



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Furcraea parmentieri*
(AGAVACEAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A
P R E S E N T A :

MARÍA ALBARRÁN HERNÁNDEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

2011



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 de la alumna

Apellido paterno

Apellido materno

Nombre

Teléfonos

Universidad Nacional Autónoma
de México

Facultad de Ciencias

Carrera

Número de cuenta

1. Datos de la alumna

Albarrán

Hernández

María

55759257/56069500

Universidad Nacional Autónoma
de México

Facultad de Ciencias

Biología

404051776

2. Datos del tutor

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

2. Datos del tutor

Dra.

María Teresa

Valverde

Valdés

3. Datos sinodal 1

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

3. Datos sinodal 1

Dr.

Luis Enrique

Eguiarte

Fruns

4. Datos sinodal 2

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

4. Datos sinodal 2

Dr.

Abisaí Josué

García

Apellido materno

Mendoza

5. Datos sinodal 3

5. Datos sinodal 3

Grado

Dr.

Nombre(s)

José Arturo

Apellido paterno

Silva

Apellido materno

Montellano

6. Datos sinodal 4

6. Datos sinodal 4

Grado

Dr.

Nombre(s)

José Santiago

Apellido paterno

Arizaga

Apellido materno

Pérez

7. Datos del trabajo escrito

7. Datos del trabajo escrito

Título

Biología reproductiva de *Furcraea parmentieri* (Agavaceae)

Número de páginas

103 p.

Año

2011

A Coqui

Que ha dejado tras de sí miles de semillas en los corazones de miles de niños.

A mi abuela Cecilia

Que me ha enseñado el significad de querer con todo el corazón.

A mi mamá

Que le debo la vida.

1857: Roezl dijo “es la planta más bella de la región fría de México. La inflorescencia llega a tener más de 4.5 m y forma una pirámide de lirios blancos... y tiene al mismo tiempo semillas y bulbilos, los cuales producen plantas robustas rápidamente”.

2011: yo digo “...tarda toda su vida en agarrar fuerza para crear un espectáculo, un pino blanco gigante que se distingue entre toda la vegetación circundante, formado por miles de flores blancas. Además, algo pasa en todo el ambiente que las rodea, que todas las vecinas se corren el chisme, no sólo entre las cercanas sino también las más lejanas, y comienzan a florear... Y, después... todas aquellas que dejaron vida regada por ahí, todas aquellas que enfocaron toda su energía en el evento que les marca la vida, el evento en el que dejan miles de creaciones, miles de vidas iguales a ella, o completamente diferentes, todas aquellas... mueren. Se transforman a lo que viene, a lo que toca en el ciclo, dejan de ser lo que fueron durante 50 o 70 años, ¡ah! pero eso sí, dejaron toda su información regada por ahí, todo aquello que les dio herramientas en su momento de vida quedó por ahí, con la posibilidad de vivir otros 50, 70 o 90 años más... eso sí que es ¡crear!”

Índice

Agradecimientos

| | |
|---|----|
| Resumen..... | 4 |
| Capítulo I. Introducción..... | 5 |
| I.1. Biología floral..... | 6 |
| I.1.1. Sistemas reproductivos | |
| I.1.2. Sistemas de cruza | |
| I.1.3. Síndromes de polinización | |
| I.2. Biología reproductiva de la familia Agavaceae..... | 11 |
| I.3. El género <i>Furcraea</i> | 20 |
| I.4. Objetivos..... | 24 |

Capítulo II. Métodos

| | |
|--|----|
| II.1 La especie de estudio..... | 25 |
| II.2 Sitio de estudio..... | 30 |
| II.3 Métodos de campo..... | 34 |
| A) Fenología y morfometría | |
| B) Visitantes florales y producción de néctar | |
| C) Sistemas de cruza | |
| D) Germinación de semillas provenientes de diferentes tipos de cruza | |
| E) Micromorfología y estructura interna de las semillas | |
| F) Conteo de óvulos y observación del polen | |
| II. 4 Análisis estadísticos..... | 42 |

Capítulo III. Resultados

| | |
|--|----|
| III.1 Fenología y morfometría..... | 45 |
| III.2 Visitantes florales y producción de néctar..... | 50 |
| III.3 Sistemas de cruce..... | 52 |
| III.4 Germinación de semillas provenientes de diferentes tipos de cruce..... | 57 |
| III.5 Micromorfología y estructura interna de las semillas..... | 60 |
| III.6 Conteo de óvulos y observación del polen..... | 66 |

Capítulo IV. Discusión

| | |
|--|----|
| IV. 1 Biología reproductiva de <i>Furcraea parmentieri</i> en el contexto de la familia Agavaceae | 68 |
| IV. 2 Historia de vida de <i>Furcraea parmentieri</i> | 76 |
| IV. 3 Implicaciones para la conservación..... | 83 |

Capítulo V. Conclusiones.....87

Referencias.....88

Anexos

| | |
|--|-----|
| I. Cuadro de características florales correspondientes a los diferentes síndromes de polinización..... | 97 |
| II. Estados de desarrollo a lo largo del proceso de maduración de las flores de <i>Furcraea parmentieri</i> | 99 |
| III. Métodos utilizados para llevar a cabo los cortes de las semillas de <i>Furcraea parmentieri</i> | 100 |
| IV. Valores de P para las correlaciones lineales entre diferentes características morfométricas de las flores | 103 |

Agradecimientos

Le agradezco con todo mi corazón a mi asesora y amiga Saddhajoti (Teresa Valverde) que sin su apoyo y dedicación nunca hubiera logrado terminar esta tesis. No sólo le agradezco su guía en este proyecto sino también en el proyecto llamado vida, fue un gran apoyo y una gran compañía en este inicio de la independencia.

La estructuración de la tesis y el planteamiento de los experimentos en campo se lograron gracias al trabajo en conjunto de Teresa Valverde y de Arturo Silva Montellano. Ambos me acompañaron al campo repetidas ocasiones y no sólo me ayudaron a montar los experimentos y a checarlos consecutivamente, sino que además, me acompañaron con un montón de pláticas que jamás olvidaré.

También le agradezco a Luis Eguiarte, a Abisaí García, a Santiago Arizaga, a Arturo Silva y a Teresa Valverde por todas las correcciones y asesorías que me dieron para la investigación y escritura de este trabajo.

En el campo recibí ayuda de Enrique Scheinvar, no sólo en la tarde o en la mañana de ida y vuelta, sino durante toda una noche de acampada, en la que gracias a él y a Arturo logramos espiar al tepequiate o “xixi” sin muchos problemas y de manera muy agradable. También agradezco la ayuda de Pedro Mendoza, Mariana Hernández, Román Hernández y Alicia Barceinas para el registro de los datos de campo y, además, agradezco su agradable compañía.

Toda la parte de gabinete, es decir, la escritura y los análisis los realicé en las instalaciones del Laboratorio Especializado de Ecología, y les agradezco de sobremanera a todo el Grupo de Ecología de Poblaciones por su gran apoyo, su guía y el gran aguante que me tuvieron. La pasé muy bien en compañía de todos. En especial le agradezco a Mariana Hernández por todo el apoyo que me brindó en cualquier momento que se lo pidiera para aclarar dudas o cuando simplemente, me jalaba de los pelos y ya no sabía dónde buscar. También le agradezco a Irene Pisanty, a Consuelo Bonfil, a Jaime Zuñiga, a Bruno Barrales y a Ibraín por su gran compañía y por tantos momentos agradables que pasé con ellos.

También quiero agradecer todo el apoyo que me dio el grupo de trabajo del Laboratorio de Desarrollo en Plantas para realizar toda la parte de los cortes de las semillas, gracias por hacerme un huequito en las mesas de trabajo y por todos los

materiales y equipo que me prestaron. En especial, quiero agradecer a Mónica Karina Pérez que me llevó de la mano en todos los pasos para lograr los cortes, sin su ayuda no podría haberlo logrado y además, no hubieran quedado tan bien hechos, es una buenaza. Asimismo le agradezco a Ricardo Wong por estar disponible todas las veces que me surgieron dudas, siempre las resolvió de manera amable y muy simpática. Finalmente le agradezco a Judith Márquez que gracias a ella toda esta sección se pudo realizar, ella fue la que me abrió las puertas del laboratorio y me encargó con Moni y Ricardo para llevar a cabo todos los cortes. Y luego, personalmente, me ayudó en la toma de las fotografías y su análisis. Le agradezco mucho su guía y su gran compañía, así como su apoyo en las otras actividades en las que estoy involucrada.

De igual manera, le agradezco a Alejandro Martínez Mena por su buen ojo y profesionalismo para la toma de las fotografías llevadas a cabo en el Laboratorio de Microcine.

Toda la germinación de las semillas se realizó gracias a la Unidad de Ambientes Controlados e Invernadero, que me permitieron usar sus instalaciones y, en especial le agradezco a Pati Olgún por su atención tan amable y calurosa durante todo el tiempo que ocupé el sitio.

También quiero agradecerles a todos mis compañeros: Marel, Fernando, Adriana, Valeria, Abril, Alicia B., Alicia M., Sofía A., Jaime, entre otros muchos que me dieron para arriba, y que aguantaron todos mis altos y bajos, todas mis quejas y todas mis risas. Gracias por su amistad.

Finalmente le agradezco a toda mi familia, a mi padre, a mi madre, a mis hermanos Aurora y Carlos por todo su cariño y su apoyo en los momentos más difíciles y en los más agradables también, les agradezco esas largas horas de escucha y desahogos, gracias a ellos he logrado miles de cosas, cada vez que yo me desanimaba ellos estaba ahí para jalarme de las orejas. También le agradezco a mi abuela Cecilia y a Coqui (mi segunda abuela) por todo el cariño que me han dado durante toda mi vida, gracias por creer en mí y por el apoyo que me han dado en todos los proyectos diferentes en los que me he metido.

Resumen

Este trabajo es un estudio de la biología floral de *Furcraea parmentieri* que se llevó a cabo en los alrededores del volcán Xitle, al sur del Distrito Federal. Abarca la fenología, la morfometría, los visitantes florales, la producción de néctar, los sistemas de cruza, evaluando el “fruit set” y el “seed set” bajo diferentes tratamientos de polinización, y el porcentaje de germinación de semillas. Las inflorescencias de *F. parmentieri* empiezan a surgir en enero, teniendo flores maduras hasta mayo traslapándose con los frutos, cuya dehiscencia es hasta finales de octubre. No se observaron visitantes florales específicos de la planta, sino una gran variedad de grupos, desde insectos hasta aves, tanto nocturnos como diurnos. *F. parmentieri* tiene una de las producciones de néctar más baja que se ha registrado en la familia de las agaváceas, siendo más alto en la mañana (1.34 µl en 12 flores) y con 28% de azúcares. Se encontró que la polinización cruzada tiene mayor éxito que las otras formas de cruza, pero que una vez desarrollado el fruto, la cantidad de semillas no varían según los tratamientos. También se encontró que es necesario un vector para que se lleve a cabo la fecundación. Sólo el 40% de los frutos iniciados llegaron a la fase de madurez, con un promedio de 207.5 semillas por fruto. La germinación de las semillas alcanzó un 98%. Estos resultados sugieren que *F. parmentieri* es una especie semélpara, longeva y cuya estrategia de reproducción es el despliegue masivo, pero que el éxito final de frutos es bajo; sin embargo su alto porcentaje de germinación seguramente mantiene una alta frecuencia de entrada de reclutas por esa vía. La principal amenaza que enfrenta esta especie es el cambio de uso de suelo en sus áreas de distribución.

Capítulo I. Introducción

Un estudio de biología reproductiva se enmarca en el nivel de organización poblacional. Las poblaciones presentan una gama de propiedades emergentes entre las cuales se encuentran las propiedades dinámicas; tales como la tasa de crecimiento poblacional, que describe cómo va cambiando el tamaño de una población en el tiempo. La tasa de crecimiento poblacional depende de cuatro parámetros demográficos fundamentales: los nacimientos, las inmigraciones, las muertes y las emigraciones, sin olvidar que cada uno de ellos está conformado a su vez por múltiples procesos ecológicos. De esta manera, en cualquier estudio sobre la dinámica de una población es fundamental incorporar el análisis de estos parámetros (Begon *et al.* 1996).

Cuando una población está aumentando de tamaño se puede concluir que los nacimientos y/o las inmigraciones están ocurriendo a una mayor tasa que los otros dos procesos; a su vez, cuando una población está en declive, es posible suponer que está ocurriendo lo contrario (Begon *et al.* 1996).

La reproducción es el principal proceso que determina la aparición de nuevos individuos en una población, es decir, da lugar a los nacimientos y consecuentemente afecta la tasa de crecimiento poblacional. Hay dos tipos de reproducción, por vía sexual y por vía asexual. En las angiospermas este proceso ocurre a través de la producción de flores. La biología floral se encarga del estudio de la morfología de las flores, de su fenología, de los sistemas de cruce y de las interacciones bióticas que presentan con diferentes visitantes florales, algunos de los cuales pueden ser los vectores que llevan a cabo la polinización y otros que pueden actuar sólo como robadores de polen y/o néctar (Lloyd y Barrett 1996).

El estudio de la biología floral y de los sistemas de cruce en plantas en peligro de extinción es un tema de gran interés para la conservación ecológica, debido a que las causas de la rareza o de la vulnerabilidad de muchas especies vegetales están asociadas precisamente a aspectos reproductivos, como por ejemplo la ausencia o baja abundancia de polinizadores, la posibilidad de que los polinizadores efectivos ya se hayan extinguido, la incidencia de altos niveles de endogamia en poblaciones pequeñas, entre otras que podrían llevar a su extinción (Gaston 1994).

I.1 Biología Floral

Comúnmente una flor está constituida por cuatro verticilos: i) los sépalos, que en conjunto forman el cáliz; ii) los pétalos, que forman la corola; iii) los estambres, que en conjunto se les llama androceo y cuentan con un filamento que termina en una antera, en la que se forma el polen; y iv) el o los pistilos (o carpelos), también conocido(s) como gineceo. Cada pistilo presenta un estigma, que es la superficie receptiva al polen, la cual se encuentra sostenida por el estilo, que en la base se ensancha en el ovario. Al conjunto de los sépalos con los pétalos se le llama corola y, a veces, éstos se encuentran fusionados recibiendo el nombre de tépalos. (Bertin 1989, Proctor *et al.* 1996).

Hay muchas modificaciones con respecto a la manera en la que se presentan estas estructuras en diferentes especies de plantas, por lo que se observa una gran diversidad de flores en la naturaleza. Estas modificaciones pueden consistir en la ausencia o presencia de estructuras, y/o variaciones en su cantidad (un estambre o varios, un ovario o varios), tamaño, forma, simetría (radial o actinomorfa y bilateral o zigomorfa), agregación, grado de fusión, color o función (Proctor *et al.* 1996). Muchas de estas modificaciones pudieron haber evolucionado en los distintos grupos de plantas como producto de la selección natural, dado el mayor o menor éxito relativo en

términos de sus efectos sobre la adecuación, de las diferentes formas disponibles en cada población (Eguiarte *et al.* 1992).

Las presiones de selección natural que actúan sobre los diferentes aspectos de la biología floral pueden estar relacionadas con uno o varios aspectos implicados en la reproducción, tales como el comportamiento de los polinizadores, la recombinación genética, la selección sexual y la interacción polen-estigma, entre otros (Eguiarte *et al.* 1992). La recombinación genética es de gran importancia en la evolución de los rasgos florales, pues es el origen de buena parte de la variación genética presente en las poblaciones naturales (Bertin 1989). Como es bien sabido, existen una serie de ventajas evolutivas asociadas a una alta variación genética intra- e inter-poblacional, por ejemplo, una alta probabilidad de persistencia ante posibles cambios ambientales, o hasta para explorar nuevos ambientes y tener más combinaciones que permitan hacer frente a las presiones de selección (Eguiarte *et al.* 1992; Arizaga y Ezcurra 2002).

En las plantas con flor generalmente los costos energéticos asociados a la reproducción femenina son más altos que los que se relacionan con la reproducción masculina, ya que los gametos femeninos suelen ser más grandes, su producción representa una mayor inversión de recursos y tienen a su cargo todos los procesos que se dan después de la fertilización, entre los que está la formación del fruto y la(s) semilla(s). Así, en general se piensa que el éxito reproductivo femenino está relacionado con la cantidad de recursos a los que tiene acceso la planta madre, mientras que el éxito masculino se ve afectado en mayor medida por el acceso a los gametos femeninos (Bertin 1989; Eguiarte *et al.* 1992).

Hay dos procesos asociados a la reproducción sexual que contribuyen al intercambio genético entre los dos organismos involucrados: la fertilización, que es la unión del material genético de los dos gametos, y la meiosis, durante la cual ocurre una

reorganización de los diferentes alelos entre los dos cromosomas homólogos (proceso conocido como “crossing-over”). En las plantas con flor, la fertilización se puede llevar a cabo mediante dos sistemas de cruce: la polinización cruzada (alogamia), que consiste en la fertilización de una flor con polen de otra flor proveniente de una planta distinta (de genotipo diferente); y la autopolinización, que a su vez presenta dos modalidades: i) geitonogamia, la cual involucra a flores distintas de un mismo genet y ii) autogamia, en la que los dos gametos provienen de la misma flor. La autopolinización puede generar nuevos genotipos pero sólo de manera limitada, como producto de la recombinación que ocurre durante la meiosis. Por otro lado, este sistema de cruce tiene la ventaja de que representa bajos costos para la formación de las estructuras reproductivas, no depende necesariamente de un vector para la polinización y garantiza la persistencia de un genotipo que ya probó ser exitoso en el ambiente en el que se presenta (Eguiarte *et al.* 1992). Al mismo tiempo, la autopolinización no representa un incremento en la variabilidad genética de la población, por lo que en el caso de que las condiciones ambientales varíen de manera significativa, la población podría mostrar una capacidad restringida de adaptación, al presentar un acervo genético limitado. La endogamia, es decir, la cruce entre parientes, es uno de los procesos que pueden llevar a una mayor pérdida de variabilidad y que muchas veces se puede traducir en depresión endogámica (Bertin 1989; Eguiarte *et al.* 1992).

La depresión por endogamia puede manifestarse en diferentes estadios de desarrollo de los individuos, desde los estadios tempranos, como la producción de semillas y la germinación, hasta estadios más tardíos, como la supervivencia y el crecimiento de juveniles y adultos, o en la expresión reproductiva de los adultos (Husband y Schemske 1996). Por su parte, la depresión por endogamia actúa como una fuerza selectiva paralela a la evolución de los sistemas de cruce, determinando el nivel

de entrecruzamiento al expresarse genes deletéreos recesivos y reduciendo la adecuación de los individuos endógamos en relación a los alógamos (Lande y Schemske 1985a y b, Charlesworth y Charlesworth 1987). A su vez, el nivel de entrecruzamiento y sus consecuencias a nivel de la depresión por endogamia están influenciados por los cambios en la disponibilidad de los polinizadores más efectivos, generando con ello presiones de selección diferentes en las distintas poblaciones, según las condiciones a las que están sometidas (Silva-Montellano 2001).

En las plantas existen diferentes mecanismos que parecen haber evolucionado en respuesta a presiones de selección a favor de una mayor variabilidad genética y que por lo tanto evitan la autopolinización. Entre ellos está la dicogamia, que consiste en la presencia de una barrera temporal entre la liberación del polen y la receptividad del estigma de una misma flor o un mismo genet. En las flores protándricas el polen se libera antes de que madure el gineceo, mientras que las flores protogínicas primero presentan el estigma receptivo y posteriormente se da la maduración del polen. Además, la duración de las fases femenina y masculina puede ser diferente, y la producción del néctar puede variar en el tiempo, afectando la tasa de visita de los polinizadores. Otro mecanismo que evita la autopolinización es la hercogamia, que consiste en una barrera espacial entre el androceo y el gineceo. En este caso las estructuras masculinas y femeninas presentan posiciones relativas en la flor que impiden la autofecundación (Faegri y Van der Pijl 1979; Bertin 1989; Eguiarte *et al.* 1992; Proctor *et al.* 1996). En *Datura stramonium* (Solanaceae) se encuentra este mecanismo de separación espacial, donde los estambres son más cortos que el pistilo (Motten y Stone 2000). En algunas plantas, por ejemplo, se presentan los estambres por debajo de los pétalos y el pistilo por arriba de los mismos, como en el caso de *Ayenia mansfeldiana* de la familia Sterculiaceae (Proctor *et al.* 1996).

Otro tipo de barreras que impiden la autopolinización son las de origen genético, las cuales se resumen en el fenómeno de autoincompatibilidad. Éste tiene como consecuencia el fallo en la producción de semillas viables cuando el polen que llega al estigma no es de un genotipo suficientemente diferente al de la planta receptora. La compatibilidad entre el polen y el pistilo, está determinada por un solo gen con diferentes alelos (alelos S y s). Se reconocen dos categorías de este sistema de autoincompatibilidad: la esporofítica y la gametofítica. En la autoincompatibilidad esporofítica el tejido del estigma de la flor no hidrata al grano de polen que llega a él si éste tiene el mismo alelo S que el estigma; esto impide que el grano de polen germine y forme el tubo polínico. Por otro lado, en la autoincompatibilidad gametofítica el reconocimiento de los alelos S se da a nivel del tubo polínico, y ocurre entre el grano de polen y el tejido de transmisión del estilo: cuando el polen y el estilo presentan los mismos alelos S se interrumpe el desarrollo del tubo polínico. En ambos casos se ve interrumpido el tránsito del núcleo vegetativo a través del tubo polínico que penetra al óvulo por el micrópilo y por lo tanto no se lleva a cabo la fecundación (Bertin 1989; Eguiarte *et al.* 1992; Lloyd y Schoen 1992).

Otro tema importante de la biología floral se refiere a las características florales que nos ayudan a predecir al vector que favorece la fecundación. A estas características, en conjunto, se les conoce como síndromes de polinización (o florales), que pueden ser abióticos (viento, agua, etc.) y bióticos (murciélagos, aves, insectos, etc.) e incluyen aspectos como el color de la flor, su forma, la producción/cantidad/concentración de néctar, y el horario en el que se produce la antesis, entre otras (Faegri y Van der Pijl 1979; Herrera 1992; Anexo I). Para poder asegurar que los animales visitantes realmente actúan como polinizadores, se deben hacer observaciones detalladas sobre su comportamiento en el momento de visitar la flor y en el destino al que llegan después de

hacerlo, para cuantificar, por ejemplo, la cantidad de polen que se les adhirió al cuerpo y su efectividad para colocarlo en el estigma de otra flor de la misma especie, o por lo menos, registrar si han tocado regularmente las anteras y/o los estigmas de las flores que visitan (Slauson 2000; Rocha *et al.* 2005).

Según las observaciones que existen sobre los síndromes de polinización, se sabe que las flores que atraen a los colibríes presentan colores llamativos, como rojo y naranja, y corolas con forma de campana; como estos animales se alimentan del néctar, éste es bastante abundante y se encuentra en el fondo del cáliz. Por otro lado, las características florales que atraen a las palomillas (lepidópteros nocturnos) son los colores claros, olor evidente e intenso, y con antesis nocturna, aunque no necesariamente son productoras de néctar. Los Hymenoptera probablemente polinizan más especies que cualquier otro grupo de animales; las flores que son polinizadas por abejas normalmente presentan una plataforma de aterrizaje, así como guías de néctar. Por su parte, las flores que atraen a los murciélagos tienen mucho polen o néctar, ya que estos animales se pueden alimentar de ambos; además, presentan colores claros, de antesis nocturna y frecuentemente son péndulas (Faegri y Van der Pijl 1979; Bertin 1989; Anexo I).

I.2. Biología reproductiva de la familia Agavaceae

Este trabajo trata sobre la biología reproductiva de *Furcraea parmentieri* que pertenece a la familia Agavaceae. Las plantas de esta familia son originarias del continente Americano y se distribuyen principalmente en ambientes áridos y semiáridos. La familia forma parte de las monocotiledóneas y está conformada por nueve géneros, entre los cuales se cuentan cerca de 300 especies (Tabla 1.1; Rocha *et al.* 2006). La

mayoría de las especies de agaváceas se distribuyen en México, por lo que se considera que éste es el centro de origen de la familia (Eguiarte *et al.* 2000).

