instituto de Ecología, UNAM, México. En: Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., Ramírez, F., Vega, E. 2000. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany*, 87:1011-1017
- Navarro, L. 2000. Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (Fabaceae): nectar robbers as pollinators, *American Journal of Botany*, 87 (7): 980-985.
- Nowak R.M. 1994. Walker's Bats of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Ober, H. K. and Steidl, R. J. 2004. Foraging rates of *Leptonycteris curasoae* vary with characteristics of *Agave palmeri*. *The Southwestern Naturalist*. 49(1): 68-74.
- Ornelas, J. F, Ordano, M., Hernández, A., López, J.C., Mendoza, L., Perroni, Y. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roehl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Enviroments*. 52 (1): 37-51.
- Ortíz C., G. 1980. La vegetación xerófita de la Barranca de Metztitlán, Hgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ortiz-Crespo, F. I. 1974. The Giant Hummingbird *Patagona gigas* in Ecuador. *The Journal of Experimental Biology*. 116, 347–359.
- O'Toole, C. & Raw, A. 1999. *Bees of the World, Facts on File*, New York, USA, 192 pp.
- Peterson, E.T. y E.L. Chalif. 2000. *Aves de México. Guía de campo*. Ed. Diana. 4ª edición. México. 473 pp.
- Proctor, M., Yeo, P & Lack, A. 1996. *The Natural History of Pollination*, Timber Press, Portland USA.

- Raven, Peter H., Evert, Ray F., Eichhorn, Susan E. 2005. *Biology of plants*. New York : W. H. Freeman.
- Rocha, M., Valera, A., Eguiarte, L. E. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave Littea* (Agavaceae) species in central Mexico, *American Journal of Botany*, 92: 1330-1341.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., del Coro, M., Alcántara-Eguren, A., y Arita, H. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography*. 26 (5): 1065-1077.
- Roubik, D. W. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*, 1ª Ed, Cambridge University Press, USA, 514 pp.
- Sampson, B. J., Danka, G. R. y Stringer S. J. 2004. Nectar Robbery by bees *Xylocopa virginica* and *Apis mellifera* Contributes to the pollination of Rabbiteye Blueberry, *Journal of Economic Entomology*, 97 (3): 735-740.
- Sánchez M. H., 1978. *Manual de Campo de Cactáceas y Suculentas de la Barranca de Metztitlán*. Sociedad Mexicana de Cactología, México, D.F.
- SAS Institute, 1997. JMP. statistical software package, version 3.1. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Schaffer, W. M., y Schaffer, M. V. 1977. The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and Nectar production in four Arizona agaves. *The Southwestern Naturalist*, 22(2):157-168.
- Scott, P. E. 2004. Timing of *Agave palmeri* flowering and nectar-feeding bat visitation in the Peloncillos and Chiricahua Mountains. *The Southwestern Naturalist*. 49 (4): 425-434.
- Silva-Montellano, A., and Eguiarte, L. E. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity, *American Journal of Botany*. 90:377-387.
- Silva-Montellano, A., and Eguiarte, L. E. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. II. Genetic variation, differentiation, and inbreeding estimates. *American Journal of Botany*. 90:700-706.
- SEDESOL (Secretaría de Desarrollo Social) 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994. que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres y

- terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. Diario Oficial, 438:2-60. En: Arita, H. T., and K. Santos Del Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80:31-41.
- Slauson, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany*, 87:825-836.
- Stoner, K. E., Karla A. O, Salazar, R. C., Fernández, R. y Quesada, M. 2003.. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*. 12: 357-373.
- Tambutí, M. 2002. Patrones de diversidad del género *Agave* en México: una síntesis para su conservación. Tesis de Licenciatura . Facultad de Ciencias, UNAM.
- Triplehorn, C. A. y N. F. Johnson. 2005. Borror and Delong's Introduction to the study of insects, 7a ed., Thomson Books/cole. U.S.A. 864pp.
- Tschapka, M. and Dressler, S. 2002. Chiropterophily: On bat-flowers and flower bats. *Royal Botanic Gardens*, 114- 123. Kew.
- Valiente-Baunet, A. 2002. Vulnerability of pollination systems of columnar cacti of Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75:99-104.
- Von Helversen, O. y Reyer, H.U. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower-visiting bats. *Oecologia* 63:178-178, En: Tschapka, M. and Dressler, S. 2002. Chiropterophily: On bat-flowers and flower bats. *Royal Botanic Gardens*, 114- 123.
- Waser N. W. L. Chittka M. V. Price N. M. Williams J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Waring, L. G., y R. L. Smith. 1987. Patterns of faunal succession in *Agave palmeri*. *Southwestern Naturalist* 32: 489 - 497.
- Willmott, A. P. and Búrquez, A. 1996. The Pollination of *Merremia palmeri* (Convolvulaceae): Can Hawk Moths be trusted?. *American Journal of Botany*. 83 (8): 1050-1056.
- Yumoto, Takakazu. 2000. Bird-pollination of three *Durio* species (Bombacaceae) in a tropical rainforest in Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany*. 87:1181-1188.