Las especies de la familia Agavaceae muestran una gran variedad en cuanto a su ecología, reproducción y adaptaciones morfofisiológicas a los ambientes áridos. Muchas de ellas son importantes como recurso para los seres humanos desde tiempos prehispánicos, ya que a partir de ellas se extraen fibras, alimento y bebidas (alcohólicas y no alcohólicas). En México, las agaváceas son de gran importancia económica, tanto por la producción de bebidas que pueden ser fermentadas (pulque) o destiladas (mezcales), como por las fibras que de ellas se extraen, entre las que se encuentra el henequén (Rocha *et al.* 2006, Colunga-García Marín *et al.* 2007).

Tabla 1.1. Número total de especies descritas de la familia Agavaceae, número de especies por género que se distribuyen en México (y su porcentaje sobre el total); y número de especies que son endémicas de nuestro país (y su porcentaje sobre las que se distribuyen en México; tomado de García-Mendoza 2004).

| Géneros | Número de especies | Especies en México (%) | Endemismo en México (%) |
|--|--------------------|------------------------|-------------------------|
| <i>Agave</i> L. | 200 | 150 (75) | 104 (69) |
| <i>Beschorneria</i> Kunth | 7 | 7 (100) | 6 (86) |
| <i>Furcraea</i> Vent. | 25 | 13 (52) | 8 (61) |
| <i>Hesperaloe</i> Engelm. | 5 | 5 (100) | 4 (80) |
| <i>Hesperoyucca</i> (Engelm.) Baker | 1 | 1 (100) | 0 |
| <i>Manfreda</i> Salisb | 29 | 28 (96) | 22 (78) |
| <i>Polianthes</i> L. | 15 | 15 (100) | 15 (100) |
| <i>Prochnyanthes</i> S. Watson | 1 | 1 (100) | 1 (100) |
| <i>Yucca</i> L. | 46 | 30 (65) | 16 (53) |
| Total | 330 | 251 (76) | 177 (70) |

Las especies de la familia Agavaceae presentan gran variación en su biología reproductiva. Para empezar, existen especies tanto semélparas como iteróparas. Las plantas semélparas (o monocárpicas) se caracterizan por que la planta se reproduce una sola vez y al cabo de la cual la planta muere. Y en las plantas iteróparas (o policárpicas) se presentan varios eventos reproductivos antes de su muerte. *Hesperoyucca*, *Furcraea* y *Agave* son los géneros en los que se presentan rosetas semélparas, cuyo meristemo apical se diferencia en el escapo floral. Todos los demás géneros son iteróparas (Tabla 1.2). Sin embargo, muchas especies cuyas rosetas son semélparas presentan propagación clonal, ya sea a través de la producción de vástagos o hijuelos a partir de estolones, o a través de la producción de bulbilos aéreos, en las infrutescencias, por lo que el genotipo puede permanecer por muchas generaciones, a pesar de que los ramets mueran después de la reproducción (Eguiarte *et al.* 2000; Rocha *et al.* 2006). Por otro lado, existe una cantidad limitada de información sobre los sistemas de autocompatibilidad, pero se cree que las especies de la familia Agavaceae son en su mayoría autocompatibles (Tabla 1.2), con excepción de *Hesperaloë* (Pellmyr y Augenstein 1997) y de algunas especies de *Agave*, que presentan barreras precigóticas a la autofecundación (Eguiarte *et al.* 2000; Rocha *et al.* 2006). Además, en varios géneros se presenta una alta depresión por endogamia y los mismos autores mencionan que la autoincompatibilidad encontrada en *Hesperaloë* no es como tal, sino que la especie muestra una gran depresión por endogamia (Eguiarte *et al.* 2000).

Tabla 1.2. Algunas características reproductivas de las plantas de los géneros de la familia Agavaceae con excepción de *Furcraea*. Fuentes: Eguiarte *et al.* (2000) y Rocha *et al.* (2006).

| Género | Ciclo reproductivo | Sist.compatibilidad* | Dicogamia |
|----------------------|-----------------------|----------------------|----------------|
| <i>Agave</i> | Iterópara y semélpara | AC | Protándrica |
| <i>Beschorneria</i> | Iterópara | ND | Protoginea |
| <i>Hesperaloe</i> | Iterópara | AI | Ausente |
| <i>Hesperoyucca</i> | Semélpara | ND | Ausente |
| <i>Manfreda</i> | Iterópara | AC | Protándrica |
| <i>Polianthes</i> | Iterópara | AC | No protándrica |
| <i>Prochnyanthes</i> | Iterópara | AC | Ausente |
| <i>Yucca</i> | Iterópara y semélpara | AC | ausente |

*Sistema de compatibilidad: AC = autocompatibilidad y AI = autoincompatibilidad
ND – no definido

La producción de inflorescencias en las especies de agaváceas, aún cuando representa un alto costo energético para la planta, sobre todo para las especies semélparas, no necesariamente se traduce en un alto número de frutos. De hecho, es común que las plantas con muchas flores hermafroditas y con polinización cruzada, presenten bajas proporciones de frutos en relación con la cantidad de flores (Sutherland 1987), característica que se presenta entre las agaváceas.

Eguiarte *et al.* (2000) publican una recopilación de la ecología reproductiva de los nueve géneros que conforman a esta familia. A continuación se presentan brevemente algunas de las características de estos géneros, lo que servirá de marco teórico para discutir e interpretar nuestros resultados con *F. parmentieri*.

En el género *Yucca* L., las especies son policárpicas y la primera reproducción de los individuos de muchas de las especies de este género, se presenta antes de los 10 años de edad. Sus flores son blancas, de corola amplia, con anteras pequeñas, con filamentos engrosados y cortos cercanos a la base del ovario, el cual es súpero (por esta razón, usualmente no pueden presentar autopolinización automática). Sus frutos son de

características variadas: pueden ser secos, carnosos o esponjosos; las semillas son de globosas a semiplanas, blancas y negras. Presenta una baja producción de frutos (“fruit set” de entre 6 y 20%) sugiriendo una limitación por polinizadores. Es un género con una polinización muy especializada llevada a cabo únicamente por polillas de los géneros *Tegeticula* y *Parategeticula* (Rocha *et al.* 2006). Las flores carecen de néctar o producen muy poco, de 5 a 8 μ l por flor, con una concentración del 11% de azúcares, siendo baja la proporción de sacarosa con respecto a las hexosas (Eguiarte *et al.* 2000; Tabla 1.3).

Las especies del género *Hesperaloë* Engelm., presentan una relación con polinizadores generalistas. Sus flores son rojas, lavanda-verdosas, o rosas. Algunas especies presentan anthesis tanto diurna como nocturna, aunque otras son sólo nocturnas, o sólo diurnas. Sus flores tienen forma tubular y viven sólo un día. El pistilo y los estambres se encuentran a la misma altura. Sus frutos son capsulares dehiscentes y presentan una baja producción de frutos (“fruit set” de 0.5% a 4%; Rocha *et al.* 2006). El néctar producido por cada flor/día es de alrededor de 15 μ l; sin embargo, en *H. funifera* las flores producen más de 500 μ l de néctar por noche, con una concentración de azúcares de 14-21%. Sus polinizadores nocturnos son murciélagos nectarívoros, así como nóctuidos y esfíngidos; y los diurnos son abejorros y colibríes. Las especies de este género producen poco más de 100 flores por inflorescencia y un promedio de 1.4 inflorescencias por planta (Eguiarte *et al.* 2000; Tabla 1.3).

El género *Hesperoyucca* (Engelm.) Baker, está conformado por una sola especie, *Hesperoyucca whipplei*, que tiene frutos dehiscentes con semillas subglobosas, blancas y negras, que son dispersadas por viento; sus flores son polinizadas por palomillas. Y tiene variedades monocárpicas y policárpicas. Este género es grupo hermano de *Hesperaloë* y posee caracteres morfológicos reproductivos (estilo, estigma, estambres y

polen) similares a los de *Agave* y a los de *Hesperaloë* (Clary 1997; Huxman y Loik 1997; Eguiarte *et al.* 2000; Tabla 1.3).

Beschorneria Kunth, es un género hermano de *Furcraea*. Presenta flores tubulares, protogínicas, de colores rojos o verdes con franjas rojas. Sus polinizadores son esfíngidos y colibríes (Eguiarte *et al.* 2000; Tabla 1.3).

El género *Agave* L., es quizá el más estudiado; se divide en dos subgéneros: *Littaea* y *Agave*. Las especies que pertenecen a *Littaea* presentan una inflorescencia espigada y flores en pares, mientras que en las plantas que pertenecen al subgénero *Agave* la inflorescencia es paniculada y las flores se presentan en agregados umbelados sobre pedúnculos laterales. Las especies estudiadas de este género presentan flores protándricas de color blanquecino-verdosas, amarillentas y rojizas; la mayoría son tubulares y todas presentan ovario ínfero (Eguiarte *et al.* 2000). La producción de néctar es muy variada, desde 1 hasta 713 $\mu\text{l}/\text{flor}/\text{noche}$. En *Agave salmiana*, la producción de néctar es de 102 $\mu\text{l}/\text{flor}$ cada dos horas durante todo el día y puede continuar dicha producción por la noche (Martínez del Río *et al.* 1987). Las especies estudiadas de los dos subgéneros son autocompatibles, pero presentan una intensa depresión por endogamia. Los frutos en todas las especies son capsulares. (Eguiarte *et al.* 2000). Las especies del subgénero *Littaea* no parecen estar tan limitadas por la falta de polinizadores, como sucede con las del subgénero *Agave*. La mayoría de las plantas de éste género son generalistas ya que sus polinizadores pueden ser murciélagos, esfíngidos, colibríes, abejas y avispas. Sin embargo, se ha visto que en el subgénero *Agave* los murciélagos son los polinizadores más comunes, mientras que en *Littaea* no se ha registrado a este grupo de polinizadores, siendo los más comunes las abejas y los esfíngidos (Eguiarte *et al.* 2000). En estas plantas puede darse propagación vegetativa por bulbilos o por ramets subterráneos; en *A. macrocantha* se ha reportado que los

bulbilos se producen cuando la inflorescencia sufre algún daño o por falta de polinización (Arizaga y Ezcurra 1995; Tabla 1.3).

El género *Manfreda* Salisb, está muy relacionado con el género *Agave*, aunque presenta diferencias en sus estructuras vegetativas. Las plantas del género *Manfreda* son iteróparas, sus flores son finas y tubulares, y se presentan de manera solitaria en cada nodo. *Manfreda virginica* presenta entre 57 y 114 óvulos por flor y entre 10 y 80 semillas por fruto; en cambio, *M. brachystachya*, ahora conocida como *M. scabra* (Ortega) McVaugh (Castañeda *et al.* 2005), produce un promedio de 205 óvulos por flor y 123 semillas por fruto (Eguiarte *et al.* 2000). Con respecto a la producción de néctar, es diferente en la noche que en el día. *M. jaliscensis* produce de 19 a 26 $\mu\text{l}/\text{noche}/\text{flor}$, mientras que *M. scabra* produce 124 $\mu\text{l}/\text{día}/\text{flor}$ y de 134 a 290 $\mu\text{l}/\text{noche}/\text{flor}$; para esta última, la concentración de azúcares en el néctar es de 16.3-16.9%. La producción de frutos varía entre años y sitios, y aunque se produce la misma cantidad de frutos tanto por autopolinización como por polinización cruzada, la producción de semillas sugiere que hay depresión por endogamia, ya que el desarrollo de las semillas no es exitoso cuando hay autopolinización. Sus polinizadores son esfíngidos y murciélagos (Eguiarte *et al.* 2000; Tabla 1.3).

El género *Polianthes* L., se divide en dos subgéneros: *Polianthes*, que consta de ocho especies que presentan una inflorescencia en espiga con flores sésiles de color blanco a rosado y hasta rojo con la edad, y *Bravoa*, con seis especies cuya inflorescencia es en racimo y con flores pediceladas de colores naranja, rojo, rojo-verdoso, rosado con rayas o blanco (Solano 2000). En todas la especies los estilos no crecen de acuerdo con la edad de la flor (como sucede en *Manfreda* y *Agave*), sugiriéndose que no son protándricas. Existen variaciones entre ellas en cuanto a la producción de néctar y a su concentración, así como en el tipo de visitantes que

reciben sus flores. Se sugiere que el subgénero *Bravoa* es polinizado por colibríes, debido a su color rojo y a la posición de las flores; sin embargo, *P. geminiflora* var. *graminifolia* produce 13.45 µl de néctar por noche/flor, con una concentración de 21% de azúcares, lo cual es característico de las flores polinizadas por colibríes, mientras que a *P. durangensis*, que se cree que es polinizada por esfíngidos, produce 4.18 µl de néctar por noche, por flor, pero con una concentración más diluida, de 15.7% de azúcares por flor (Eguiarte *et al.* 2000; Tabla 1.3).

Finalmente, el género *Prochnyanthes* S. Watson está conformado sólo por una especie, *P. mexicana*, aunque han sido descritas otras dos: *P. viridescens* y *P. bulliana* (Eguiarte *et al.* 2000). Sin embargo, Castro-Castro *et al.* (2010) confirman que actualmente el género tiene una especie: *P. mexicana*, pero plantean que la gran diferencia morfológica encontrada en las poblaciones analizadas sugiere la existencia de un proceso de especiación dentro del grupo. Estas plantas presentan flores tubulares, blanquecinas o blanco verdosas, las cuales tienen una producción de néctar de 12 µl por noche, con una concentración de azúcares de 18.1%. Se cree que son polinizadas por esfíngidos u otras palomillas, aunque la estructura de la flor sugiere que la polinización es llevada a cabo por abejas (Eguiarte *et al.* 2000; Rocha *et al.* 2006) (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Algunas características de los frutos y de los síndromes florales de los géneros de la familia Agavaceae con excepción de *Furcraea*. Fuentes: Clary (1997), Eguiarte *et al.* (2000), Rocha *et al.* (2006), Castro-Castro *et al.* (2010).

| Género | Color de flores | Frutos | Néctar ⁺ | Polinizadores |
|----------------------|--|--|---|--|
| <i>Agave</i> | Blanquecino-verdosas, amarillentas y rojizas | Capsulares dehiscentes | 713-1 μ l/noche/flor 14-19% | Murciélagos, esfíngidos, colibríes, abejas |
| <i>Beschorneria</i> | Rojas y verdes con franjas rojas | Capsulares dehiscentes | ND | Esfíngidos, colibríes |
| <i>Hesperaloe</i> | Rojas, lavanda-verdoso y rosas | Capsulares dehiscentes | 15-500 μ l/noche o día/flor 14-21% | Murciélagos, Noctuidos, esfíngidos, colibríes, abejorros |
| <i>Hesperoyucca</i> | Blancas | Capsulares dehiscentes | ND | <i>Tegeticula</i> |
| <i>Manfreda</i> | Blanquecinas, amarillas y verdes parduscas | Capsulares dehiscentes | 19-26 (290) μ l/noche o día/flor 16.6% | Esfíngidos, murciélagos |
| <i>Polianthes</i> | Blancas, rojas y amarillas | Capsulares dehiscentes | 13.5-4.2 μ l/noche/flor 15.7-21% | Esfíngidos, colibríes |
| <i>Prochnyanthes</i> | Blanquecinas y blanco verdosas | Capsulares dehiscentes | 12 μ l/noche* 18.1% | Esfíngidos |
| <i>Yucca</i> | Blancas | Capsulares dehiscentes, carnosos indehiscentes, esponjosos indehiscentes | 5-8 μ l/flor 11% | <i>Tegeticula</i> y <i>Parategeticula</i> |

⁺ Se muestran los datos de la cantidad de néctar por flor y de su concentración de azúcares.

ND – no definido

* No se especifica si es por flor

I.3. El género *Furcraea*

El género *Furcraea* fue descrito por Ventenat en 1793 a partir de la segregación de dos especies, en aquel entonces consideradas dentro del género *Agave*: *Agave foetida* L. y *Agave hexapetala* Jacq. La separación de *Furcraea* se propuso con base en la presencia de flores no tubulares, filamentos cortos engrosados en la parte inferior y estilo de base gruesa y angostamente truncada (García-Mendoza 1998). Desde entonces, se han hecho varias revisiones del género. Por ejemplo Hemsley en 1884, reconocía 15 especies de *Furcraea*; Drummond (1907) reconoce diez especies válidas, y otras seis de difícil ubicación taxonómica, así como 24 nombres más que eran aplicados a plantas cultivadas e incluso asignados a plantas de otros géneros, como *Agave*, *Beschorneria* y *Yucca*. García-Mendoza (2001), en su tesis doctoral, hace una revisión exhaustiva de las especies de *Furcraea* y reconoce que son aproximadamente 25 especies.

Furcraea es un género endémico de América (al igual que toda la familia) y se distribuye entre el trópico de cáncer y el trópico de capricornio (Figura 1.1). Su límite norte de distribución se encuentra en la porción central de México, en los estados de Nayarit y Jalisco. Su área de distribución se continúa hacia el sur por los países de Centroamérica y las tierras bajas de Colombia, Venezuela y las Guayanas. A partir de Colombia y siguiendo la cadena de los Andes penetra en Ecuador, Perú, Bolivia, y Paraguay. En el Caribe se encuentra en las Bahamas, Cuba, Jamaica, La Española, Puerto Rico y todas las islas de las pequeñas Antillas desde las Islas Vírgenes hasta Trinidad y Tobago y Curazao, frente a las costas de Venezuela (Figura 1.1). En forma cultivada se le halla en muchos países del mundo; se les considera como plantas ornamentales principalmente en Europa, y se cultivan como plantas productoras de fibras en la India, Madagascar e Isla Mauricio (García Mendoza 2001).

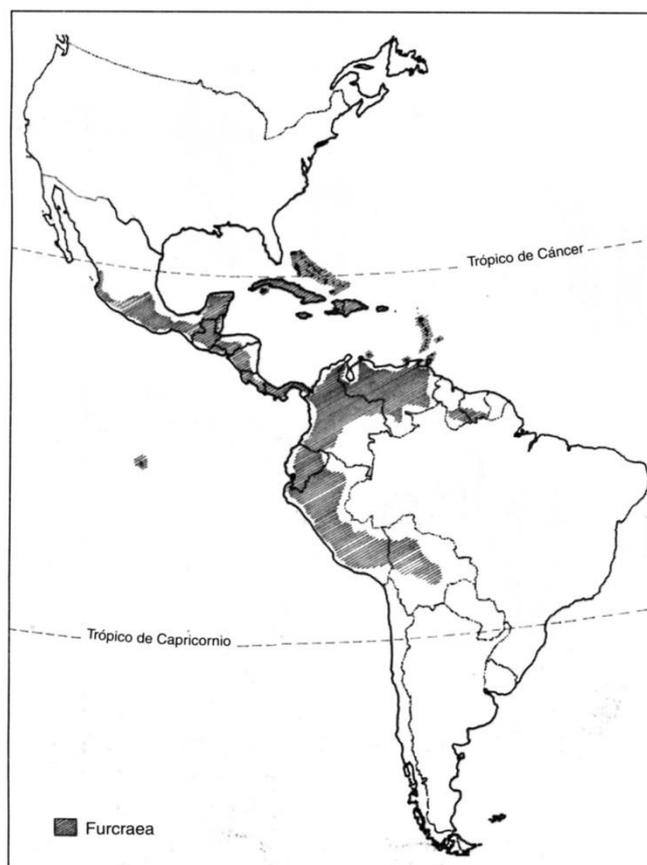


Figura 1.1. Distribución conocida del género *Furcraea* (tomado de García-Mendoza 2000)

Furcraea tiene dos subgéneros: *Flexiles*, conformado por cuatro especies, y *Furcraea* con 21 especies. El subgénero *Flexiles* es endémico de México y Guatemala, se caracteriza por tener hojas con márgenes denticulados, y ápice no mucronato, endurecido por el enrollamiento del margen. Son plantas arborescentes que producen bulbilos foliosos con hojillas cartáceas y plántulas de cotiledón largo. Las floraciones ocurren en la época relativamente más seca del año y duran poco tiempo, generalmente de uno a tres meses. Crecen en altitudes entre los (2,000) 2,400-3,000 (3,400) m s.n.m. (García Mendoza 2001). Las especies del subgénero *Flexiles* se restringen a las cimas de las montañas más altas del Eje Neovolcánico, la Sierra Madre de Oaxaca, la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre de Chiapas en México, así como a las montañas del Quiché en Guatemala (García-Mendoza 1998).

Por su parte, el subgénero *Furcraea* está constituido por plantas acaules (sin tallo), subacaules o arborescentes; sus hojas presentan márgenes dentados, enteros o dentado-enteros, ápice mucronato y córneo; sus bulbilos son bracteados, o foliosos con hojillas suculentas y sus plántulas son de cotiledón corto. Las floraciones generalmente duran varios meses y algunas especies llegan a florecer durante todo el año. Crecen desde el nivel del mar hasta los 3,500 m de altitud (García-Mendoza 2001). Se distribuyen por toda la zona costera del Pacífico, desde Nayarit y Jalisco hasta Chiapas y la Península de Yucatán en México. Se les encuentra también en todos los países de Centroamérica, las Islas del Caribe y en Sudamérica hasta Bolivia y, quizás, Paraguay (García-Mendoza 1998).

Las plantas del género *Furcraea* colonizan ambientes que van de las selvas bajas caducifolias y selvas medianas subperennifolias, al nivel del mar, hasta los bosques mesófilos de montaña y de *Pinus-Quercus*, entre los 3,000 y los 3,400 m de altitud. De las 25 especies, 17 de ellas se presentan entre los 1,000 y 3,000 m s.n.m. Son plantas monocárpicas y pueden ser arborescentes, subacaules o acaules. Sus hojas son fibrosas y con márgenes que pueden ser desde enteros hasta serrulados. Sus inflorescencias son paniculadas, grandes, con ramas primarias, secundarias y terciarias, y en ocasiones cuaternarias. Sus flores son bisexuales, campaniformes, de color blanco, blanco-verdosas o blanco-amarillentas, en ocasiones con tintes rojizos, y a menudo son reemplazadas en la inflorescencia por bulbilos. Las flores presentan seis tépalos en dos series, tienen seis estambres que se encuentran adnatos a la base de los tépalos y están engrosados de la mitad a la base; el ovario es ínfero, oblongo y tricarpelar (trilocular), con numerosos óvulos en dos series por lóculo; el estilo es columnar, muy engrosado por debajo de la base y el estigma es pequeño e inconspicuamente trilobado. Los frutos

son cápsulas de paredes delgadas y loculicidalmente trivalvadas. Las semillas son numerosas, aplanadas, negras y brillantes cuando son viables (García-Mendoza 2001).

Las plantas del género *Furcraea* presentan un número cromosómico diploide de $2n= 60$, de tipo bimodal, es decir, está constituido por 10 cromosomas grandes y 50 pequeños, de manera similar a lo que ocurre con el resto de los géneros de la familia Agavaceae. El género presenta tres patrones temporales de floración: i) en la época de lluvias (de junio a septiembre); ii) en la época de secas (de noviembre a mayo); y iii) durante todo el año. Aparentemente las plantas de las especies acaules florecen entre los ocho y los 15 años de edad, mientras que en las especies arborescentes la reproducción se da en individuos de más de 50 años, y tal vez de hasta 80 o 100 años de edad (García-Mendoza 2001).

Existen muy pocos estudios sobre *Furcraea parmentieri*, la especie que nos ocupa en esta tesis. Particularmente, se sabe muy poco sobre su biología reproductiva, aún cuando es una especie considerada dentro de la categoría de “amenazada” en la NOM-059-ECOL-2001, ya que presenta una distribución restringida y su hábitat peligra por presiones de cambio de uso de suelo. Se cree que tiene una baja producción de semillas y no se sabe si depende o no de polinizadores para su reproducción, aunque se sospecha que tiene una alta propagación vegetativa a través de bulbilos que emergen del tronco, y del tallo y las ramificaciones de la inflorescencia (Eguiarte *et al.* 2000).

I. 4. Objetivos

El objetivo general de este trabajo es describir la biología reproductiva de *Furcraea parmentieri*, y así contribuir al conocimiento de su biología poblacional, utilizando como modelo a la población que se distribuye en la zona del volcán Xitle, en el sur del D.F.

Los objetivos particulares son:

1. Conocer la fenología reproductiva de la población estudiada de *Furcraea parmentieri*.
2. Describir la morfología de las flores y conocer cómo varía entre individuos.
3. Conocer la producción de néctar y los principales visitantes florales (posibles polinizadores).
4. Describir el sistema de cruce, evaluando la producción de frutos (“fruit set”) y la producción de semillas (“seed set”) bajo diferentes tratamientos de polinización.
5. Registrar el porcentaje de germinación de semillas provenientes de diferentes tipos de cruce (geitonogamia, autogamia y polinización cruzada).

Capítulo II. Métodos

II. 1 La especie de estudio

Furcraea parmentieri fue descrita por Benedict Roezl en 1857, quien la colectó en enero de ese año en el “monte Acusca” (lo que hoy corresponde al Ajusco), “que se encuentra a 7 u 8 millas alemanas al sur de la villa de México” (Roezl 1881, en García-Mendoza 2001). Originalmente fue publicada como *Yucca parmentieri* por Ortgies (1859), quien publicó un extracto del catálogo (original de Roezl) que contenía descripciones de un gran número de especies nuevas. Más tarde Koch (1863) describe *Furcraea bendinghausii* con base en un ejemplar vivo y en floración, cultivado en el Jardín de Nimy bei Mons, Bélgica, a cargo del Sr. Bedinghaus (a quien dedicó la especie). García-Mendoza (2001), en su revisión del género, comenta que el nombre correcto es *F. parmentieri*, reconociendo que es la misma especie que fue descrita por Roezl.

Es una planta arborescente, de tronco simple, con una roseta de hojas en el ápice (Figura 2.1 y 2.2). La inflorescencia se produce a partir del meristemo apical de la roseta, y al terminar la fructificación la planta muere (*i.e.* es monocárpica o semélpara). Sus hojas son linear-lanceoladas a lanceoladas, fibrosas y coriáceas, con márgenes finamente denticulados, glaucas o verde-azulosas y persistentes, ya que no se caen, sino que al marchitarse, permanecen adosadas al tronco, cubriendo todo el tallo. La inflorescencia es paniculada y mide de 4.5 a 8 m de alto; su tallo (localmente conocido como quiote o escapo) es verdoso, pubescente y con brácteas púrpuras en la base de las ramas primarias y secundarias (Figura 2.1 y 2.2). Las flores se producen en fascículos de 2 a 4 flores, presentando tépalos externos e internos verdosos por fuera y amarillentos-blancuzcos por dentro (Figura 2.1 y 2.2). Cada flor tiene seis estambres

con la base engrosada; las anteras son oblongas con inserción ligeramente excéntrica y de color amarillo; el ovario es tricarpelar y el estigma superficialmente trilobado. Sus semillas son planoconvexas de color blanco y negro, brillantes. Las infrutescencias (y ocasionalmente los troncos) produce bulbilos foliosos (Figura 2.1 y 2.2), con hojillas lineares, verde-azulosas y con margen finamente denticulado (García-Mendoza 2001).

García-Mendoza (2000, 2001) ha reportado que la época de floración de *F. parmentieri* es larga, abarcando de tres a cinco meses. Sin embargo, no se ha descrito con precisión y detalle para la especie el desarrollo temporal de su floración; se reporta que ésta puede iniciarse en la temporada seca (febrero-abril) y continuar durante la época de lluvias, y que incluso en septiembre y octubre se han observado flores. Los frutos maduran hacia los últimos meses del año y la dispersión de sus semillas ocurre a principios del año siguiente, durante los meses más fríos y de baja precipitación. Los bulbilos se presentan de junio a marzo y es notoria la lata producción de los mismos, a diferencia de la baja producción de cápsulas. Los colibríes la visitan al atardecer, atraídos posiblemente por el néctar.

Furcraea parmentieri crece en suelos volcánicos a partir de una altitud de 2,300 m s.n.m., siendo más frecuente de los 2,600 a 3,400 m s.n.m. Por lo general coloniza sitios abiertos o laderas escarpadas y pedregosas en bosques mesófilos de montaña, bosques con *Quercus*, *Pinus*, *Abies* y *Cupressus* (García-Mendoza 2000). Dado que en algunos de los tipos de vegetación en los que *F. parmentieri* se distribuye son comunes los fuegos, estas plantas pueden ser muy tolerantes a este tipo de disturbios (García-Mendoza 2001). Sus nombres comunes son: “xixi” (se pronuncia shishi), tacamba, palma, palmilla, palmito, izote, palma de monte o tepequióte (García-Mendoza 2000; lugareño del volcán Pelado, com. pers.). En las comunidades en las que habita, puede coexistir con árboles o arbustos de los géneros *Buddleia*, *Clethra*, *Arbutus*, *Salix*, *Alnus*

y *Ribes*. Algunas de las hierbas más comunes en los sitios donde se distribuye *F. parmentieri* son *Solanum sp.*, *Salvia sp.*, *Verbesina virgata*, *Echeveria gibbiflora*, *Sedum oxypetalum*, *Stipa sp.*, *Festuca sp.* y *Muhlenbergia sp.* En la zona del volcán Pelado, en el sur del D.F., *F. parmentieri* es muy abundante, por lo que sus poblaciones semejan palmares; de ahí su nombre común, “palma de monte” o “tepequióte”.

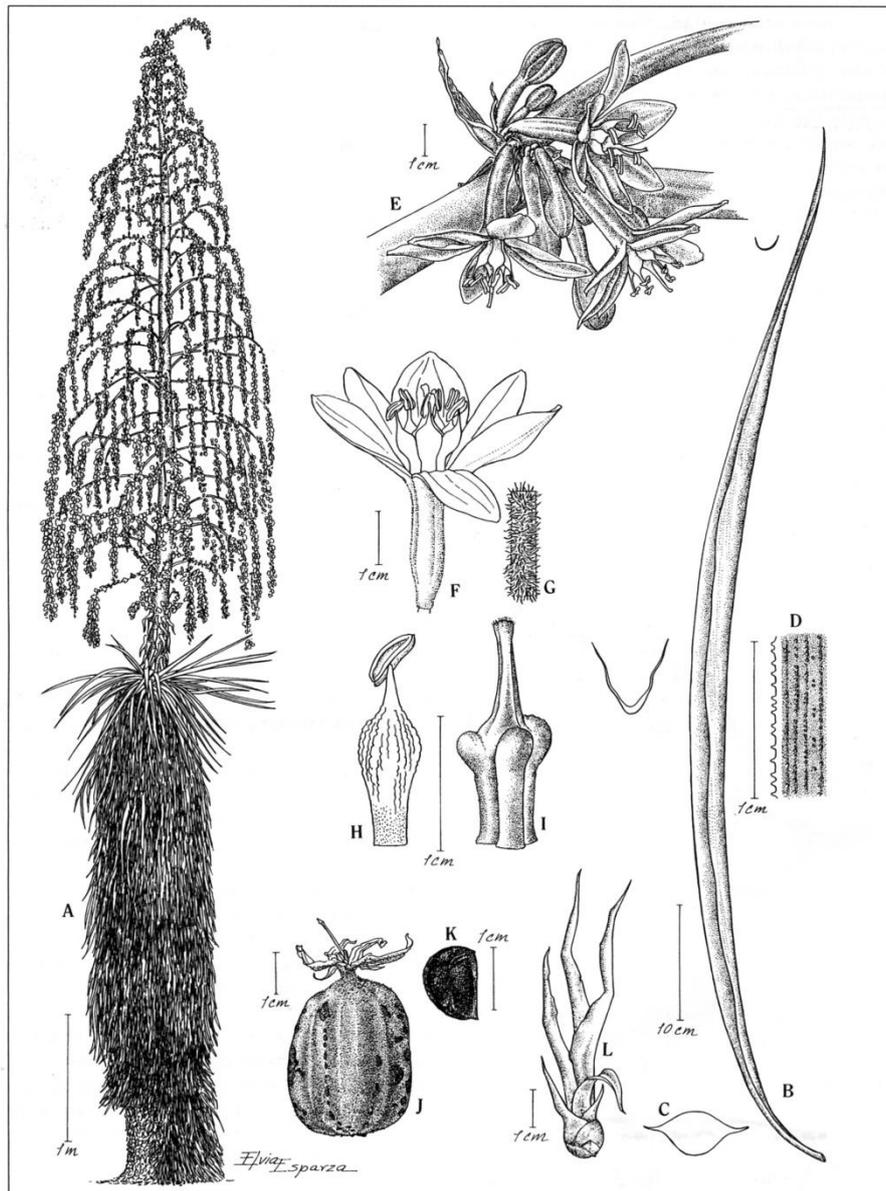


Figura 2.1. *Furcraea parmentieri* (Roezl ex Ortigies) García-Mend. A. Planta con inflorescencia. B. Hoja. C. Secciones transversales de la hoja. D. Detalle del margen del envés. E. Ramilla secundaria con flores. F. Flor. G. Detalle de la pubescencia del ovario. H. Estambre. I. Pistilo. J. Cápsula. K. Semilla. L. Bulbilo folioso (ilustración tomada de García-Mendoza 2000).



Figura 2.2. *Furcraea parmentieri* en el volcán Xitle. a) Individuos en el bosque mixto de *Pinus-Quercus* en el volcán Xitle. b) Individuo en floración (se encuentra postrado en el suelo por lo que no se observa su tronco). c) Aspecto de una inflorescencia con botones y flores maduras. d) Bulbilos en una inflorescencia.

F. parmentieri se distribuye a lo largo del Eje Neovolcánico (Figura 2.3). Se le ha reportado en la Sierra de Manantlán y el Volcán de Colima en Jalisco, en Mil Cumbres en Michoacán, en la Sierra de las Cruces en el Estado de México, en la Sierra de Ocuilan en los límites del Estado de México con Morelos, en la Sierra del Ajusco en el Distrito Federal, y en las Sierras de Pachuca y Tulancingo en Hidalgo. En el volcán Ajusco y el volcán Pelado (que forman parte del mismo complejo montañoso) se han encontrado las poblaciones más numerosas de esta especie (García-Mendoza 2001).

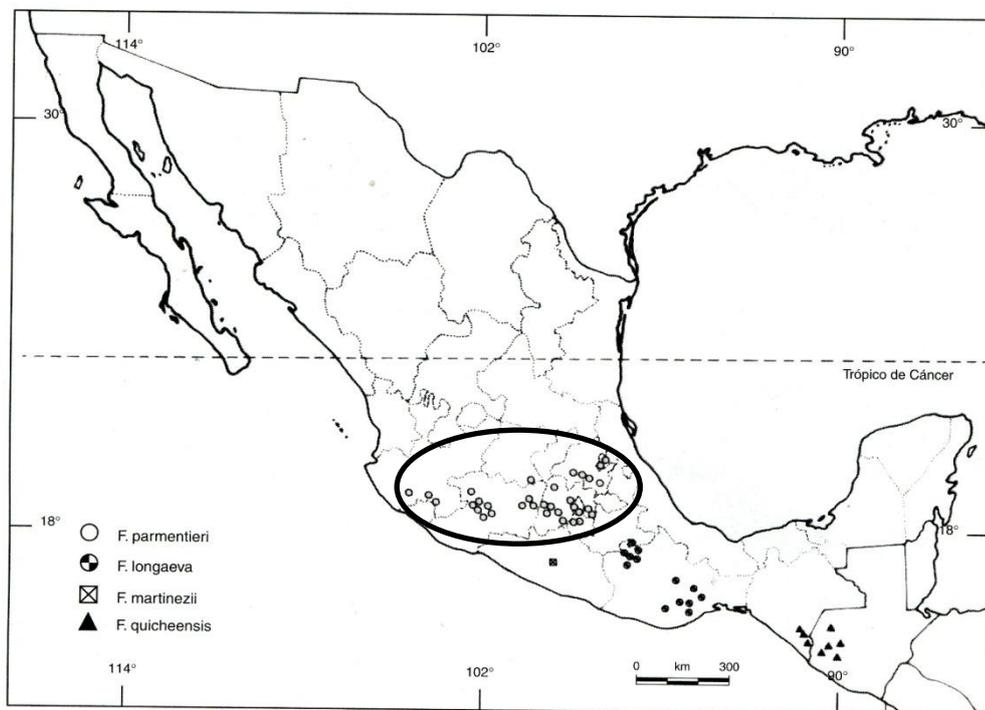


Figura 2.3. Distribución de las cuatro especies arborescentes de *Furcraea* que se distribuyen en México. El ovalo distingue la distribución de *Furcraea parmentieri* (tomado de García-Mendoza 2000).

II.2 Sitio de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en los alrededores del volcán Xitle, en el sur del Distrito Federal (la palabra “xitle” significa “ombligo” en Náhuatl). Este volcán está ubicado a 19°15´ de latitud norte y 99°13´ de longitud oeste (Figura 2.4). Su altitud máxima es de 3,128 m, y su cráter tiene *ca.* 50 m de profundidad (Hiroishi 1974).

Esta zona presenta suelos jóvenes con un pH ácido, derivados de cenizas volcánicas. Su clima es de tipo C(w)(w)(b´), que es subhúmedo con lluvias en verano, con menos de 5% de la precipitación anual en forma de lluvia invernal, semifrío con verano fresco. Su temperatura media anual es de 14.7 °C, con una mínima de 11.9 °C en el mes de enero y una máxima de 16.9 °C en mayo. El sitio se encuentra entre las isoyetas de 1,000 y 1,200 mm de precipitación anual (Hiroishi 1974, Castillo-Argüero *et al.* 2007).

La vegetación de la zona es un bosque mixto de *Pinus-Quercus*, en donde las especies arbóreas dominantes son *Alnus firmifolia*, *Pinus pseudostrobus*, *P. teocote*, *Quercus laurina*, *Q. rugosa* y *Arbutus xalapensis*; en el estrato arbustivo se observan con facilidad *Baccharis conferta*, *Bouvardia ternifolia* y *Buddleia cordata*; y en el estrato herbáceo son comunes las especies como *Muhlenbergia macroura*, *Bouvardia ternifolia*, *Begonia gracilis*, *Dahlia sp.*, *Cosmos bipinnatus*, *Cosmos parviflorus*, entre otras (Hiroishi 1974, Castillo-Argüero *et al.* 2007, Benítez-Badillo 1986; Figura 2.5).

El área del volcán Xitle corresponde a una zona relativamente protegida, referida como Parque Nacional “Cumbres del Ajusco”. Sin embargo, en toda esta zona se llevan a cabo una gran cantidad de actividades de recreación y de manejo, y sufre de una presión de cambio de uso de suelo muy fuerte, debido a la proximidad con la Ciudad de México y la alta densidad de población humana en este sitio. De hecho, durante el tiempo en el que se llevó a cabo esta investigación (2007-2008), la zona en la que

realizamos los experimentos y observaciones sufrió de un fuerte proceso de aclareo; más tarde fue evidente que éste tenía el objeto de crear pistas para el tránsito de algún tipo de vehículo recreativo (probablemente bicicletas de montaña, o coches de carreras livianos).

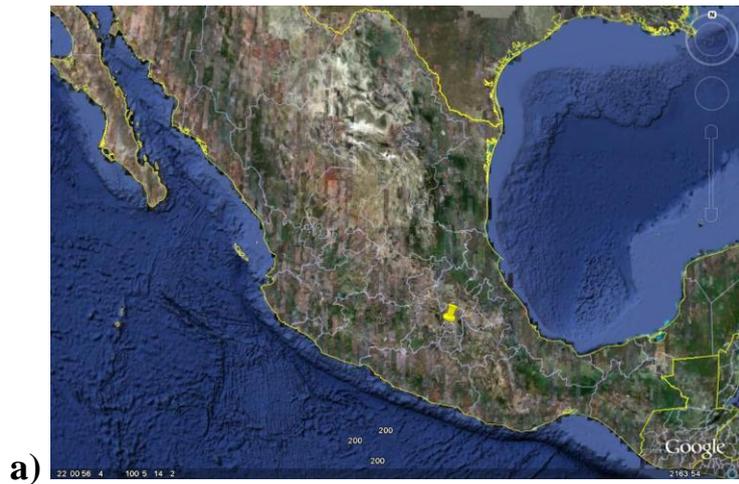


Figura 2.4. a) Mapa de la República Mexicana en el que se señala la ubicación del Distrito Federal. b) Mapa que muestra la ubicación del volcán Xitle (marca amarilla) en el sureste del Distrito Federal. c) Aquí se aprecia un mayor acercamiento del volcán Xitle (marca amarilla).



Figura 2.5. a) Imagen del cráter del volcán Xitle y b) vista del sitio de estudio en el que se aprecia el tipo de vegetación y la presencia inequívoca de *F. parmentieri*.

II. 3 Métodos de campo

A) Fenología y morfometría

Se llevaron a cabo una serie de visitas al sitio de estudio, durante las cuales se registró la emergencia de las inflorescencias y se hizo un seguimiento de su desarrollo a lo largo de 14 meses. Estas visitas empezaron en enero de 2007, cuando se detectó el surgimiento de los primeros escapos, y concluyó hasta la primavera de 2008, cuando terminó la maduración y liberación de las semillas. En cada visita se registró a nivel poblacional el grado de desarrollo de la estructura reproductiva y se construyó un calendario en el que se anotaron, semanalmente, el tipo de estructuras reproductivas presentes cada momento (sólo a nivel cualitativo). Éstas comprendieron: la emergencia de los escapos, la presencia de inflorescencias desplegadas pero aún inmaduras, la presencia de inflorescencias con flores maduras, el inicio de los frutos junto con las inflorescencias seniles, el proceso de maduración de los frutos, los bulbilos en las infrutescencias y la dehiscencia de los frutos (liberación de las semillas).

Por otro lado, se caracterizó la fenología floral de *F. parmentieri* en marzo de 2007, desde la apertura hasta la senescencia. Para esto, se marcaron 30 flores (en estado de botón), en dos individuos que se encontraban en la ladera del volcán Xitle. En cada una de estas flores, durante siete días, se monitorearon sus cambios y se registró su fase de desarrollo. Las observaciones se realizaron entre las 16:00 y 21:00 horas. Los estados de desarrollo floral definidos fueron: botón, flor joven (corola semiabierta y anteras indehiscentes o algunas dehiscentes), flor madura (corola abierta y anteras completamente dehiscentes) y flor senil (pistilo translúcido y anteras semi-secas; ver Anexo II). Asimismo, de cada flor se anotó el número de anteras que estaban dehiscentes o indehiscentes, y la receptividad del pistilo: receptivo (estigma húmedo), o no receptivo (estigma seco). Finalmente, se midió la apertura de la corola con la ayuda

de un vernier. Estas mediciones se hicieron diariamente, excepto los días cinco y seis en los que no hubo oportunidad de ir al campo. Se calculó, por día, la apertura promedio de las corolas, el porcentaje de los pistilos que estaban receptivos y el porcentaje de las anteras que estaban abiertas. Con estos datos se describió la fenología floral detallada de *Furcraea parmentieri*.

Por otro lado, en lo que respecta a la morfometría, se colectaron seis flores maduras de cada una de cuatro plantas diferentes, haciendo un total de 24 flores. Inmediatamente después de la colecta, se tomaron las siguientes medidas de cada flor: diámetro de la corola (DC en la nomenclatura que se usa más adelante), largo de los tépalos (LT), altura de la corola (AC), altura de los pistilos (AP), altura de los estambres (AE), largo de la flor (LF), largo del ovario (LO) y diámetro interno de la corola (DI; Figura 2.6).

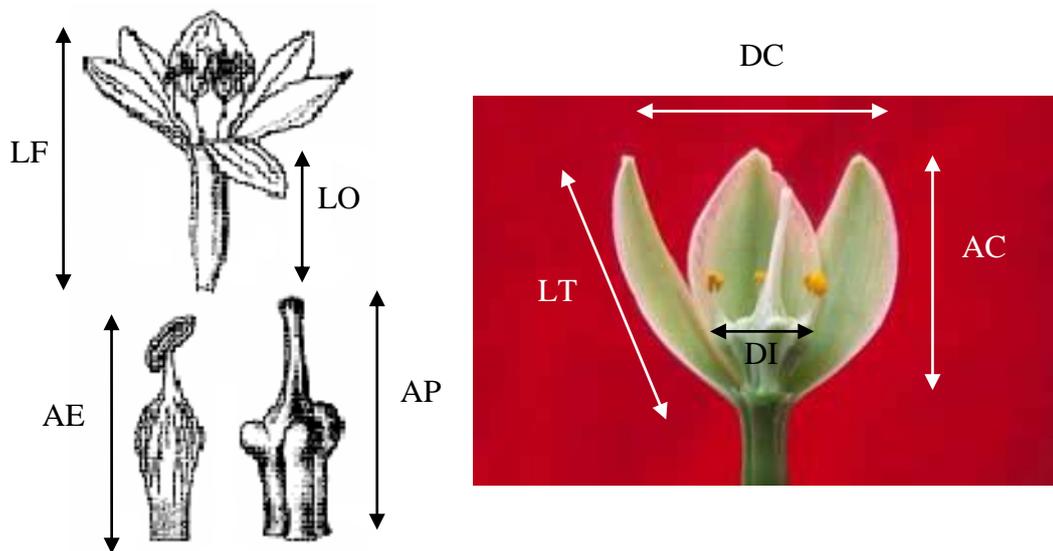


Figura 2.6. Mediciones realizadas en cada flor de *F. parmentieri*. El significado de las iniciales se describe en el texto.

B) *Visitantes florales y producción de néctar*

Se hicieron observaciones ocasionales de los visitantes florales en todas las visitas al campo que se realizaron durante la temporada de floración (marzo a mayo). Además, el 10 de mayo de 2007 se realizó una visita específicamente para llevar a cabo cuatro horas sistemáticas de observación y registro de visitantes florales. Dos de estas horas fueron nocturnas (21:00 a 22:00 y 24:00 a 1:00 h) y dos horas fueron diurnas (7:00 a 8:00; y 9:00 a 10:00 h). Las observaciones se centraron en cinco plantas repartidas entre tres observadores. Se registró el tipo de visitante, además de su frecuencia de visitas en un intervalo de 20 min/planta. No se capturó a ninguno de los visitantes florales, por lo que la identidad de los mismos no se reporta de forma detallada.

El mismo día que se llevaron a cabo estas observaciones, se midió la cantidad de néctar en 12 flores de cuatro plantas distintas (3 flores por planta). Una medición se realizó a las 24:00 h y otra a las 7:00 h del día siguiente (para medir el néctar acumulado durante la noche). Se extrajo el néctar de cada flor con la ayuda de un tubo microcapilar. Al néctar extraído se le midió el porcentaje de azúcares con la ayuda de un refractómetro.

C) *Sistemas de cruz*

Entre abril y mayo de 2007, a la mitad de la temporada de floración, se eligieron 18 plantas con inflorescencia, ubicadas en las faldas del volcán. La elección de las plantas se basó en la cantidad de flores disponibles para poder llevar a cabo los cuatro tratamientos de polinización, para cada tratamiento se utilizaron cinco flores. Algunos tratamientos involucraron embolsar a las flores, para lo cual se utilizaron bolsas de tela de organza (Figura 2.9). Para hacerlas, se cortaron trozos circulares de tela de organza y

se hilvanaron en su periferia con un alambre delgado de cobre, para poder cerrarlas y abrirlas con facilidad; el diámetro de los círculos de tela era de *ca.* 23 cm.

Los cuatro tratamientos que se llevaron a cabo fueron:

i) Polinización cruzada (PC). Se eligieron cinco flores jóvenes que apenas estuvieran abriendo, con el pistilo receptivo y las anteras cerradas, en cada una de las 18 plantas experimentales. Las flores se emascularon, es decir, se les retiraron las anteras, para impedir la autopolinización, y se polinizaron manualmente utilizando polen que poco antes (*ca.* 2 hrs.) se había recolectado de otros individuos (entre 10 y 15) ubicados en una zona relativamente retirada (*ca.* 500 a 1,000 m) del individuo experimental. Esto se hizo con el objeto de aumentar las probabilidades de que los individuos donadores de polen fueran genéticamente diferentes a la planta experimental, dado que *F. parmentieri* se propaga naturalmente a través de la producción de bulbilos, algunos investigadores suponen que las poblaciones podrían estar formadas un número reducido de genets (L. Eguiarte, com. pers.). El polen así recolectado se mezcló en un recipiente pequeño y la polinización de la flor experimental se llevó a cabo tomando un poco de ese polen con el dedo y colocándolo en el pistilo receptivo, cerciorándose de que el estigma quedara repleto de polen (luciendo un intenso color naranja). Una vez realizada la polinización cruzada, la flor se embolsó (Figura 2.7) y se observó en repetidas ocasiones a través del tiempo, hasta que se formó el fruto.

ii) Geitonogamia (G). Se eligieron cinco flores jóvenes en cada una de las 18 plantas experimentales. Estas flores también se emascularon y se polinizaron manualmente, pero la polinización se llevó a cabo con polen recolectado de diferentes flores de la misma planta experimental. El polen recolectado de las diferentes flores se mezcló, y se colocó una buena cantidad en el estigma. Una vez realizada la

polinización, la flor se embolsó y se visitó varias veces a través del tiempo, hasta que se formó el fruto.

iii) Polinización automática (PA). En este tratamiento se escogieron cinco botones de cada una de las 18 plantas experimentales, y se embolsaron directamente, de tal forma que cuando la flor abrió, no pudo ser visitada por polinizadores potenciales. Este tratamiento nos permite evaluar si existe el requerimiento de un vector de polinización activo que visite las flores, para que se dé la formación de frutos. Las flores embolsadas se visitaron varias veces a través del tiempo, hasta el final de la temporada de fructificación.

iv) Control abierto (CA). Para este tratamiento también se seleccionaron y se marcaron cinco botones, pero no se manipularon de ninguna manera, sino que sólo se siguieron en el tiempo.

Entre noviembre y diciembre 2007 se recolectaron los frutos que llegaron hasta la madurez en cada uno de los tratamientos. De cada fruto se contó el número de semillas, separándolas en semillas negras (o viables) y blancas (o vanas), y se pesaron las semillas negras en montoncitos de 20 semillas, sacándose el promedio de cuatro montoncitos por cada fruto.



Figura 2.7. Montaje del experimento de polinización para investigar el sistema de cruce de *F. parmentieri*. En las imágenes se observan las flores embolsadas. En muchos casos se requirió una escalera para acceder a las flores.

D. Germinación de semillas provenientes de diferentes tipos de cruce

Se llevó a cabo un experimento de germinación con las semillas que se obtuvieron de los diferentes tratamientos de polinización, con el objeto de medir de alguna forma el vigor de la progenie y relacionarlo con el origen de las semillas. Inicialmente se realizó un experimento piloto para verificar si, como sucede en muchas agaváceas (Eguiarte *et al.* 2000), las semillas negras realmente eran semillas viables, y las blancas eran vanas, según lo sugerido por García-Mendoza (2001). Una vez comprobado lo anterior, mediante la germinación de las mismas y mediante cortes (ver sección III.4 de los Resultados), se montó el experimento de germinación con semillas de diferentes orígenes. Las semillas se sembraron en cajas Petri utilizando papel filtro

sobre un poco de algodón como sustrato; las cajas se lavaron y desinfectaron previamente con alcohol al 70%, y las semillas se desinfectaron con hipoclorito de sodio al 5% por 10 minutos. Por cada tratamiento de polinización se montaron cuatro cajas de Petri con 20 semillas negras cada una. Lo anterior se hizo para todas las plantas de las que se recolectaron frutos con semillas al final del experimento de polinización (N=9). Para este momento ya no se encontraban representados todos los tratamientos en todas las plantas, pues había plantas en las que sólo se obtuvieron frutos para uno solo de los tratamientos, otras para dos tratamientos y sólo una planta en la que se obtuvieron frutos de tres tratamientos de polinización (control abierto, geitonogamia y polinización cruzada; la polinización automática no generó frutos en ningún caso). Se prepararon en total 60 cajas Petri, pues las semillas se separaron por tratamiento y por planta (1,200 semillas en total)

Las cajas Petri se colocaron en una cámara de ambiente controlado a una temperatura constante de $25 \pm 2^{\circ}\text{C}$, con *ca.* 25% de humedad relativa y un fotoperiodo de 16:8 (horas de luz:oscuridad por día). Se registró la germinación diariamente a lo largo de 15 días (del 11 al 25 de abril 2008), y posteriormente ya no se observó germinación, por lo que se dio por terminado el experimento. A partir de estas observaciones se calculó el promedio del porcentaje final de germinación por planta y por tratamiento de polinización. También se calculó la variable t_{50} , la cual representa el tiempo (en días) que tardó en germinar el 50% de las semillas de cada caja Petri; a partir de esto, se obtuvieron los promedios de t_{50} por planta y por tratamiento, como medida de la velocidad de germinación (Grime *et al.* 1981).

E) Micromorfología y estructura interna de las semillas

En vista de que se obtuvieron semillas con diferentes características de coloración (unas blancas, otras blancas con negro y otras negras), se realizaron cortes histológicos de cada grupo para determinar la presencia o ausencia de un embrión, y en caso de que el embrión estuviera presente, observar sus características. Las técnicas utilizadas para llevar a cabo estos cortes se detallan en el Anexo III.

Además, se realizaron observaciones de la micromorfología de las semillas blancas y las semillas negras de *F. parmentieri*, utilizando el microscopio electrónico de barrido (MEB, realizadas por la Dra. Judith Márquez del Laboratorio de Desarrollo en Plantas, Facultad de Ciencias).

F) Conteo de óvulos y observación del polen

Se recolectaron tres flores recién abiertas, de tres plantas diferentes, cuidando que no hubiera restos de polen en sus estigmas, y se fijaron en FAA (10% de formaldehído, 50% de alcohol etílico al 96%, 5% de ácido acético glacial y 35% de agua destilada). Para que el fijador infiltrara bien los tejidos, las flores se cortaron por la mitad. Antes de iniciar el conteo de los óvulos, las flores se trasladaron a una solución de alcohol al 70%. El conteo de los óvulos que se llevó a cabo con ayuda de un microscopio estereoscópico y agujas de disección.

Por otro lado, se tomó una pequeña muestra de polen de anteras de diferentes flores y se mezcló en un recipiente pequeño. Se colocó un poco de esa muestra de polen en un portaobjetos, se agregó una gota del reactivo de Alexander y se mezcló cuidadosamente el polen para lograr la tinción, y finalmente se colocó un cubreobjetos sobre la muestra. Los componentes del reactivo de Alexander, especialmente el verde malaquita, permiten ver las paredes del polen en color verde, mientras que la fucsina

ácida, cuando el polen es viable, tiñe de magenta o rosa intenso el citoplasma (López *et al.* 2005). Se observó el polen con un microscopio óptico, bajo el objetivo de 40x, y se tomaron fotografías para documentar las características del polen.

II. 4 Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete STATISTICA (6.0). A continuación se detallan los análisis que se realizaron para cada una de las secciones de la tesis.

Fenología y morfometría

Para evaluar si había diferencias entre los individuos en cuanto a las medidas de sus flores, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA, por sus siglas en inglés) para cada una de las variables evaluadas. El factor experimental fue la planta de origen, y la variable de respuesta fue la medida floral a evaluar. Además, se realizaron correlaciones lineales entre las características morfométricas para evaluar si había o no algún grado de interdependencia entre ellas.

Sistemas de cruza

Los resultados de esta sección se evaluaron en dos momentos en el tiempo: cuando los frutos empezaron a formarse (frutos iniciados, a mediados de mayo de 2008, cuando el ovario de la flor empezó a engrosarse, dando indicios de una posible fecundación), y en el momento en el que los frutos terminaron de madurar (finales de noviembre de 2007). En el primer caso, la variable de respuesta fue la proporción de frutos iniciados (con respecto al número total de flores analizadas por tratamiento). En el segundo caso, tuvimos dos variables de respuesta: la proporción de frutos que

llegaron a la madurez (de nuevo, con respecto al número total de flores analizadas por tratamiento), y el número de semillas negras por fruto.

Para analizar si la proporción de frutos iniciados y maduros (“fruit set”) difirió entre tratamientos de cruza, realizamos dos ANOVA, seguidos de pruebas de Tukey. Para esto, los datos de proporción de frutos iniciados o maduros se transformaron a arcoseno $[\sqrt{(x+1)}]$ (Zar 1984). También se analizó, a través de un ANOVA, el número total de semillas por fruto, utilizando la transformación *log* (Zar 1984). Además, se analizó la proporción de semillas viables o “seed set” (transformada a arcoseno), contando el número de semillas negras dividido entre el número total de semillas (negras + blancas) de cada fruto, y según el tratamiento de polinización.

El número de óvulos por flor se sometió a un ANOVA para saber si había un efecto de la planta sobre esta variable. Después se realizó una prueba *t* de Student comparando el número promedio de óvulos por flor con el número promedio de semillas por fruto provenientes del tratamiento control abierto. También se evaluó el peso de las semillas provenientes de cada tratamiento de polinización, a través de un ANOVA. Para esto, se pesó un grupo de 20 semillas provenientes de frutos de cada tratamiento de polinización, y se utilizó este peso como variable de respuesta (en vista de que el peso de una sola semilla fue prácticamente imposible de obtener, debido a que son muy ligeras).

Efecto de tipo de cruza sobre el vigor de la progenie

Para analizar el porcentaje final de germinación de las semillas provenientes de diferentes plantas y de distintos tratamientos de polinización, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal Wallis. Se utilizó un análisis no paramétrico en este caso,

debido a que no se cumplió con el supuesto de homocedastidad, aún con los datos transformados a arcoseno, por lo que no se pudo realizar un ANOVA paramétrico.

Finalmente, se utilizaron ANOVAs para analizar la variable t_{50} , como una medida de la velocidad de germinación (Grime *et al.* 1981) y evaluar el efecto de las diferentes plantas y de los diferentes tratamientos sobre esta variable.

Capítulo III. Resultados

III.1 Fenología y morfometría

a) Fenología

Las primeras señales de reproducción que se observaron en las poblaciones naturales de *F. parmentieri* fueron en enero y consistieron en la emergencia de los primeros escapos. Éstos no sólo se observaron en la población de estudio en el Xitle, sino también en otras zonas, como en el volcán El Pelado, Los Dinamos, y el Ajusco, en el D.F.; en las Lagunas de Zempoala en Morelos, y en El Chico en Hidalgo.

A principios de febrero la emergencia de los escapos ya era generalizado en todas las poblaciones mencionadas y durante el resto de febrero se empezaron a desarrollar las inflorescencias (Tabla 3.1). A partir de estas fechas, ya sólo se le dio seguimiento a la población del Xitle. Para principios de marzo ya pudimos distinguir algunas inflorescencias con flores maduras. La presencia de flores maduras duró cerca de tres meses, traslapándose el último mes con el inicio de la producción de frutos. En el mes de mayo, en una misma rama se encontraban tanto botones, como flores recién abiertas, flores maduras, flores seniles e incluso frutos jóvenes. A mediados de mayo comenzaron a observarse bulbilos a lo largo de los escapos, los cuales se siguieron observando durante todo el resto del año. La maduración de los frutos se dio lentamente, entre mayo y noviembre, y a finales de octubre inició la dehiscencia de los frutos (Tabla 3.1). La producción de bulbilos fue continua desde mayo hasta febrero, encontrando bulbilos de muchos tamaños en una sola inflorescencia.

Tabla 3.1. Fenología de *Furcraea parmentieri*. Eventos o estructuras reproductivas que se presentaron entre enero de 2007 y febrero de 2008, con referencia particular a la población del volcán Xitle. Cada mes se encuentra dividido de manera gruesa en periodos aproximados de cuatro semanas.

| Evento o estructura reproductiva presente | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|--|
| Dehiscencia de los frutos | | | | | | | | | | | | | | | |
| Bulbilos en las infrutescencias | | | | | | | | | | | | | | | |
| Proceso de maduración de frutos | | | | | | | | | | | | | | | |
| Inflorescencia senil Inicio de frutos | | | | | | | | | | | | | | | |
| Inflorescencia con flores maduras | | | | | | | | | | | | | | | |
| Inflorescencia desplegada (inmadura) | | | | | | | | | | | | | | | |
| Emergencia de escapos | | | | | | | | | | | | | | | |
| Tiempo | Ene. | Feb. | Mar. | Abr. | May. | Jun. | Jul. | Ago. | Sep. | Oct. | Nov. | Dic. | Ene. | Feb. | |
| | 2007 | | | | | | | | | | | 2008 | | | |

Las flores de *F. parmentieri* tienen un tiempo de vida de siete días y mostraron ser levemente protogínicas, ya que en el botón recién abierto, el pistilo ya se encontraba receptivo (*i.e.* con una gotita en la punta), mientras que las anteras aun estaban cerradas. El 41% de las anteras se observaron abiertas desde el primer día de apertura de la flor, y para el segundo día el 97.2% de las anteras ya estaban abiertas; por lo tanto, hay protoginea, pero de muy corta duración respecto del tiempo total de antesis. El pistilo se encuentra receptivo y simultáneamente las anteras están abiertas durante el segundo y el tercer día, lo cual implica que, al menos en cuanto a la temporalidad de los procesos, sería posible que el pistilo de una flor recibiera su propio polen. Las flores presentan la mayor apertura de la corola (promedio = $51.04 \pm e.e. 0.79$ mm) en el tercer día, aunque en el segundo y en el cuarto día la apertura es también favorable para la polinización (apertura promedio del segundo día $47.77 \pm e.e. 0.97$ mm; y del cuarto día, $48.09 \pm e.e.$

0.73 mm). Para el séptimo día las flores ya estaban seniles, y tanto los pistilos como las anteras se encontraban secos y de color café; la apertura floral promedio para ese día fue de $22.87 \pm e.e. 1.11$ mm (Figura 3.1).

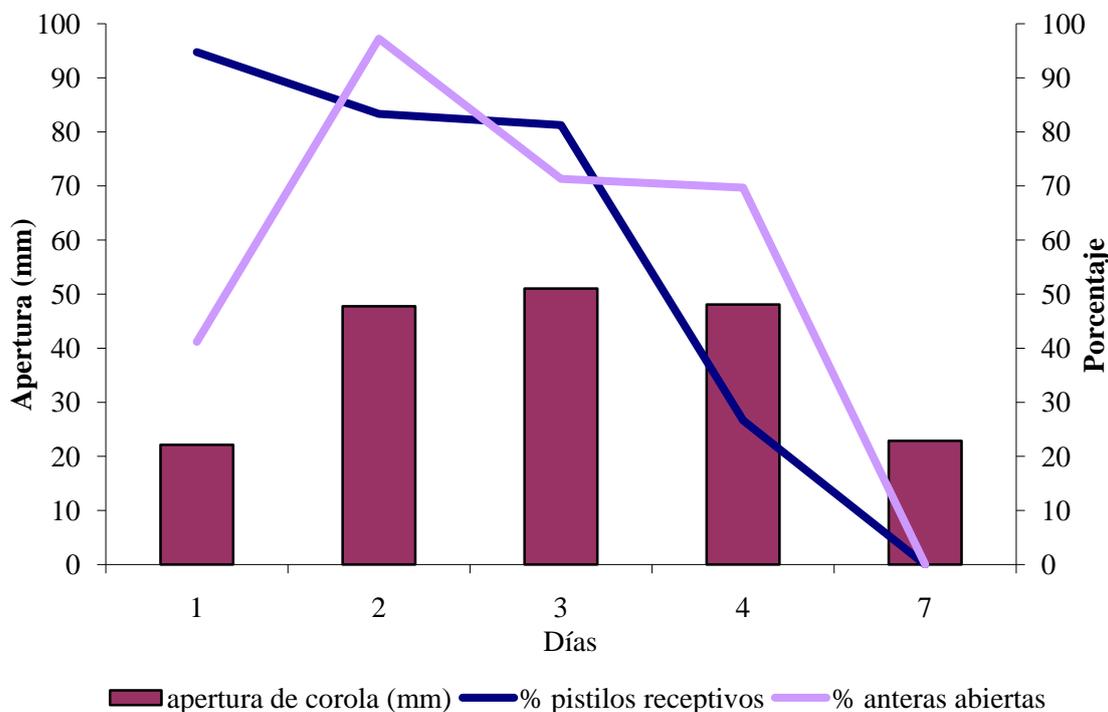


Figura 3.1. Desarrollo de las flores de *F. parmentieri* (n=26) durante siete días. Se describe la apertura de la corola, el porcentaje de las anteras abiertas y el porcentaje de pistilos receptivos.

Las flores de *F. parmentieri* presentan seis anteras, las cuales difieren ligeramente en su fenología dentro de una misma flor. Al observar una flor, es posible encontrar diferentes combinaciones, tales como tres anteras abiertas y tres cerradas, o dos abiertas y cuatro cerradas, o dos abiertas, dos cerradas y dos seniles. Lo más común es ver tres anteras abiertas y tres cerradas. Se considera que una antera ya se encuentra en estado senil cuando el filamento está deshidratado y las anteras tienen un color más oscuro, casi no presentan polen y el polen que queda ya no se desprende fácilmente de la antera; además, la antera completa presenta un tamaño más pequeño que el de las anteras maduras y tiene una forma semicircular.

A partir del tercer día el porcentaje de anteras seniles ya era mayor del 10% y en el cuarto día aumentó a poco más del 30%. Para el séptimo día se encontró un 97% de anteras seniles (Figura 3.2).

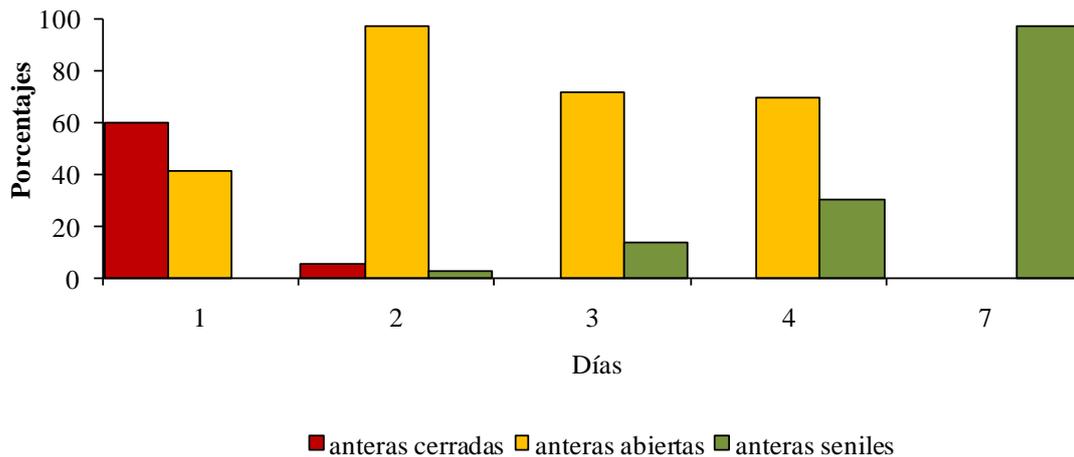


Figura 3.2. Fenología de las anteras de las flores de *F. parmentieri* (n=20) a lo largo de siete días. Los datos del porcentaje de las anteras abiertas son los mismos que en la figura 3.1.

b) Morfometría

Los resultados del análisis de varianza mostraron que la mayoría de las medidas obtenidas a partir de las 24 flores (seis flores de cada uno de cuatro individuos) difirieron significativamente entre individuos. Las únicas variables que no mostraron diferencias entre individuos fueron el diámetro y la altura de la corola, pues su mayor variación se encontró dentro de cada planta (Tabla 3.2). Esto último puede estar influenciado por ser una muestra pequeña (cuatro individuos), por lo que valdría la pena repetir esta parte con un mayor número de individuos.

Tabla 3.2. Resultados del análisis de varianza en el que se muestran los valores de la media, el error estándar y el nivel de significancia (*P*) del efecto del factor “individuo” para cada una de las medidas florales analizadas (en seis flores de cada uno de cuatro individuos).

| Característica | Media (mm) | e.e. (mm) | <i>P</i> |
|-----------------------|-------------------|------------------|-----------------|
| Diámetro corola | 47.0 | 1.2 | 0.197 |
| Largo Tépalos | 24.4 | 0.4 | 0.0002 |
| Altura corola | 16.7 | 0.5 | 0.073 |
| Altura pistilo | 18.1 | 0.2 | 0.0004 |
| Altura estambres | 13.4 | 0.2 | 0.00003 |
| Largo flor | 39.2 | 1.0 | 0.038 |
| Largo ovario | 21.5 | 0.7 | 0.00002 |
| Diámetro interno | 12.8 | 0.1 | 0.0002 |

Para obtener el grado de interdependencia que existe entre las ocho medidas morfológicas se llevaron a cabo correlaciones lineales entre ellas (Tabla 3.3). El largo del ovario y el largo de la flor fueron las variables que mostraron una mayor correlación positiva ($R=0.793$, $P=0.000004$), seguidas por el diámetro interno de la flor y el largo de los tépalos ($R=0.672$, $P=0.00032$). Por otro lado, el diámetro interno de la flor y la longitud del ovario presentaron la correlación más baja ($R=-0.004$, $P=0.986$). Además, entre las correlaciones negativas más importantes se encontraron las siguientes: 1) entre el diámetro de la corola y su altura; 2) entre el largo de los tépalos y la altura de los estambres; 3) entre la altura de la corola y tanto la altura del pistilo como la altura de los estambres; y 4) entre la altura de los estambres y el diámetro interno.

La altura del pistilo y la altura de los estambres fueron las características florales que presentaron más correlaciones con las otras características, apareciendo como centrales en el grupo de correlaciones.

Tabla 3.3. Coeficientes de correlación lineal (*R*) entre las diversas medidas morfométricas obtenidas de las 24 flores de *F. parmentieri*. DC=diámetro de la corola, LT=largo promedio de los tépalos, AC=altura de la corola, AP=altura del pistilo, AE=altura de los estambres, LF=largo de la flor, LO=largo del ovario, y DI=diámetro interno. Los valores resaltados tienen un valor de $P < 0.05$ (ver Anexo IV para los valores exactos de *P*).

| | DC | LT | AC | AP | AE | LF | LO | DI |
|----|---------------|---------------|---------------|--------------|---------------|--------------|--------|----|
| DC | | | | | | | | |
| LT | 0.594 | | | | | | | |
| AC | -0.430 | 0.244 | | | | | | |
| AP | 0.396 | -0.028 | -0.455 | | | | | |
| AE | 0.204 | -0.454 | -0.574 | 0.589 | | | | |
| LF | 0.357 | 0.325 | -0.099 | 0.540 | 0.333 | | | |
| LO | 0.432 | 0.328 | -0.154 | 0.599 | 0.240 | 0.793 | | |
| DI | 0.282 | 0.672 | 0.130 | -0.279 | -0.540 | 0.095 | -0.004 | |

III.2 Visitantes florales y producción de néctar

a) Visitantes florales

En las dos horas nocturnas de observación se registraron lepidópteros nocturnos (palomillas y polillas) de las familias Noctuidae, Geometridae y Sphingidae (no se colectaron ejemplares, por lo que no se identificaron más que a nivel de familia). En las dos horas diurnas se observaron colibríes de dos especies diferentes (*Hylocaris leucotis* y *Cynanthus latirostris*), así como abejas (*Apis mellifera*), avispas y moscas.

Fue notoria una frecuencia relativamente baja de visitas en las cinco plantas analizadas (aunque los promedios que reportamos no son tan bajos; en la mayoría de los casos se observó que el mismo individuo visitaba varias veces). Por la mañana, la mayor frecuencia de visitas correspondió a los colibríes, con un promedio de 14.9 visitas/planta en 20 min. Por la noche, los esfíngidos fueron los visitantes más activos,

con un promedio de 5.8 visitas/planta cada 20 min (Tabla 3.4). Las observaciones no permitieron un alto grado de detalle, por lo que en la mayoría de los casos no nos fue posible distinguir inequívocamente si los visitantes tocaban los pistilos y/o llevaban polen en sus cuerpos. Sin embargo, los esfíngidos y los colibríes se acercaban a la flor de forma directa y resuelta, por lo que podemos suponer que ellos probablemente lograban tocar las estructuras reproductivas de la flor.

Tabla 3.4. Tipos de visitantes florales observados en cinco plantas de *F. parmentieri*. Se reporta el número promedio de visitas por planta, durante 20 minutos. Las observaciones se realizaron el 10 de mayo de 2007.

| Visitantes | Horario de observación | | | |
|----------------|------------------------|-------------|-------------|-------------|
| | 07:00-08:00 | 09:00-10:00 | 20:30-21:30 | 24:00-01:00 |
| Esfíngidos | 0 | 0 | 5.8 | 0 |
| Geométridos | 0 | 0 | 0.8 | 1 |
| Noctuidos | 0 | 0 | 0.2 | 0 |
| Otras polillas | 0 | 0 | 0.1 | 0 |
| Abejas | 0 | 0.4 | 0 | 0 |
| Moscas | 0 | 1.1 | 0 | 0 |
| Colibríes | 14.9 | 1.7 | 0.8 | 0 |
| Avispa | 0 | 0.1 | 0 | 0 |

b) Producción de néctar

De las 12 flores que se colectaron a las 24:00 h, que fueron las mismas horas en las que se realizaron las observaciones de los visitantes florales, se obtuvo un total de 0.16 μ l de néctar con una concentración de azúcares de 26%. Por otro lado, de las 12 flores que se colectaron a las 7:00 h, el néctar acumulado fue de 1.34 μ l, y su concentración de azúcares fue de 28%. Esto muestra que la producción de néctar en estas flores se da fundamentalmente durante la noche, aunque éste se produce en cantidades ínfimas.

III.3 Sistemas de cruza

De los cuatro tratamientos de polinización establecidos en las plantas de *F. parmentieri* (polinización automática, polinización cruzada, geitonogamia y control abierto), el tratamiento de polinización cruzada mostró un número de frutos iniciados significativamente mayor que el de los otros tratamientos en mayo de 2007 ($F_{(3,63)} = 20.13$; $P < 0.0001$; Figura 3.3). Asimismo, éste fue el tratamiento que mostró una mayor proporción de frutos (“fruit set”) al final del experimento, en noviembre de 2007, confirmándose que sí hubo un efecto significativo del tratamiento de polinización sobre el “fruit set” ($F_{(3,63)} = 14.64$; $P < 0.0001$; Figura 3.4).

Sólo el 1.1% de los frutos iniciados provino del tratamiento polinización automática; sin embargo, al final del experimento, ninguno de los frutos obtenidos se originó de este tratamiento de polinización.

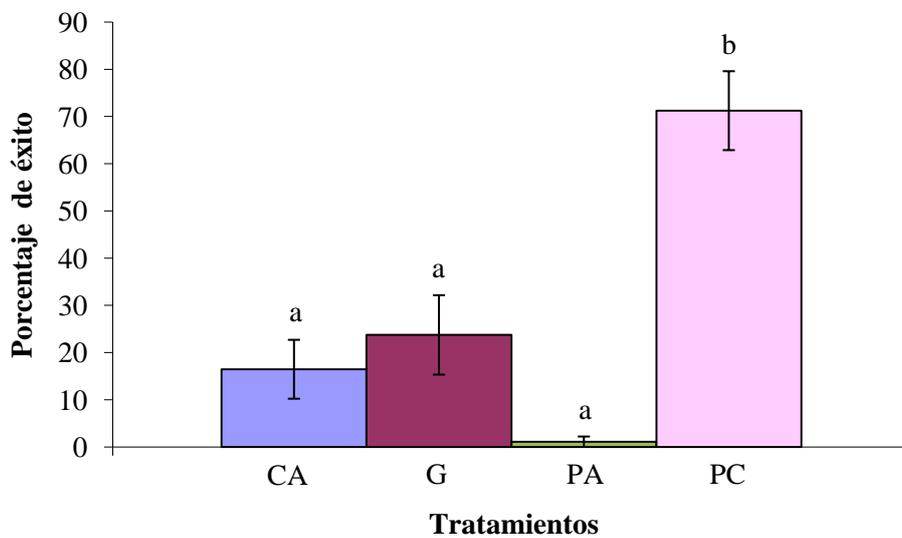


Figura 3.3. Porcentaje de frutos iniciados observados en mayo de 2007, un mes después de realizar las polinizaciones, provenientes de cuatro tratamientos de polinización: CA, control abierto; G, geitonogamia; PA, polinización automática; y PC, polinización abierta. Las barras corresponden a \pm un error estándar. Letras diferentes arriba de las barras indican diferencias significativas entre tratamientos, según una prueba de Tukey ($P < 0.001$, $N = 67$).

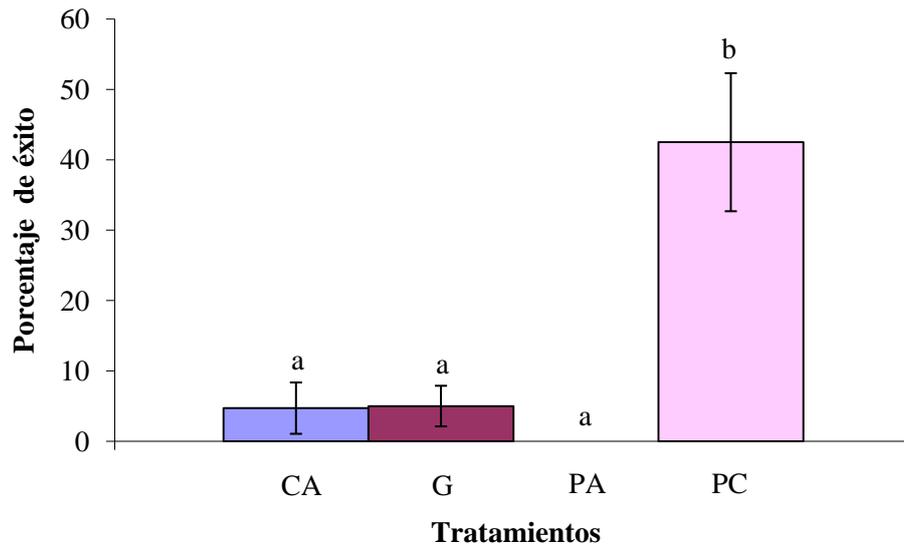


Figura 3.4. Porcentaje de frutos formados al final del experimento (“fruit set”), en noviembre de 2007, provenientes de cuatro tratamientos de polinización: CA, control abierto; G, geitonogamia; PA, polinización automática; y PC, polinización abierta. Las barras corresponden a \pm un error estándar. Letras diferentes arriba de las barras indican diferencias significativas entre tratamientos según una prueba de Tukey ($P < 0.001$, $N = 67$).

A partir del nueve de noviembre y hasta el 17 de diciembre se recolectaron los frutos maduros provenientes de los tratamientos de polinización. En total se recolectaron 37 frutos de las plantas experimentales, a los cuales se les dio un seguimiento riguroso; además, se colectaron siete frutos más de otras plantas, que se utilizaron para aumentar la muestra del tratamiento “control abierto” y así permitir que los análisis estadísticos fueran más sólidos. Estos 44 frutos correspondieron a tres tratamientos de polinización de la siguiente manera: nueve del tratamiento control abierto (CA, incluyendo los siete frutos de las plantas no experimentales), tres de geitonogamia (G) y 32 de polinización cruzada.

El número promedio de semillas por fruto fue de 207.5 (incluyendo semillas blancas y negras). El ANOVA realizado mostró que no hubo diferencias significativas en el número de semillas por fruto entre los frutos provenientes de los diferentes

tratamientos de polinización ($F_{2,41} = 0.27$, $P = 0.762$; Figura 3.5). Tampoco se observó un efecto de la planta sobre el número de semillas por fruto ($F_{7,22} = 1.76$, $P = 0.145$).

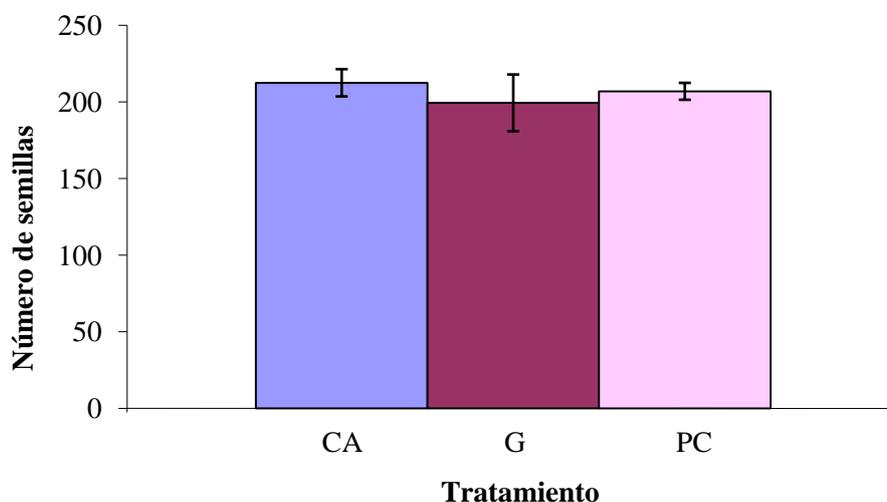


Figura 3.5. Número promedio de semillas por fruto en los frutos de cada tratamiento de polinización: control abierto (CA; n=9); geitonogamia (G; n=3); y polinización cruzada (PC; n=32). Las barras corresponden a \pm un error estándar.

Todos los frutos de *F. parmentieri*, sin importar su procedencia en términos del tratamiento de polinización, mostraron un cierto porcentaje de semillas no viables, las cuales presentan un color blanco translúcido, a diferencia de las semillas viables, que presentan un color negro. Hubo frutos en los que también se observaron semillas bicolors (blanco con negro, o café con negro), y en otros frutos se encontraron algunas semillas depredadas (generalmente, eran semillas negras), faltaba más de la mitad de la semilla. En varios frutos se encontraron larvas de algún micro-lepidóptero (*i.e.* polilla chica; Silva-Montellano com. pers.) que no se logró identificar, pero que muy probablemente era el responsable de la depredación observada, ya que en los frutos en donde se encontraba, las semillas mostraban depredación.

Los resultados del ANOVA mostraron que no hubo efecto del tratamiento de polinización sobre la proporción de semillas viables (“seed set”) ($F_{2,41} = 0.80$, $P =$

0.457; Figura 3.6), y el efecto de la planta tampoco fue significativo ($F_{7,22} = 1.46$, $P = 0.233$; Figura 3.7)

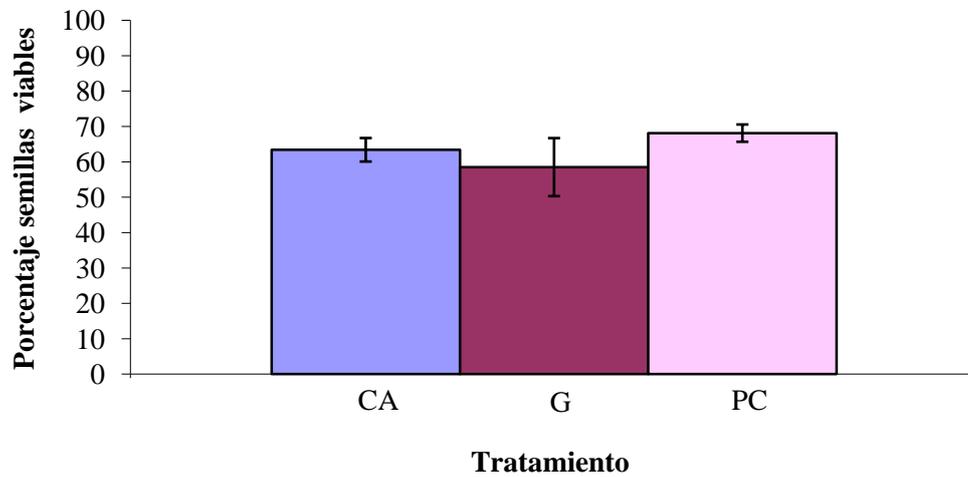


Figura 3.6. Porcentajes de semillas viables por fruto (“seed set”) obtenidos en los tratamientos de polinización de los que se obtuvieron frutos. Las barras corresponden a \pm un error estándar.

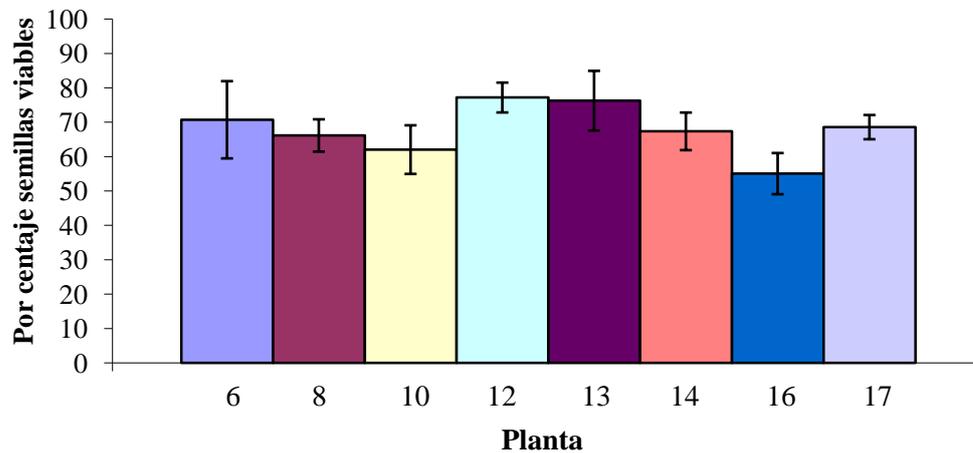


Figura 3.7. Porcentajes de semillas viables por fruto (“seed set”) obtenidos en las diferentes plantas experimentales, independientemente del tratamiento de polinización. Las barras corresponden a \pm un error estándar.

El peso de las semillas no se vio afectado por los diferentes tratamientos de polinización aplicados ($F_{2,57} = 0.18$, $P = 0.83$; Figura 3.8); sin embargo, sí hubo un efecto de la planta sobre esta variable ($F_{8,51} = 139.18$, $P < 0.001$; Figura 3.9), siendo la planta 13 la que produjo las semillas más pesadas, y la planta 16 la que produjo las semillas más ligeras.

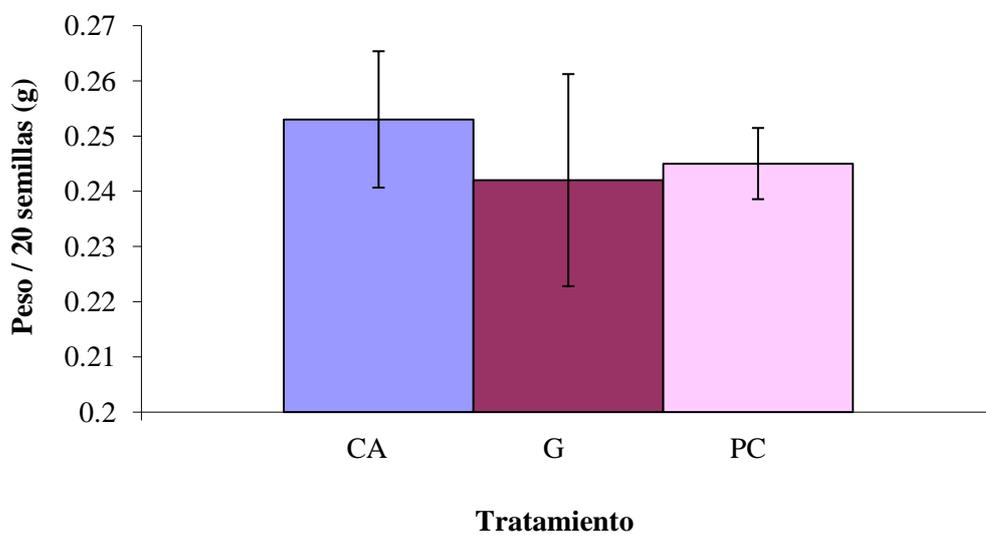


Figura 3.8. Peso promedio de grupos ($n = 12$) de 20 semillas provenientes de frutos obtenidos de diferentes tratamientos de polinización (CA-control abierto, G- geitonogamia, PC- polinización cruzada). Las barras corresponden a \pm un error estándar.

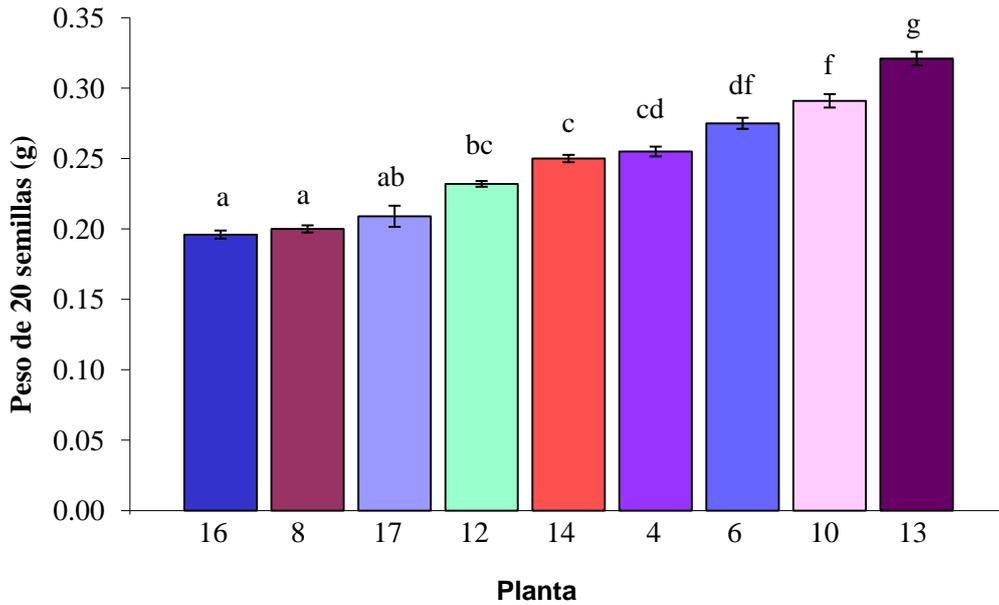


Figura 3.9. Peso promedio de grupos ($n = 12$) de 20 semillas provenientes de frutos obtenidos de diferentes plantas experimentales. Las barras corresponden a \pm un error estándar. Letras diferentes sobre las barras muestran que hay diferencias significativas ($P < 0.05$) entre plantas, según una prueba Tukey.

III.4 Germinación de semillas provenientes de diferentes tipos de cruce

La germinación de las 1,200 semillas que se pusieron a germinar en 60 cajas Petri alcanzó un 98%. En el 80% de las cajas Petri la germinación fue del 100%. En la figura 3.10 se observa el porcentaje de germinación de las semillas provenientes de cada tratamiento de polinización (control abierto, geitonogamia y polinización cruzada) y se puede notar que las semillas del tratamiento de polinización cruzada tuvieron un porcentaje de germinación ligeramente menor (97.2%) que el de los otros tratamientos. Sin embargo, la prueba de Kruskal Wallis mostró que no hubo un efecto significativo del tratamiento de polinización sobre esta variable ($H_{(2, N=15)} = 5.55, P = 0.06$). El efecto de la planta sobre el porcentaje final de germinación de semillas tampoco fue significativo ($H_{(8, N=15)} = 7.38, P = 0.5$; Figura 3.11). La planta 17 fue la que presentó la germinación más baja (87.5%), probablemente debido a que mostró contaminación por hongos.

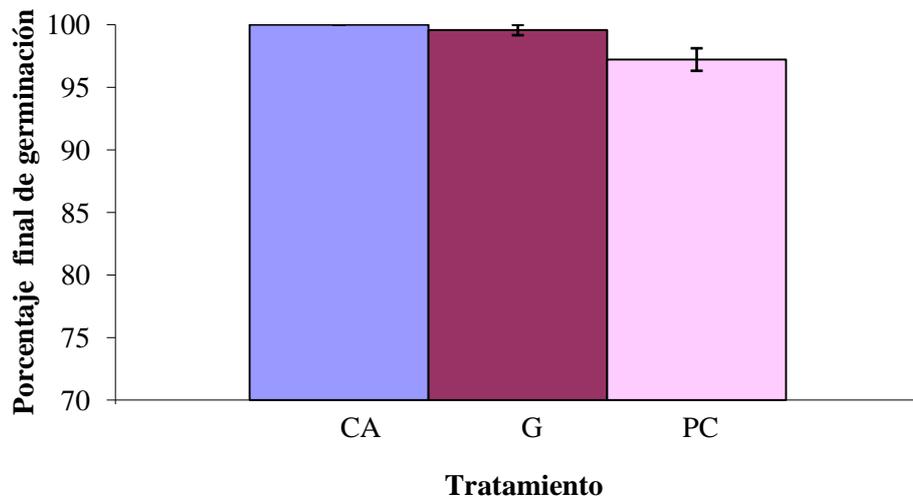


Figura 3.10. Porcentaje final de germinación de las semillas provenientes de cada uno de los tratamientos de polinización: CA= control abierto, G= geitonogamia, PC= polinización cruzada. Las barras corresponden a \pm un error estándar.

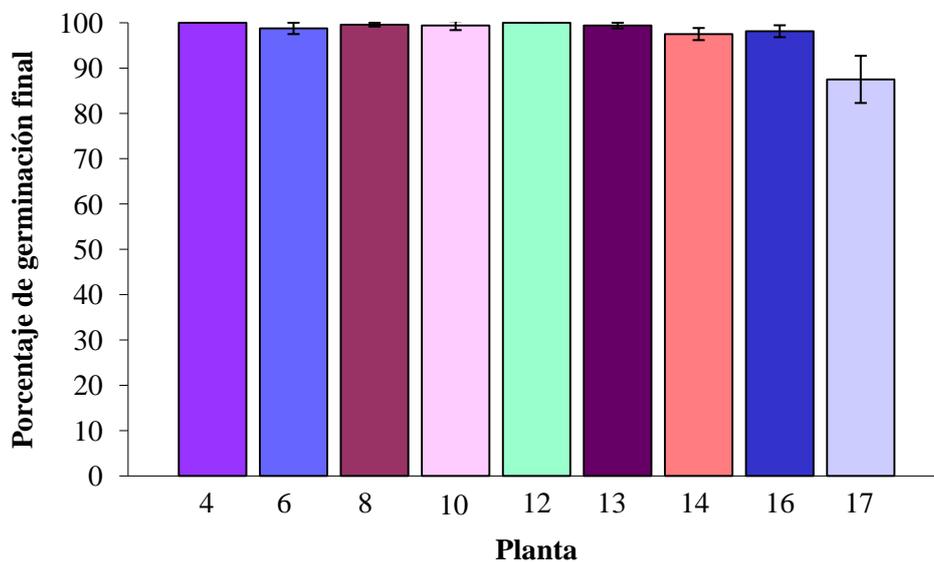


Figura 3.11. Porcentaje final de germinación de las semillas de cada una de las plantas experimentales, independientemente del tratamiento de polinización. Diferentes letras indican diferencias significativas según la prueba Tukey. Las barras de error corresponden a \pm un error estándar. Los números asignados a las plantas sólo tuvieron el objetivo de identificarlas para darles seguimiento.

La variable t_{50} estima la velocidad de germinación en términos del número de días necesarios para alcanzar el 50% de germinación. Como se observa en la figura 3.12, las semillas del tratamiento control abierto fueron las que germinaron más lentamente, tomando entre 7 y 8 días para alcanzar el 50% de germinación.

Los resultados del ANOVA muestran que hubo un efecto significativo del tratamiento de polinización en la velocidad de germinación de las semillas ($F_{2,57} = 3.75$, $P = 0.029$). Asimismo, el efecto de la planta de la que se originó cada fruto también fue significativo sobre esta variable ($F_{8,51} = 30.83$, $P < 0.0001$; Figura 3.13), pues hubo plantas cuyas semillas alcanzaron el 50% de germinación en sólo 4.5 días, mientras que las semillas de otras plantas tomaron casi el doble de tiempo para alcanzar el 50% de germinación (Figura 3.13).

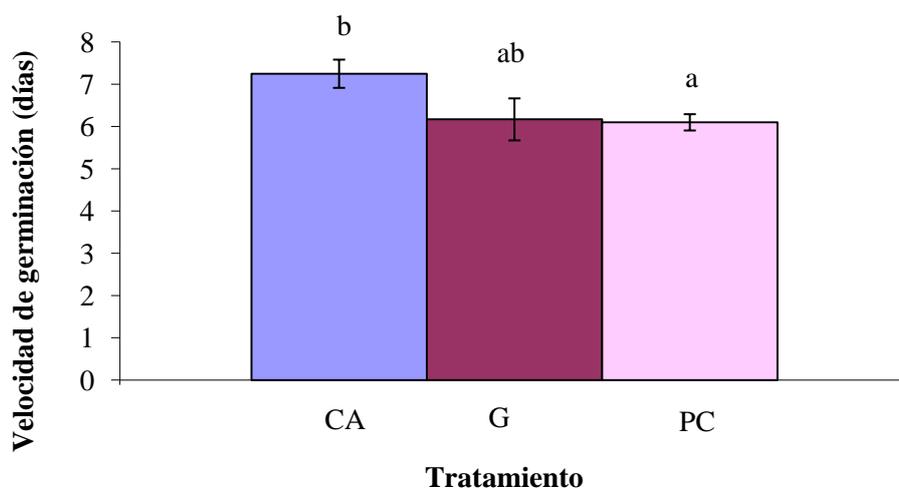


Figura 3.12. Velocidad de germinación (t_{50}) de las semillas provenientes de cada uno de los tratamientos de polinización (CA= control abierto, G= geitonogamia, PC= polinización cruzada). Diferentes letras arriba de las barras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) según una prueba Tukey. Las barras corresponden a \pm un error estándar.

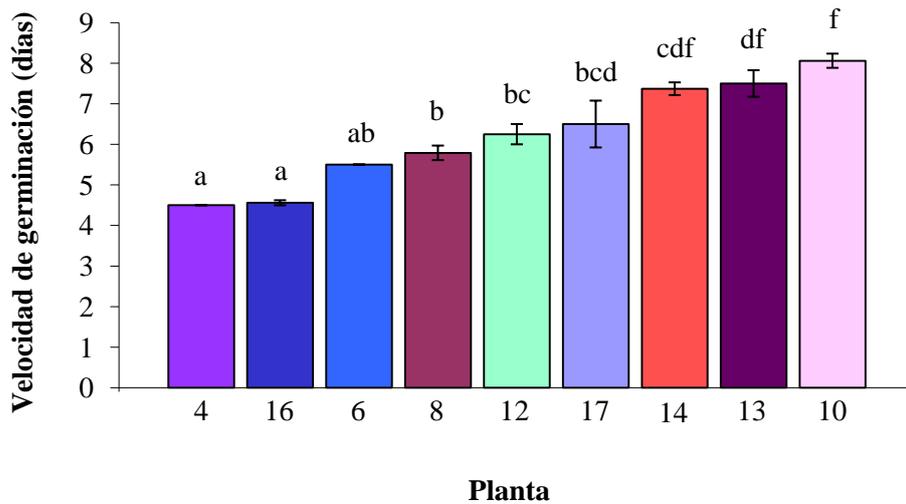


Figura 3.13. Velocidad de germinación (t_{50}) de las semillas provenientes de cada una de las plantas experimentales. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre ellas según una prueba Tukey. Las barras corresponden a \pm un error estándar.

III. 5 Micromorfología y estructura interna de las semillas

Furcraea parmentieri presenta un fruto tipo cápsula, el cual contiene normalmente semillas de dos colores distintos: negras y blancas, aunque también se observaron algunos frutos con semillas blancas con negro. La estructura de los tres tipos de semillas se estudió mediante el microscopio electrónico de barrido o MEB (Figura 3.14), y a través de la observación de cortes incluidos en parafina, como se detalló en la sección de Métodos. Los resultados del estudio de las semillas negras indican que las células más externas de la cubierta seminal, que corresponden a la epidermis, tienen formas que corresponden a hexágonos alargados con las paredes celulares gruesas (Figura 3.15). En su interior se observan gran cantidad de pigmentos que le proporcionan el color oscuro (Figura 3.15). Formando parte de la misma cubierta seminal, por debajo de la capa oscura, se localizan varios estratos de células parenquimatosas (Figura 3.15), encontrándose un menor número hacia el ápice, donde

se localiza la radícula; en esta zona la cubierta seminal se alarga mediante una prolongación (Figura 3.16).

Inmediatamente después de la cubierta seminal aparece una cutícula nucelar gruesa (Figura 3.15) y adyacente a ésta se encuentra el tejido de reserva que muy probablemente corresponde al endospermo (Figura 3.15). Este tejido con múltiples estratos ocupa la mayor parte de la semilla, disminuyendo a sólo unos pocos estratos celulares hacia el ápice radicular (Figura 3.15 y 3.16). Sus células están completamente llenas con material de reserva (Figura 3.15), que seguramente nutre al embrión durante las primeras etapas de la germinación.

En medio del tejido de reserva se encuentra el embrión típico de una monocotiledónea (Figura 3.16). El cotiledón es muy grande en comparación con el tamaño del eje embrionario y en él se puede apreciar el tejido provascular (Figura 3.16). El eje embrionario está formado por el meristemo apical del tallo (Figura 3.16) con la estructura típica de túnica-carpus y el extremo radicular, que contiene al meristemo radicular y a la cofia (Figura 3.16). Esta es la descripción de las semillas negras, que son las únicas que germinan.

Ni las semillas blancas, ni las blancas con negro, poseen embrión, ni material de reserva (endospermo). Son semillas en las cuales sólo se desarrolló la cubierta seminal (Figura 3.17) y en ésta sólo hubo algunas zonas de formación de pigmentos (semillas blanco con negro; Figura 3.17) o no la hubo en lo absoluto (semillas blancas; Figura 3.17). Al no haber embrión, es obvio que no habrá germinación.

Cabe aclarar que estos estudios estructurales corresponden a semillas contenidas en frutos dehiscentes y que no se ha realizado un estudio detallado del desarrollo de las mismas. Sin embargo, los resultados aquí obtenidos son suficientes para responder a la

pregunta planteada del por qué de la ausencia de germinación en las semillas blancas y blancas con negro.

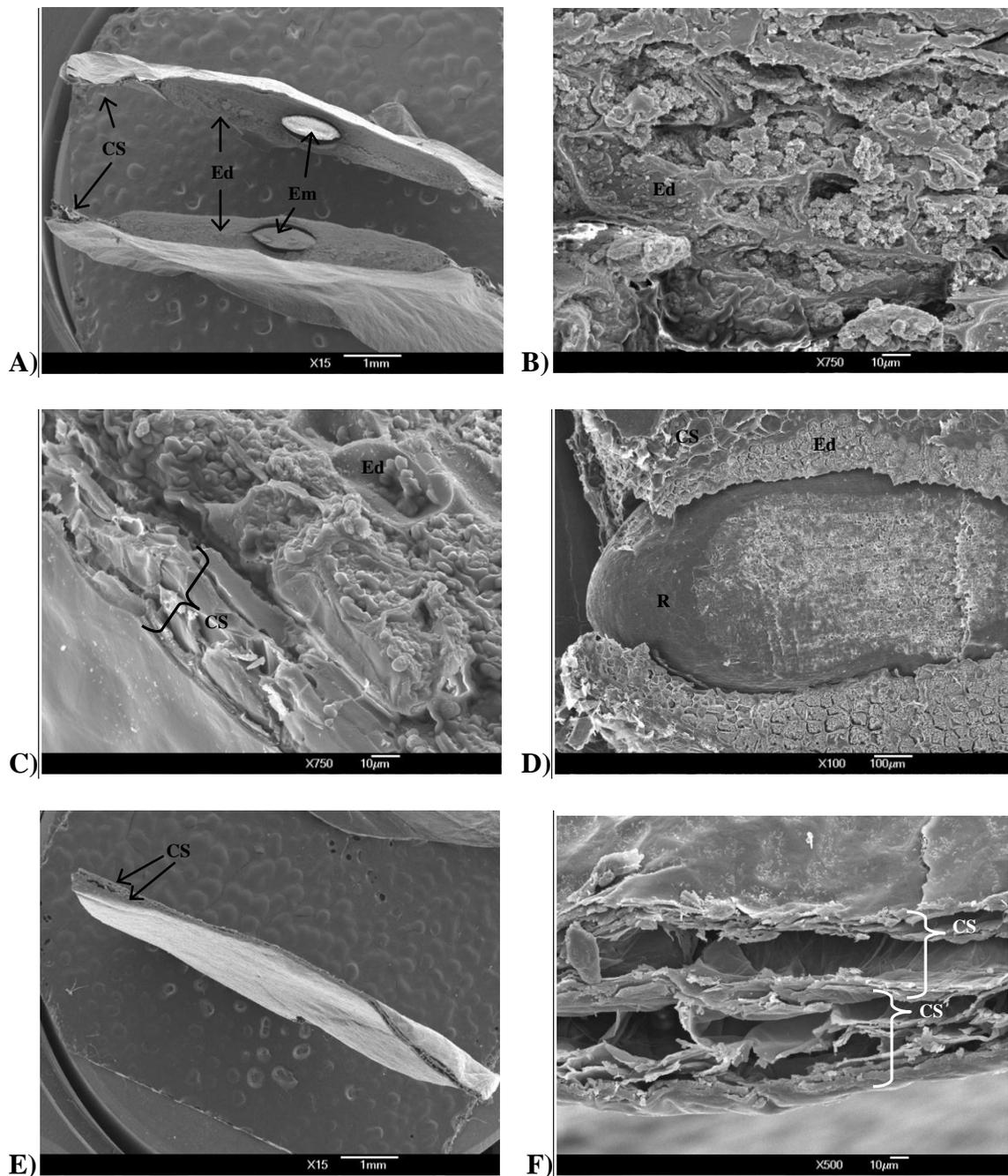


Figura 3.14. Micromorfología de las semillas de *Furcraea parmentieri* observadas al MEB. A) Corte transversal de una semilla negra. Se observa la cubierta seminal (CS), endospermo (Ed) y embrión (Em). **B)** Endospermo (Ed) de una semilla negra. **C)** Cubierta seminal (CS) y endospermo (Ed) de una semilla negra. **D)** Semilla negra germinando, salida de la radícula (R). **E)** Corte transversal de una semilla blanca. Se observa la cubierta seminal (CS) como única estructura de la semilla. **F)** Cubierta seminal (CS) de la superficie dorsal adpresa a la cubierta seminal (CS) de la superficie ventral en una semilla blanca.

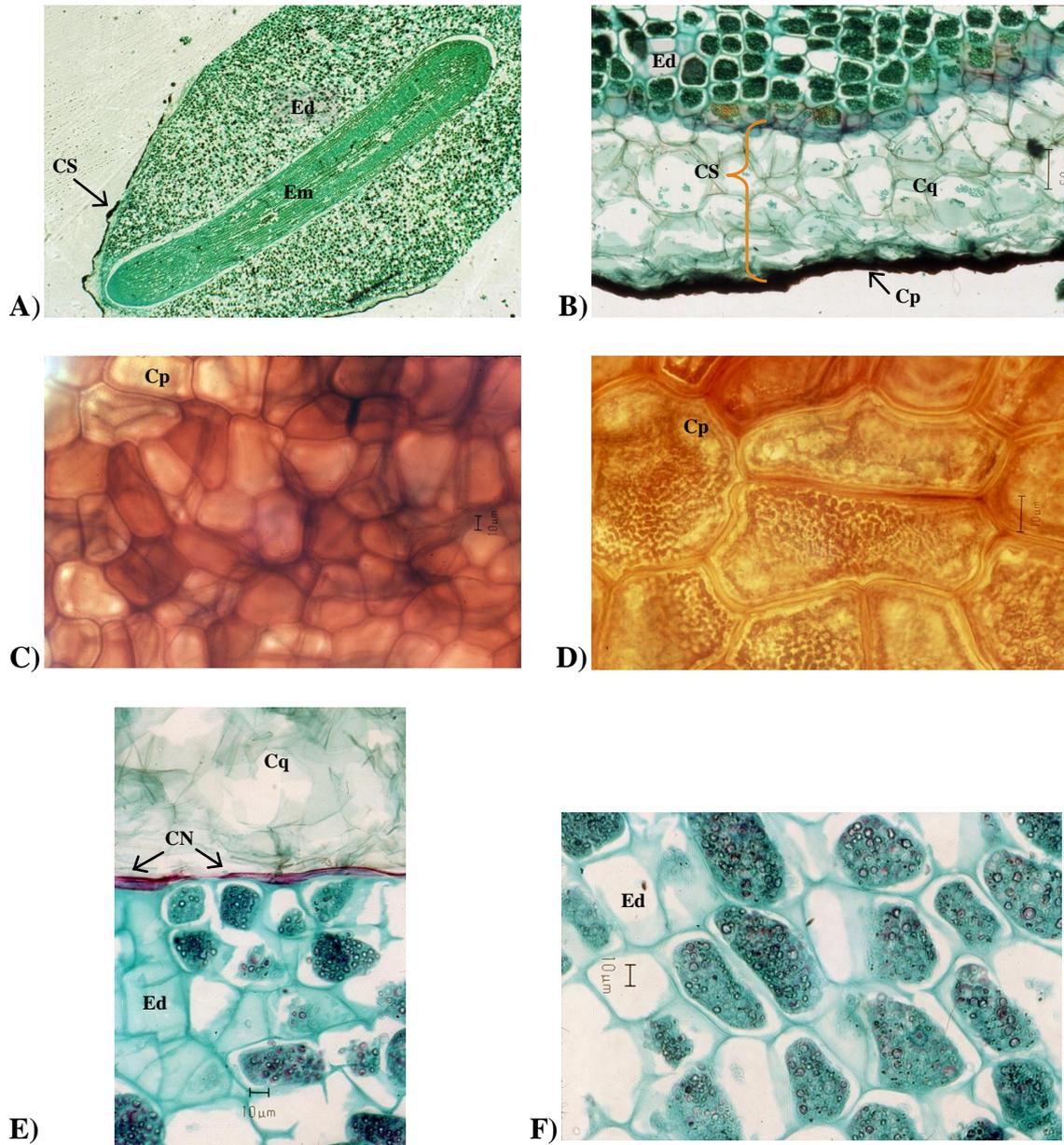


Figura 3.15. Estructura interna de las semillas negras de *Furcraea parmentieri*. Cortes longitudinales. A) Panorámica de la semilla. Se observa la cubierta seminal (CS), el endospermo (Ed) y el embrión (Em) 5x cc. **B)** Se observa la cubierta seminal formada por las células pigmentadas y aplastadas (Cp) de la epidermis externa, adyacente a una capa de células parenquimáticas (Cq) de paredes muy delgadas; y endospermo (Ed) 56x cc. **C)** Células pigmentadas de la epidermis externa de la cubierta seminal 100x cc. **D)** Mayor aumento de células pigmentadas de la epidermis externa de la cubierta seminal 250x cf. **E)** Cutícula nucelar (CN), entre la cubierta seminal y el endospermo 142x cc. **F)** Células del endospermo (Ed) con material de reserva 142x cc.

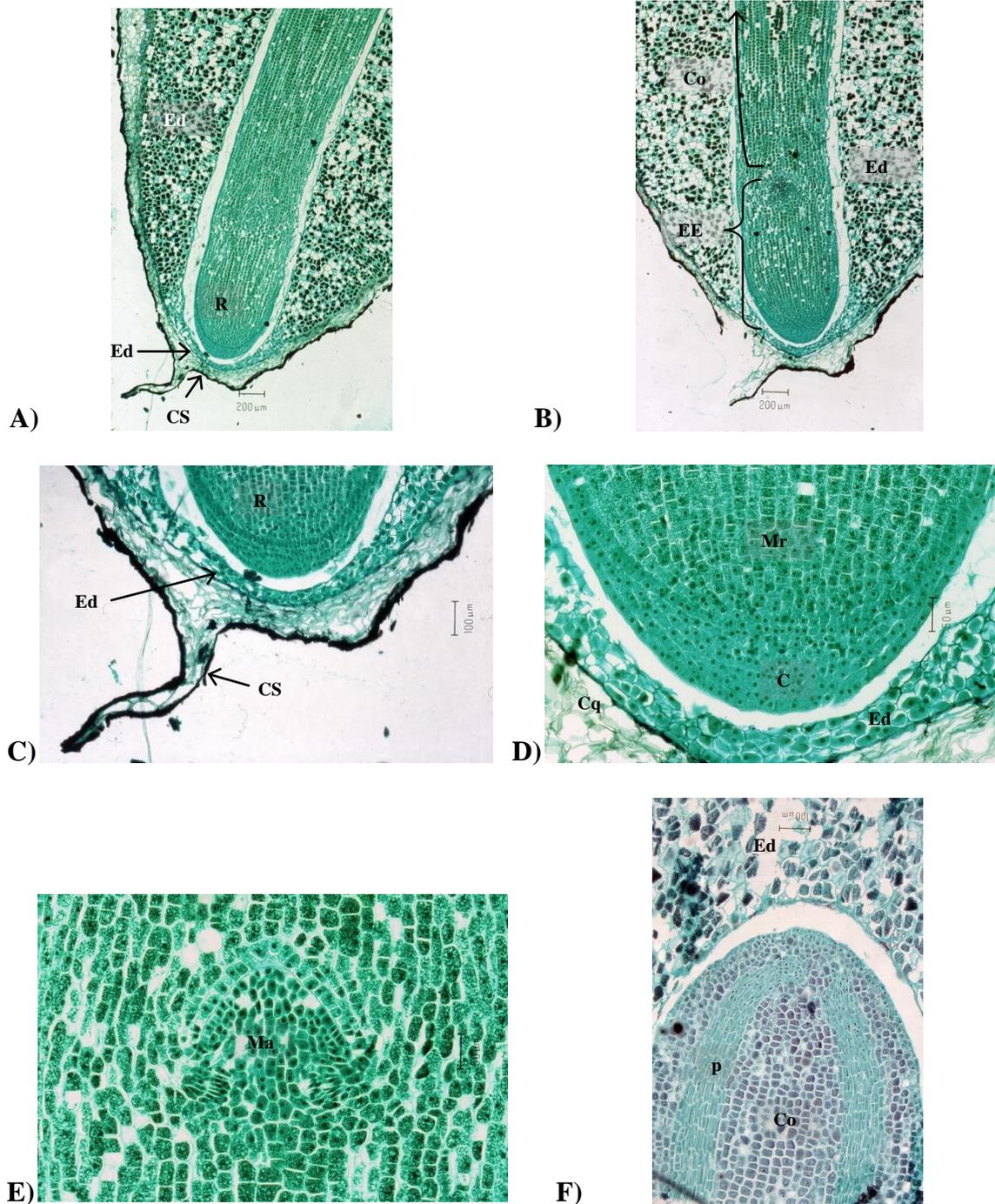


Figura 3.16. Estructura interna de las semillas negras de *Furcraea parmentieri*. Cortes longitudinales. A) Se observa la parte inferior del embrión que contiene a la radícula (R), y al endospermo (Ed) y cubierta seminal (CS) adelgazados 10x cc. **B)** Eje embrionario (EE) y cotiledón (Co) 10x cc. **C)** Extremo radicular con la prolongación de la cubierta seminal (CS) 25x cc. **D)** Región radicular donde se observa el meristemo (Mr) y la cofia (C) 50x cc. **E)** Meristemo apical del tallo (Ma) 50x cc. **F)** Región apical del cotiledón donde se observa el procambium (p) 10x cc.

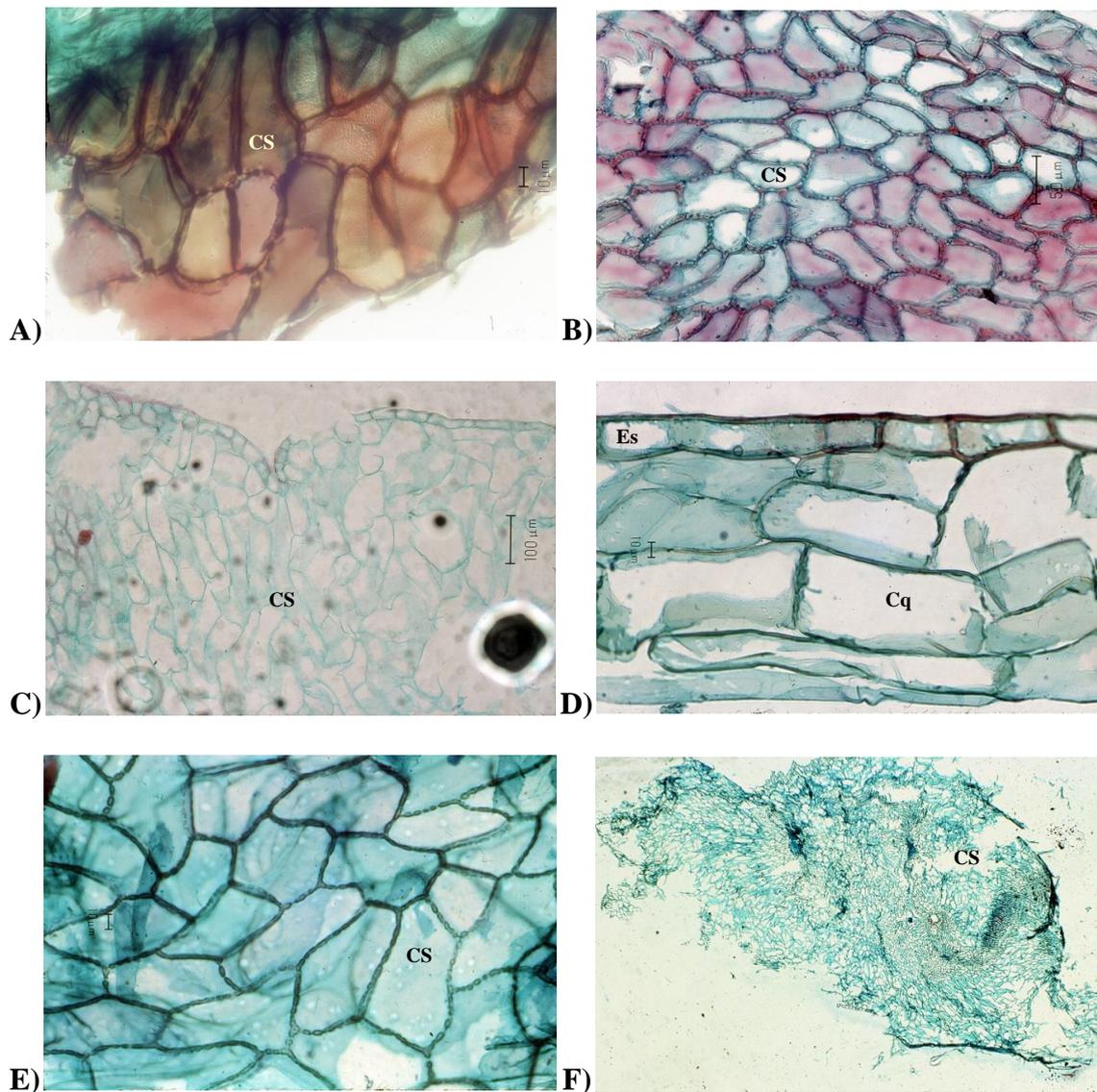


Figura 3.17. Estructura interna de las semillas blancas y las blancas con negro de *F. parmentieri*. **A)** Cubierta seminal (CS) de semilla blancas con negro (región pigmentada). Corte paradermal; 127x cc. **B)** Cubierta seminal (CS) de semilla blancas con negro (región sin pigmentos). Corte paradermal; 63.5x cc. **C)** Cubierta seminal (CS) de una semilla blanca. Corte longitudinal; 31.7x cc. **D)** Epidermis (Es) y parénquima (Cq) de la cubierta seminal de una semilla blanca. Corte longitudinal; 127x cc. **E)** Cubierta seminal (CS) de semilla blanca. Corte paradermal; 100x cc. **F)** Semilla blanca, donde sólo se observa la cubierta seminal (CS). Corte longitudinal; 5x cc.

III.6 Observación del polen y conteo de óvulos

a) Observación del polen

En la figura 3.18 se pueden observar los granos de polen de *F. parmentieri* que claramente se distinguen formando tétradas tetragonales. Esto coincide con lo descrito en la literatura con respecto a las características del polen de las plantas del género *Furcraea*. Además, se pudo observar que el polen es viable, ya que se tiñó el citoplasma de color morado (ver Métodos).

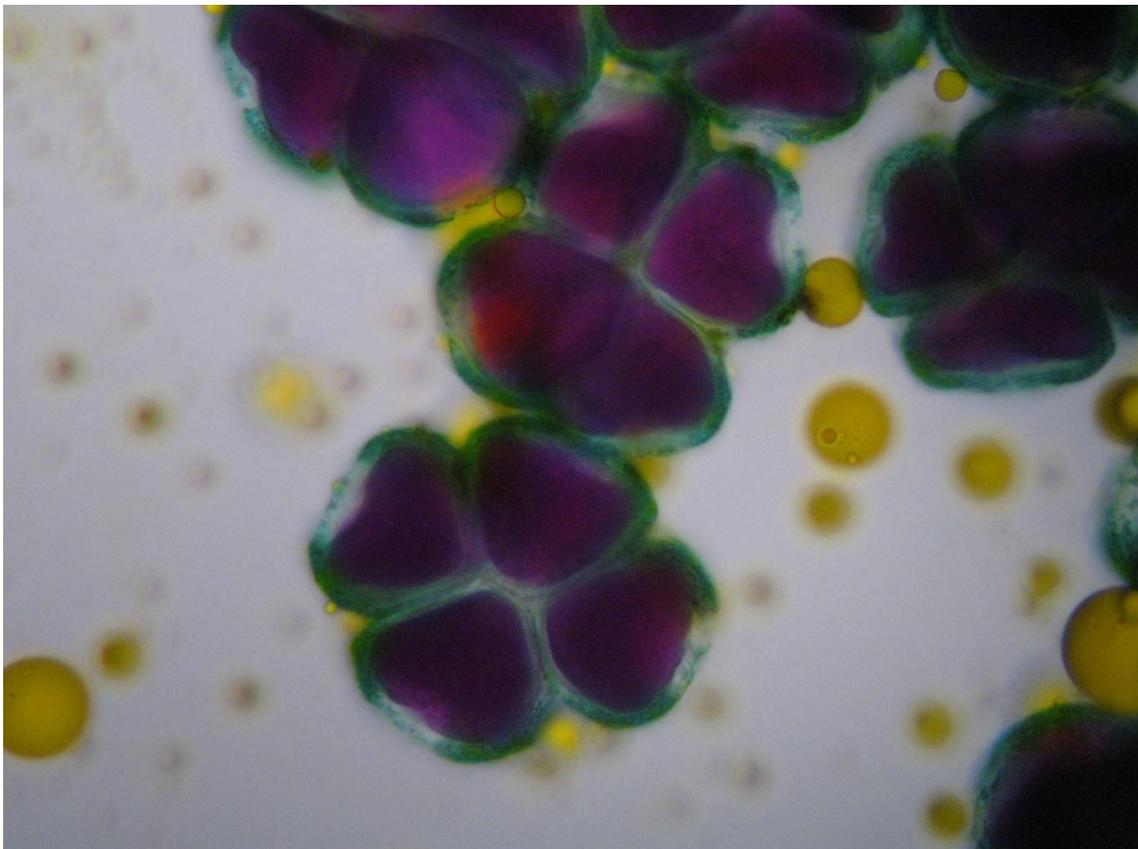


Figura 3.18. Granos de polen de *F. parmentieri* vistos a través del microscopio óptico con un aumento de 40×, utilizando una tinción Alexander (López *et al.* 2005). También se observan unas gotas de lípidos producidos por la degradación de la pared de la antera.

b) Conteo de óvulos

De las flores cuyos óvulos se contaron ($n = 9$), se obtuvo un promedio de 218.9 ± 21.95 óvulos por flor (media \pm desviación estándar). El número de óvulos por flor no varió significativamente según la planta de la que provenía la flor ($F_{2,6} = 2.05$, $P = 0.209$). Tampoco se encontraron diferencias significativas ($t_{16} = -0.569$, $P = 0.577$) entre el número de óvulos por flor y el número total de semillas (negras + blancas) por fruto en los frutos obtenidos en el tratamiento de control abierto.

Capítulo IV. Discusión

IV.1 Biología reproductiva de *Furcraea parmentieri* en el contexto de la familia Agavaceae

La biología reproductiva de *F. parmentieri* se diferencia claramente de los dos géneros más estudiados de la familia Agavaceae, que son el género *Agave* y el género *Yucca*, aunque presenta algunas características que se parecen más a uno o al otro.

Una característica común entre *F. parmentieri* y las yucas es la presencia de flores blancas con un aroma ligero, entre cítrico y dulce, lo cual generalmente se asocia con visitantes nocturnos. Tanto los lepidópteros nocturnos como los quirópteros, sin embargo, parecen preferir olores más fuertes (Bertin 1989; Anexo I), lo que contrasta con el suave aroma de las flores de *F. parmentieri* y probablemente explica porqué observamos pocos visitantes nocturnos. Por otro lado, *F. parmentieri* presenta un comportamiento muy diferente con respecto a los géneros *Agave* y *Yucca* en lo que concierne a la producción de néctar: mientras que las flores de los agaves producen cantidades grandes de néctar (1-713 μ l de néctar/flor) con una concentración relativamente baja de azúcares (14-19%) y la mayoría de las yucas no producen néctar o producen poco (5-8 μ l/flor, con una concentración del 11% de azúcares), *F. parmentieri* produce una cantidad ínfima de néctar por flor (0.16-1.34 μ l de néctar en 12 flores), pero con una muy alta concentración de azúcares (26-28%).

La alta concentración de azúcares y la producción moderada de néctar generalmente se asocia con la polinización por himenópteros (Anexo I); sin embargo, los himenópteros constituyeron sólo el 2.7% de las visitas diurnas que se registraron entre 7 y 10 am (Tabla 3.4). Los visitantes diurnos dominantes en *F. parmentieri* fueron los colibríes (82% de las visitas diurnas registradas); pero curiosamente, la literatura

refiere que los colibríes tienden a visitar preferentemente flores tubulares de colores brillantes (rojo y naranja) que producen cantidades pequeñas de néctar con altas concentraciones de azúcares, aunque también encontramos casos en los que sucede lo contrario (*i.e.* pueden visitar flores con grandes cantidades de néctar, pero más diluido; Anexo I; Johnson y Nicholson 2008). Siendo que el color y la forma de la flor de *F. parmentieri* no coinciden con un síndrome de polinización por colibríes, nos surge la incógnita sobre el motivo de las visitas de los colibríes: ¿serán ladrones de néctar o realmente estarán actuando como polinizadores? Quizá el hecho de que el despliegue floral de *F. parmentieri* sea muy evidente y ofrezca tantas flores que exigen poco traslado para los visitantes (en tres inflorescencias se hizo una estimación del número de flores y se obtuvo un promedio de cerca de 17,500 flores/ inflorescencia), puede resultar llamativo para los colibríes, aún cuando la recompensa por flor sea ínfima, pero sobre todo tomando en cuenta que en esa época del año existen pocos recursos alternativos para los colibríes. Algunas de las especies que florecen en esta época en el Xitle son *Zephyranthes sessilis*, *Senecio praecox*, *Salvia elegans*, *Bouvardia terniflora* y *Reseda luteola*, de las cuales sólo *Salvia* y *Bouvardia* podrían ser explotables por los colibríes (Martínez 1997 y P. Mendoza Hernández com. pers.). Por otro lado, aún cuando no observamos directamente que los colibríes lleven a cabo la polinización, las medidas de la altura de las anteras (*ca.* 13 mm) y del estilo (*ca.* 18 mm) de la flor, así como de la longitud del pico de los colibríes (*ca.* 17.5 mm en *Hylocharis leucotis* y *ca.* 20 mm en *Cyananthus latirostris* – Arizmendi y Ornelas 1990, Zamudio 2010), sugieren que sí podrían ser vectores efectivos de polinización. Por otro lado, los colibríes se aproximaban a la flor de forma directa y resuelta (obs. pers.), por lo que suponemos que probablemente sí hacían contacto con las estructuras reproductivas de la flor.

Otros visitantes que observamos que posiblemente tocaban los órganos florales fueron los esfíngidos y éstos, a su vez, fueron los más abundantes durante la noche, aún cuando en la ocasión en que se realizaron las observaciones hubo una temperatura relativamente fresca para la temporada, y con llovizna ocasional. Según un estudio que realizaron Martínez del Río y Búrquez (1986) en *Mirabilis jalapa*, durante las noches más cálidas, las flores eran polinizadas por polillas de la familia Sphingidae; pero en las noches frías y lluviosas, las polillas no estaban activas y las flores se autopolinizaban en la mañana. Esto sugiere que nuestros datos, al haber sido tomados en una noche relativamente fría y húmeda, no necesariamente reflejan de manera precisa la frecuencia real de visitas de esfíngidos a las flores de *F. parmentieri*.

Si realmente la frecuencia y/o efectividad de los visitantes fuera más alta de lo que nosotros observamos en la noche mencionada, esto se habría reflejado en una alta producción de frutos (“fruit set”) en el control abierto. Sin embargo, este no fue el caso. Aún así, valdría la pena llevar a cabo observaciones de la frecuencia de visitas por un mayor número de días y de horas para caracterizar la variación en las visitas.

Queda abierta la pregunta de ¿qué vector es el que realiza la polinización de *F. parmentieri*? Definitivamente es necesario un vector que efectúe la polinización, aún si se tratara de autopolinización, pues ninguna de las flores del tratamiento de polinización automática produjo fruto. Por lo tanto, lo más probable es que alguno(s) de los visitantes florales observados estén llevando a cabo el proceso de la polinización, aunque este polinizador no parece ser muy efectivo, pues la formación de frutos, en general, es baja.

Los visitantes florales que observamos en las flores de *F. parmentieri* pertenecen a diversos grupos taxonómicos, por lo que podemos suponer que la relación actual con sus polinizadores es del tipo generalista, como sucede en el género *Agave* (Sutherland

1987; Arizaga *et al.* 2000b; Eguiarte *et al.* 2000). En contraste, el género *Yucca* presenta una relación altamente especializada con sus polinizadores (*i.e.* palomillas de los géneros *Tegeticula* y *Parategeticula*; Schaffer y Schaffer 1979; Aker 1982; Huxman y Loik 1997; Massey y Hamrick 1999; Eguiarte *et al.* 2000). Sin embargo, las características florales de *F. parmentieri* apuntan hacia un síndrome de polinización por insectos nocturnos y no hacia un síndrome generalista. No podemos concluir al respecto, pues se sabe que no es muy confiable especular sobre los posibles polinizadores de una especie de planta sólo a partir de la interpretación de su síndrome de polinización aparente (*i.e.* basado en sus características florales; Waser *et al.* 1996), pues la dinámica de la polinización puede ser muy compleja y el comportamiento de los visitantes/polinizadores puede variar espacio-temporalmente (Silva-Montellano 2001); también puede suceder que los caracteres florales observados se hayan originado a partir de interacciones con polinizadores que ya no están presentes (exaptaciones), pero que dichos caracteres se hayan mantenido porque resultan ser más o menos atractivos para los visitantes actuales; por último, los caracteres florales actuales pueden también ser el resultado de restricciones filogenéticas (Herrera 1996, Silva-Montellano 2001). Por lo tanto, aún es necesario realizar experimentos más precisos para determinar cuáles de los visitantes florales de *F. parmentieri* funcionan como sus polinizadores efectivos. Da la impresión de que los polinizadores que están teniendo mayor efectividad son animales que no se mueven mucho entre plantas, pues observamos que la producción de frutos (“fruit set”) en el tratamiento de control abierto fue prácticamente idéntica al tratamiento de geitonogamia (Fig. 3.4). Pero tendríamos que llevar a cabo estudios de los frutos a nivel genético para poder asegurarlo (Eguiarte com. pers.).

Por otro lado, encontramos que la mayoría de las características morfológicas de las flores mostraron diferencias significativas entre individuos. Esto sugiere que dichas

características pudieron haber sido producto de procesos selectivos por parte de los polinizadores pero no se han fijado genéticamente. Las características que no muestran variación entre individuos (*i.e.* diámetro y altura de la corola), quizá dejaron de ser importantes en términos de sus efectos sobre la efectividad de la polinización, y por lo tanto la variación intra-individual que se observa en ellas es sólo el reflejo de plasticidad fenotípica, ya que la mayor variación está dentro del individuo.

El síndrome nocturno débil, la diferenciación morfológica de las flores entre individuos, la poca correlación entre las características morfométricas florales (no encontramos muchas correlaciones significativas) y la escasez de polinizadores, apoyan la hipótesis de que las características florales de *F. parmentieri* podrían ser exaptaciones, es decir, caracteres que en el pasado estaban sujetos a presiones de selección natural y que en la actualidad ya no, quizá porque se extinguió el polinizador que las ejercía. También puede ser que las características florales presenten variación entre individuos por relaciones alométricas, más que por selección y, aunque la existencia de esta variación favorece la teoría de la exaptación, no se puede llegar a una conclusión antes de hacer estudios más específicos que permitan descartar los efectos alométricos.

Al respecto del “fruit set”, puede decirse que el bajo éxito del tratamiento de control abierto (*ca.* 5%) apoya la idea de que hay una limitación en la reproducción en *F. parmentieri* a causa de la escasez o de la baja efectividad de los polinizadores, aunque para poder asegurarlo se necesitaría polinizar todas las flores de la inflorescencia (Parra-Tabla *et al.* 1998). En otras especies de agaváceas, como en *Hesperaloe sp.*, también se han encontrado valores bajos de “fruit set” (0.5 a 4%; Rocha *et al.* 2006), aunque algunas especies de este género parecen ser autoincompatibles (Pellmyr y Augenstein 1997), sin embargo, algunos autores suponen que esta aparente

autoincompatibilidad podría ser una expresión de depresión endogámica (Eguiarte *et al.* 2000). En el género *Yucca*, los valores de “fruit set” que se han encontrado son relativamente mayores (6-20%, Aker 1982; Eguiarte *et al.* 2000) y en el género *Agave*, por su parte, se han encontrado valores de “fruit set” muy diversos, desde un 3.7% y 5% en *A. palmeri* y *A. chrysantha*, respectivamente (Slauson 2000), hasta un 63% en *A. xylonacantha* (Rocha *et al.* 2005), siendo más frecuentes los valores relativamente más altos (*e.g.* 40 a 50% en *A. lechuguilla*, *ca.* 30% en *A. cupreata*, 44% en *A. celsii albicans*, 47% en *A. difformis* y 51% en *A. striata*; Silva-Montellano 2001; García-Meneses 2004; Rocha *et al.* 2006). Al igual que en *F. parmentieri*, los bajos valores de “fruit set” que se observaron en *A. palmeri* y de *A. chrysantha* se vieron incrementados cuando se llevó a cabo manualmente la polinización cruzada; sin embargo, en ese caso los autores no estaban seguros si el incremento del “fruit set” se debió a una fertilización más efectiva (vía manual), o a una mayor calidad genética de las semillas (por el hecho de que provenían de polinización cruzada; Slauson 2000). En nuestro caso, sí fue posible separar estos dos efectos, pues la polinización se llevó a cabo manualmente tanto para el tratamiento de geitonogamia, como para el de polinización cruzada, y el aumento significativo en el “fruit set” se dio sólo en éste último, alcanzando un valor de 43%. Esto implica que en *F. parmentieri*, la calidad genética del polen que llega a un estigma es uno de los determinantes más importantes del “fruit set”.

Massey y Hamrick (1999) discuten sobre la movilidad de los polinizadores; ellos dicen que si éstos se mueven sólo entre plantas vecinas se incrementa la estructura genética entre y dentro de las poblaciones. Barceinas-Cruz (2011) encontró que las poblaciones de *F. parmentieri* tienen una alta estructuración genética, por lo que podríamos considerar que es otra evidencia de que los polinizadores no están teniendo

una amplia movilidad (*e.g.* la geitonogamia es muy frecuente en esta población), o bien los polinizadores específicos son muy escasos o están ausentes.

Aunque en *F. parmentieri* sí hay autocompatibilidad (al igual que en la mayoría de las especies de la familia Agavaceae), el bajo éxito relativo de la autopolinización probablemente se deba a una expresión muy temprana de depresión por endogamia (Husband y Schemske 1996); claramente no corresponde a un fenómeno de autoincompatibilidad esporofítica o gametofítica, pues sí se llegan a formar los frutos y una proporción importante de los mismos llegan a madurar (Bertin 1989; Lloyd y Schoen 1992). En los estadios posteriores, una vez que terminaron de madurar los frutos y las semillas, aparentemente no se expresó un fenómeno de depresión por endogamia, pues el número de semillas por fruto, el “seed set” y el peso de las semillas fueron equivalentes en todos los tratamientos de polinización. Asimismo, el éxito de la germinación de las semillas tampoco mostró diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de polinización, siendo éste un alto porcentaje, parecido a otras especies de *Furcraea* (*e.g.* *F. cahum* ca. 95%, *F. longaeva* del 92 al 100% y *F. pubescens* ca. 100%; García-Mendoza 2001; De la Rosa 2010).

Aparentemente las diferencias observadas en el peso de las semillas de diferentes frutos de *F. parmentieri* tuvo más que ver con una probable limitación de recursos (o incluso podría ser una expresión de la variabilidad genética), y no fue resultado de depresión por endogamia, pues el efecto del factor “planta” sí fue significativo sobre esta variable, mientras que el tratamiento de polinización no lo fue. Por otro lado, la aborción de frutos no parece haber sido producto de una limitación de recursos; de ser así, se habría observado que en las plantas con mayores limitaciones todos los tratamientos de polinización habrían tenido un bajo éxito. Sin embargo, este no fue el caso, pues en una misma planta el tratamiento de polinización cruzada dio

lugar a una baja aborción de frutos, mientras que los de autopolinización no. Una forma de responder a esta pregunta hubiera sido explorar si existe una correlación entre el tamaño de la planta y el “fruit set”; sin embargo, no tuvimos oportunidad de tomar estas medidas.

Abarca-García y López-Villalobos (2007) mencionan que en un sistema reproductivo en el que son posibles tanto la autogamia como la polinización cruzada (*i.e.* tasa de fecundación cruzada mixta) hay mayores probabilidades de éxito, en comparación con los casos en los que sólo es posible una de las dos alternativas. Así, si se presenta una limitación por polinizadores, la autogamia puede asegurar la producción de semillas; pero por otro lado, si ocurren cuellos de botella o efectos de fundador (que por su naturaleza son fenómenos que reducen la variación genética, al igual que la autogamia), se puede amortiguar la pérdida de variabilidad genética por el hecho de que también es posible la polinización cruzada.

En *F. parmentieri* no hay un mecanismo claro que impida la autopolinización. La leve dicogamia que observamos, que es una ligera protogínea en la que la maduración de los estigmas de una flor es anterior, aunque coincide con, la maduración de las anteras, realmente no representa una barrera infranqueable para la autopolinización. Cuando un botón recién abre, el estigma ya está receptivo; pero en el transcurso de ese mismo día, logra madurar una cierta proporción (*ca.* 40%) de las anteras de esa misma flor. En el género *Agave* también se encuentran especies que presentan dicogamia, pero del tipo protándrica (Arizaga *et al.* 2000a; Eguiarte *et al.* 2000; García-Meneses 2004); en algunos casos esta dicogamia sí parece reducir de manera importante las probabilidades de autogamia (García-Meneses 2004). Por otro lado, en el género *Yucca* no se ha reportado dicogamia, aunque Eguiarte *et al.* (2000) sí

menciona que presentan una separación espacial de los órganos sexuales femeninos y masculinos (*i.e.* hercogamia, donde los estambres están por debajo del pistilo).

En lo que se refiere a la cantidad aproximada de semillas que produce un individuo de *F. parmentieri*, llegamos a una estimación de *ca.* 21,000 semillas (datos estimados, a partir del número de frutos que produjeron 22 individuos). La producción de semillas en *A. macroacantha* es de 20,000 por individuo (Arizaga *et al.* 2000b), mientras que en *A. chrysoglossa* es de cerca de 750,000 (Gentry 1972). En cambio, el “seed set” de *F. parmentieri* (63%) es alto en comparación con lo que se ha reportado en especies de *Agave*: en *Agave cupreata* el “seed set” es de 42.8% (García-Meneses 2004), y en otras especies de *Agave* es menor de 50% (*e.g.* *A. celsii albicans*: *ca.* 35%; *A. diformis*: *ca.* 37%; *A. striata*. *ca.* 31%; Rocha *et al.* 2005), mientras que en *A. macroacantha* es similar a *F. parmentieri* (Arizaga *et al.* 2000a).

IV.2 Historia de vida de *Furcraea parmentieri*

Furcraea parmentieri es una planta que tiene una historia de vida muy particular, pues en ella coinciden varias características singulares: los individuos son semélparos, de larga vida, y presentan reproducción sincrónica y masiva (“mast seeding”) a nivel poblacional (y, de hecho, también a nivel supra-poblacional, lo que se conoce como sincronía a nivel de especie, o “species-wide synchrony”; Keeley y Bond 1999). ¿Qué tipo de factores están jugando un papel ecológico/evolutivo en la determinación de este tipo de historia de vida? A continuación exploramos algunas de las hipótesis que encontramos en la literatura al respecto, examinando el caso particular de la especie que nos ocupa.

En las plantas semélparas (también llamadas monocárpicas o “Big Bang”; término acuñado por Gadgil y Bossert 1970) el costo reproductivo es altísimo, pues toda

la energía se canaliza de las estructuras vegetativas a las estructuras florales durante un evento reproductivo único y masivo (Tissue y Nobel 1990), y el número de descendientes que produce un individuo puede llegar a ser muy alto, mucho más alto en general, de lo que produce en un evento reproductivo una especie iterópara (Young y Augspurger 1991). La gran inversión energética a la reproducción determina que haya una rápida degeneración de la parte vegetativa y, por consiguiente, la muerte del individuo (Sutherland 1987; Tissue y Nobel 1990; Stearns 1992; Huxman y Loik 1997). La semelparidad, por lo tanto, es una evidencia de la correlación negativa entre la supervivencia y la reproducción, de una disyuntiva (o “trade-off”) entre estos procesos (Stearns 1992; Olivieri *et al.* 1994). Este tipo de historia de vida conlleva un alto riesgo, pues puede ser que una planta nunca llegue a reproducirse (*e.g.* si muere antes de florecer); o bien, si florece, nada asegura que produzca descendientes debido a posibles fallas en el proceso de polinización o en la formación de frutos. Uno de los procesos que puede funcionar como un “seguro” ante este riesgo es precisamente la producción de propágulos vegetativos (bulbilos) a partir de la inflorescencia (Arizaga y Ezcurra 1995; García-Mendoza 2001).

En la familia Agavaceae encontramos tanto plantas semélparas como iteróparas (ver Tabla 1.2). Incluso al interior de algunos de sus géneros (*e.g.* *Agave* y *Yucca*) se encuentran representantes de ambos tipos de historia de vida. Muchas de las especies con rosetas monocárpicas se pueden propagar vegetativamente por hijuelos que se originan a partir de estolones o por bulbilos que generalmente se producen en la inflorescencia (*e.g.* *Agave*, *Yucca*, *Beschorneria* y *Furcraea*; Eguiarte *et al.* 2000; García Mendoza 2001). Por ejemplo, en *A. schottii*, que es una especie semélpara, hay una alta producción de bulbilos, probablemente asociada a una baja reproducción sexual (el porcentaje de individuos en una población que derivan de semillas puede ser menor

del 1%; Schaffer y Schaffer 1979). En el género *Furcaea* parece ser muy importante la propagación vegetativa por bulbilos, los cuales crecen en las ramas de la inflorescencia y en las axilas de las mismas (García-Mendoza 2001). Por ejemplo, en *F. parmentieri*, observamos una producción muy grande de bulbilos en las inflorescencias (ca. 12,153 bulbilos/inflorescencia, estimación a partir de 3 individuos), y durante un periodo muy largo (desde la floración y hasta la dehiscencia de los frutos-muerte del individuo, ca. 11 meses). García-Mendoza (2000, 2001) sugiere que en este género muchas poblaciones se mantienen gracias a la propagación vegetativa por bulbilos. De las 25 especies que conforman al género, 23 producen bulbilos; *F. longaeva* y *F. quicheensis* son las dos especies que parecen propagarse únicamente por reproducción sexual y curiosamente ambas son arborescentes (García-Mendoza 2000).

Arizaga y Ezcurra (1995) discuten la importancia evolutiva de los bulbilos, utilizando como modelo a *Agave macroacantha*. Ellos observaron que 1) el número de bulbilos es inversamente proporcional al número de frutos; 2) si la reproducción sexual falla, el genet puede sobrevivir a través de sus bulbilos y la propagación por bulbilos evita un colapso demográfico; y 3) los bulbilos son una forma eficaz de dispersión, ya que enraízan rápidamente y se establecen en grandes proporciones. Entonces, en este tipo de plantas “semélpas”, el adulto muere al reproducirse, pero deja a su paso una serie de clones en forma de bulbilos que permiten que el genet se mantenga presente en el hábitat por n generaciones más. Por lo tanto, ¿realmente podemos considerar que estas plantas son semélpas?, pues al considerar al genet, realmente son iteróparas.

Se ha planteado que la semelparidad puede representar ventajas adaptativas bajo ciertas circunstancias, pues precisamente gracias a que involucra una inversión energética muy alta a la reproducción, los despliegues florales pueden ser muy vistosos y atractivos para los polinizadores (Schaffer 1974; Young 1990; Ramírez y Berry 1995),

o bien, pueden resultar muy efectivos si la polinización se lleva a cabo por viento (Kelly y Sork 2002). De hecho, en algunas especies se ha encontrado una correlación positiva entre el tamaño de la inflorescencia y la producción de frutos (Schaffer y Schaffer 1979; Young y Augspurger 1991; Rocha *et al.* 2005). Más aun, en el género *Lobelia* se ha visto que cuando se producen inflorescencias más grandes, hay una mayor producción de semillas viables (Young 1990). Por otro lado, cuando una planta asigna una gran cantidad de energía al despliegue floral, puede haber una limitación para la asignación de recursos a la producción de semillas viables, como se observa en *Yucca whipplei whipplei* (Huxman y Loik 1997).

La idea de que los grandes despliegues florales pueden ser atractivos para los polinizadores también se ha cuestionado. Por ejemplo, Schaffer y Schaffer (1979) observaron que cuando hay bajas densidades de *Tegeticula* (la polilla que poliniza a *Y. whipplei*) estos insectos visitan preferentemente a las inflorescencias más altas. Sin embargo, cuando aumenta el número de palomillas, éstas se esparcen más en el espacio y no se observa una preferencia hacia las inflorescencias más altas.

El despliegue floral de *Furcraea parmentieri* es muy llamativo, tanto a nivel individual como a nivel poblacional (esto último debido a la sincronidad, como se discutirá más adelante). Sería interesante hacer un estudio más detallado sobre la relación entre el número de visitantes y el tamaño de la inflorescencia, o su cantidad de flores, pues los datos que tenemos sobre las visitas florales no permiten hacer inferencias sobre este tema, así como tampoco nos dan mucha luz en torno a la dinámica de la polinización de *F. parmentieri*.

Hernández-Pedrero (2009) encontró una correlación positiva entre el tamaño de planta y el tamaño de la inflorescencia en *F. parmentieri*. Esto podría deberse a las diferencias en la cantidad de recursos (disponibles en ese momento, o almacenados) de

cada planta. De hecho, las plantas semélparas suelen ser más sensibles a la cantidad de recursos disponibles para la reproducción en comparación con las iteróparas (Huxman y Loik 1997; Nobel 1977; Tissue y Nobel 1990). Sin embargo, nosotros observamos que la proporción de semillas viables no varía mucho entre plantas. Esto nos permite especular que por lo menos esta variable (*i.e.* el “seed set”) podría no estar afectada por la cantidad de recursos disponibles para cada planta, sino por otro tipo de factores. Por otro lado, como ya vimos, el “fruit set” sí es más variable entre plantas y, tanto la variabilidad genética como la disponibilidad de recursos, podrían estar teniendo un efecto a ese nivel.

En varios grupos de plantas que producen rosetas y que tienen especies tanto iteróparas como semélparas, las especies iteróparas se distribuyen en sitios con mayor humedad, mientras que las especies semélparas en sitios más secos y/o rocosos (Schaffer y Schaffer 1979; Young 1981). Bajo esta premisa, pareciera que la semelparidad podría haber evolucionado en respuesta a las presiones de selección asociadas con medios agrestes. Sin embargo, hay pocos estudios demográficos que comparen plantas semélparas e iteróparas cercanamente emparentadas, por lo que no puede decirse que exista un patrón en este sentido.

Eguiarte *et al.* (2000) menciona que en la familia Agavaceae la semelparidad parece haber evolucionado en tres ocasiones de manera independiente a partir de linajes iteróparos (en *Y. whipplei* y en los géneros *Agave* y *Furcraea*). Esta hipótesis es interesante porque la familia es relativamente pequeña y, en general, la semelparidad es poco común entre las angiospermas. Estos autores no encontraron una asociación entre la semelparidad y la forma de vida, ni tampoco con el tipo de polinizadores, por lo que concluyen que las causas que explican la evolución de la semelparidad son complejas y no se asocian con una sola característica ecológica, sino con una serie de adaptaciones y

restricciones tanto filogenéticas como en la forma de crecimiento. Sin embargo, no sabemos cuáles eran las condiciones del pasado, por ejemplo la depredación por megafauna sobre la inflorescencia (Janzen 1986) o los polinizadores extintos que pudieron ejercer presión sobre ésta característica.

Otra característica interesante de la historia de vida de *F. parmentieri* es que se trata de una planta longeva (*i.e.* perenne, *sensu* Young 1981). En este caso, por lo tanto, la semelparidad está asociada no sólo con el alto riesgo que implica reproducirse una sola vez, sino que además la reproducción ocurre después de muchos años de desarrollo (entre 50 y 90 años, según Hernández-Pedrero 2009). La gran inversión hacia la reproducción podría estar relacionada con la alta longevidad en el caso de *F. parmentieri*, pues quizá sólo después de muchos años de ir almacenando recursos es posible producir un despliegue floral del tamaño y la vistosidad que encontramos en esta especie

Kuss *et al.* (2008) mencionan que una alta longevidad amortigua el efecto de años no favorables para la reproducción (aunque habría que ver de qué manera se aplica esto a una planta semélpara como *F. parmentieri*). Además, en plantas longevas se observan generaciones traslapadas (Terradas 2001), lo que reduce la probabilidad de apareamiento entre individuos relacionados genéticamente y la consecuente depresión por endogamia (Kuss *et al.* 2008).

Una última característica de la historia de vida de *F. parmentieri* que vale la pena comentar es que su reproducción es sincrónica y masiva (“mast seeding”), tanto a nivel poblacional como supra-poblacional. La mayoría de las especies que muestran reproducción masiva son iteróparas (Silvertown 1980). Sin embargo, hay varios ejemplos de especies semélparas que también la presentan. Uno de ellos es el de los bambús, que son plantas longevas (viven de 20 a 60 años, aunque algunos superan los

100 años de edad) y de reproducción masiva (Janzen 1976). Sin embargo, aparentemente, las poblaciones de una misma especie de bambú no florecen sincrónicamente, ni con la misma periodicidad, al contrario de lo que sucede con *F. parmentieri*, en la que parece que sí hay sincronidad supra-poblacional. En el año en que se realizó este estudio (2007) se observaron varias poblaciones que comenzaron su floración al mismo tiempo y en las cuales el evento reproductivo fue masivo: las del volcán El Pelado, Los Dínamos, y el Ajusco, en el D.F.; y la de las Lagunas de Zempoala en Morelos, y de El Chico en Hidalgo. Hernández-Pedrero (2009) analizó los ejemplares de herbario de *F. parmentieri* que están en el herbario MEXU, y propone que otros eventos reproductivos de *F. parmentieri* también han sido masivos y sincrónicos a nivel supra-poblacional, pues hay años en los que hay una representación muy numerosa de ejemplares en floración, provenientes de diversas poblaciones.

Con respecto al origen de la reproducción masiva, se ha propuesto que podría ser una respuesta a una alta disponibilidad de recursos (o a otras señales ambientales) en ciertos años, o bien podría haber evolucionado a partir de fuerzas selectivas específicas, como resultado de que las plantas que florecen masivamente (y sincrónicamente) presentan una mayor adecuación que las que no lo hacen (Kelly y Sork 2002). El hecho de que en muchos casos las señales ambientales que parecen disparar la reproducción masiva no son las mismas que se asocian con una alta tasa de crecimiento, hace suponer que la reproducción masiva no es simplemente una respuesta al ambiente o a la disponibilidad inmediata de recursos, sino que sí tiene un componente selectivo importante.

Se manejan diversas hipótesis en torno a las ventajas selectivas de la reproducción sincrónica y masiva. Las que cuentan con un mayor apoyo empírico son tres: mayor eficiencia de la polinización por viento, la saciación de los depredadores de

semillas (Janzen 1977), y la mayor eficiencia de la dispersión de semillas. Ninguna de estas parece ser el caso de *Furcraea parmentieri*. La hipótesis que nos parece más plausible, en este caso, tiene que ver con lo atractivo del despliegue floral, que atraería un gran número y diversidad de polinizadores (Kelly 1994). Sin embargo, esta hipótesis parece contar con poca evidencia de campo (Domínguez y Dirzo 1995), y por otro lado, tampoco se observó una gran abundancia de polinizadores asociada a la floración masiva de *F. parmentieri*. Otra posibilidad es que la reproducción masiva esté asociada con señales ambientales que “anticipan” condiciones favorables para el establecimiento de plántulas. Aunque esta hipótesis se ha explorado escasamente a nivel empírico (Kelly y Sork 2002), podría ser una idea interesante a explorar en el caso de *Furcraea parmentieri*.

IV.3 Implicaciones para la conservación

Furcraea parmentieri no parece presentar problemas demográficos intrínsecos para su permanencia a largo plazo, pues sus tamaños poblacionales son relativamente altos y de acuerdo con su tasa finita de crecimiento poblacional estimada, la población parece tener el potencial de mantenerse en crecimiento (Hernández-Pedrero 2009). Además, *F. parmentieri* presenta un alto porcentaje de germinación (98% en laboratorio y 40-45% en campo, Hernández-Pedrero 2009), una alta capacidad de establecimiento de bulbilos y tasas de supervivencia elevadas durante sus fases tempranas de desarrollo (supervivencia de infantiles 91%). Asimismo, Hernández-Pedrero (2009) encontró que la emergencia de plántulas es alta (21 al 51%) y su supervivencia al cabo de un año también (14%).

Por otro lado, siendo que se trata de una especie monocotiledónea, longeva, perenne y de fecundación cruzada, es de esperarse que tenga una alta diversidad

genética (Hamrick y Godt, 1989). Barceinas-Cruz (2011) estudió la diversidad genética de varias poblaciones de *F. parmentieri* y halló grandes diferencias entre ellas. La población del Xitle tuvo valores de diversidad genética altos ($H_E = 0.33$, $\%P = 82$), por lo que se infiere que es una población genéticamente sana. Sin embargo, la población de Cerro Burro, en Michoacán, presentó una diversidad genética más baja ($H_E = 0.11$, $\%P=34$). Barceinas-Cruz (2011) cree que esta disminución se debe a la fragmentación, ya que esta población está formada por grupos de pocos individuos en las orillas de potreros. Se ha documentado que la fragmentación del hábitat erosiona la variabilidad genética intra-poblacional e incrementa la divergencia genética inter-poblacional, debido a un aumento en la deriva génica, la endogamia y a una reducción en el flujo génico (Zietsman *et al* 2008). Esto muestra que *F. parmentieri* puede ser sensible a este tipo de fragmentación/pérdida de hábitat en lo que se refiere a su genética poblacional.

Otro aspecto de la ecología de *F. parmentieri* que apunta hacia su vulnerabilidad, es que depende de sus polinizadores para mantener la diversidad genética, pues ya vimos que el “fruit set” es bajo en condiciones naturales y la mayoría de los frutos podría provenir de geitonogamia, posiblemente por la poca movilidad de sus visitantes (polinizadores potenciales) y la baja tasa de visitas que recibe. Además, en plantas que se propagan vegetativamente, el establecimiento de ramets puede tener consecuencias sobre los patrones de polinización y el sistema reproductivo, pues la distribución agregada de plantas con el mismo genotipo puede incrementar la geitonogamia y/o generar altos niveles de endogamia producto de autopolinización o cruza entre parientes (Clark-Tapia 2004). Esta situación puede explicar la baja variabilidad genética de la población de Cerro Burro, en la que se encontraron varios individuos por genotipo (Barceinas-Cruz 2011). En la población del Xitle, la colecta de material biológico que hizo Barceinas-Cruz (2011) fue de individuos separados

especialmente entre ellos, por lo que no fue posible evaluar este efecto. Quizá por esta razón *Furcraea parmentieri* mostró valores más altos de H_E que los reportados para especies del género *Agave*, utilizando ISSR's como marcadores (Barceinas-Cruz 2011).

La distribución geográfica de *F. parmentieri* abarca sólo el Eje Neovolcánico Transversal, actualmente sólo en las partes más altas de las montañas, lo cual explica en alguna medida la alta diferenciación genética entre sus poblaciones. En gran parte de esta región se ha observado un incremento desmedido de la población humana durante las últimas décadas. Por esta razón, las poblaciones de *F. parmentieri* que colindan con las manchas urbanas están siendo amenazadas por la fragmentación de su hábitat y cambio de uso de suelo, como se vio en el Cerro Burro. El modelo de distribución potencial desarrollado por Barceinas-Cruz (2011) estima que en el Pleistoceno *Furcraea parmentieri* presentaba una distribución continua a lo largo del Eje Neovolcánico Transversal, así como en algunas zonas del Altiplano Sur (Zacatecano-Potosino) y de la Sierra Madre Oriental. Esto apoya la idea de que la distribución actual de *F. parmentieri* es resultado de una fragmentación desmesurada de su hábitat y que, por lo tanto, sus poblaciones han disminuido, tanto en número como en densidad. De hecho, Barceinas-Cruz (2011) sugiere que las alteraciones ambientales que se anticipan como parte del cambio climático global, aunadas a las presiones de cambio de uso de suelo, llevarán a que desaparezca su hábitat colonizable.

Todo lo anterior explica por qué esta especie se encuentra en la categoría de *amenazada* en la NOM-059-ECOL-2001. El mayor factor de riesgo que enfrenta es sin duda la destrucción y modificación de su hábitat. Incluso sería necesario evaluar la conveniencia de otorgarle una categoría de mayor nivel de riesgo, debido a que una gran parte de su área de distribución colinda con el área metropolitana de Ciudad de México, una de las zonas más densamente pobladas del mundo. Una posible estrategia de

conservación y manejo para *F. parmentieri* sería incrementar sustancialmente la superficie de áreas naturales protegidas donde se encuentran sus poblaciones, así como aprovechar los eventos de reproducción masiva para realizar polinizaciones manuales, y para coleccionar semillas y producir plántulas para su posterior reintroducción. Si se crea un banco de germoplasma, es necesario recordar que será necesaria su constante renovación, ya que las semillas no mantienen su viabilidad por mucho tiempo (Hernández-Pedrero 2009). Por otro lado, se espera que la colecta de frutos no afecte negativamente al establecimiento natural por semillas, pues aún si se producen pocos frutos, éstos pueden ser suficientes para mantener un buen nivel de reclutamiento, y niveles relativamente altos de variación genética en las poblaciones (Clark-Tapia 2004).

Lo anterior es ya un hecho en el Parque Nacional El Chico (Hidalgo), en donde se está llevando a cabo un programa de manejo para recuperar a las poblaciones de esta especie, ya que estuvieron cerca de extinguirse en esa zona (Barceinas-Cruz *com. pers.*). El programa consiste, de manera general, en extraer semillas de las plantas con frutos, sembrarlas en viveros y, una vez emergidas las plántulas, resembrarlas en su hábitat natural (Barceinas-Cruz 2011). La variación genética de esta población ($H_E=0.1940$, $\%P=54$) es intermedia entre la del Xitle y la de Cerro Burro, lo cual podría deberse precisamente al manejo mencionado.

Por último, durante este estudio nos dimos en cuenta de que *Furcraea parmentieri* es utilizada localmente de diversas maneras, por ejemplo para extraer fibras, como alimento y en la construcción de cercas. Esto puede representar una amenaza adicional para sus poblaciones, por lo que un plan de aprovechamiento sustentable podría ser otra clave para su conservación.

Capítulo V. Conclusiones

1. *Furcraea parmentieri* inicia la producción de escapos en el mes de enero. La floración se da de marzo a mayo. Los frutos maduran entre junio y octubre, y los frutos dispersan sus semillas entre noviembre y febrero del próximo año.
2. Los individuos reproductivos de *F. parmentieri* producen una gran cantidad de bulbilos (de junio en adelante) que son una fuente potencial de establecimiento de ramets.
3. Las flores tienen una vida cercana a los 7 días y son ligeramente protogínicas.
4. Las flores producen una cantidad ínfima de néctar y son visitadas por una gran variedad de visitantes (diurnos y nocturnos); sin embargo, la frecuencia de visitas es baja.
5. La polinización requiere de un vector para garantizar la fecundación de las flores.
6. La polinización cruzada es la forma de polinización que da lugar a una mayor producción de frutos. Se pueden formar frutos por geitonogamia, pero su proporción de éxito es baja.
7. El “seed set” y el peso de las semillas que provienen de frutos producidos por polinización cruzada o por geitonogamia son equivalentes.
8. La germinabilidad de las semillas que provienen de diferentes tipos de cruza es equivalente.
9. Las poblaciones de *F. parmentieri* no parecen tener problemas de reproducción. Su mayor amenaza se debe a las presiones por el cambio de uso de suelo y, dada su distribución restringida, podrían ser cruciales para su persistencia.

Referencias

- Abarca-García, C. A. y A. López-Villalobos. 2007. La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: una interpretación de su significado evolutivo. *En*: Eguiarte, L. E.; V. Souza y X. Aguirre (comp.). *Ecología molecular*. INE, SEMARNAT, CONABIO. México, D.F. 592 pp.
- Aker, C. 1982. Regulation of flower, fruit set and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. *Journal of Ecology* 70: 357-372.
- Arizaga, S. y E. Ezcurra. 1995. Insurance against reproductive failure in a semelparous plant: bulbil formation in *Agave macroacantha* flowering stalks. *Oecologia* 101: 329-334.
- Arizaga, S. y E. Ezcurra. 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany* 89: 632-641.
- Arizaga S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez de Arellano, y E. Vega. 2000a. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican Tropical Desert I. Floral biology and pollination mechanisms. *American Journal of Botany* 87: 1004-1010.
- Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez de Arellano y E. Vega. 2000b. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany* 87: 1011-1017.
- Arizmendi, M. C. y J. F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180.
- Barceinas-Cruz, A. 2011. *Genética de poblaciones de Furcraea parmentieri: estimaciones de variación y estructura genética usando ISSR'S*. Tesis de

licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- Begon, M., M. Mortimer y D. J. Thomson. 1996. *Population ecology. A unified study of animals and plants*. Third edition. Blackwell Science. E. U. A. 247 pp.
- Benítez Badillo, G. 1986. *Árboles y flores del Ajusco*. Instituto de Ecología. Museo de Historia Natural de la Ciudad de México. México D.F. 183 pp.
- Bertin, R. I. 1989. Pollination biology. *In: Abrahamson, W.G. (ed.). Plant animal interactions*. McGraw-Hill, Nueva York. Pp 23-86.
- Castañeda Rojas, A., S. Franco Martínez y A. García-Mendoza. 2005. *Manfreda galvaniae* (Agavaceae), especie nueva de México, con nota sobre la ubicación taxonómica de *M. malinaltenangensis* Matuda y su lectotipificación. *Acta Botánica Mexicana* 72: 65-76.
- Castillo-Argüero, S., Y. Matrínez Orea, M. A. Romero Romero, P. Guadarrama Chávez, O. Núñez Castillo, I. Sánchez Gallén y J. Meave. 2007. *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Aspectos florísticos y ecológicos*". Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. 294 pp.
- Castro-Castro, A, A. Rodríguez, G. Vargas-Amado y R. Ramírez-Delgadillo. 2010. Variación morfológica del género *Prochnyanthes* (Agavaceae). *Acta Botánica Mexicana* 92: 29-49.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annal Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.
- Clark-Tapia, R. 2004. *Estructura clonal, demografía y biología reproductiva de Stenocereus eruca (Cactaceae) en las planicies de Magdalena, B.C.S.* Tesis de doctorado en ciencias. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- Clary, K. 1997. *Phylogeny, character evolution, and biogeography of Yucca L. (Agavaceae) as inferred from plant morphology and sequences of the Internal Transcribed Spacer (ITS) region of the nuclear ribosomal DNA*. Doctor of Philosophy. Faculty of the Graduate School of University of Texas at Austin.
- Colunga-GarcíaMarín, P, A. Larqué Saavedra, L. Eguiarte, y D. Zizumbo-Villarreal. (Ed). 2007. *En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves*. CICY, CONACYT, CONABIO, SEMARNAT, INE. 402 pp.
- De la Rosa, L. 2010. *Morfología de semillas, germinación y plántulas de Furcraea longaeva Karw. & Zucc. (Agavaceae)*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Domínguez, C. A. y R. Dirzo. 1995. Rainfall and flowering syncrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionay Ecology* 9: 204-216.
- Drummond, J. R. 1907. The literature of *Furcraea* with synopsis of the know species. *Missouri Botanical Gardens Annual Report* 18: 25-75.
- Eguiarte, L. E., J. Núñez-Farfán, C. Domínguez y C. Cordero. 1992. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Revista Ciencias* 6: 69-86.
- Eguiarte, L. E., V. Souza y A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 131-150.
- Faegri, K. y L. Van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3er ed. Pergamon Press. Londres. 244 pp.

- Gadgil, M. y W. H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist* 104: 1-24.
- García-Mendoza, A. J. 1998. *Informe final del Proyecto H111. Revisión taxonómica del género Furcraea (Agavaceae) en México y Guatemala*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, 68 pp.
- García-Mendoza, A. J. 2000. Revisión taxonómica de las especies arborescentes de *Furcraea* (Agavaceae) en México y Guatemala. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 113-129.
- García-Mendoza, A.J. 2001. *Revisión del género Furcraea (Agavaceae)*. Tesis doctoral en ciencias (biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- García-Meneses, P. M. 2004. *Reproducción y germinación de Agave cupreata Trel. & Berger (Agavaceae) en la localidad de Ayahualco, Guerrero*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- García-Mendoza, A. 2004. Agaváceas. *En: A. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas. Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund. Pp. 159-169.
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall, Londres. 205 pp.
- Gentry, H. S. 1972. *The Agave family in Sonora. Agricultural research service*. Department of agriculture. Washington DC. 195 pp.
- Grime, J. P., G. Mason, A. B. Curtis, J. Rodman, S. Vaad, M. Mowforth, A. M. Neal y F. Schaw. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 60: 1017-1059.

- Hamrick, J. L. y M. J. Godt. 1989. Allozyme diversity in plant species. *En*: Brown, A. H. D., M. T. Clegg, A. L. Kahler y B. S. Weir (eds.). Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts. 449 pp.
- Hernández-Pedrero, R. 2009. *Estudio poblacional de Furcraea parmentieri (Agavaceae) en bosques templados del suroeste del Distrito Federal, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Herrera, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators. *En*: Lloyd, D. y S. Barret (eds.). Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Chapman and Hall, Nueva York. 413 pp.
- Hiroishi, M. S. 1974. *Estudio de algunos perfiles de suelos derivados de cenizas volcánicas de los volcanes Xitle, Teuhtli, Chichinautzin y Cerro Tres Cumbres*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Husband, B. C. y D. W. Schemske. 1996. Evolution of magnitude and timing on inbreeding depression in plants. *Evolution* 50: 54-70.
- Huxman, T.E. y M. E. Loik. 1997. Reproductive patterns of two varieties of *Yucca whipplei* (Liliaceae) with different life histories. *International Journal of Plant Science* 158: 778-784.
- Janzen, D. H. 1976. Why Bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.
- Janzen, D. H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *The American Naturalist* 111: 365-371.

- Johnson, S.D. y S. W. Nicolson. 2008. Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. *Biology Letters* 4: 49-52.
- Keeley, J. E. y W. J. Bond. 1999. Mast flowering and semelparity in Bamboos: The Bamboo Fire Cycle Hypothesis. *The American Naturalist* 154: 383-391.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 465-470.
- Kelly, D. y V. L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- Kuss, P., M. Rees, H. H. Ægisdóttir, S. P. Ellner y J. Stöcklin. 2008. Evolutionary demography of long-lived monocarpic perennials: a time-lagged integral projection model. *Journal of Ecology* 96: 821–832.
- Lande, R. y D. W. Schemske. 1985a. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants I. Genetic models. *Evolution* 39: 24-40.
- Lande, R. y D. W. Schemske. 1985b. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants II. Empirical observations. *Evolution* 39:41-52.
- López, M. L., J. Márquez y G. Murguía. 2005. *Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Libro de laboratorio*. Las prensas de ciencias, Laboratorio de Desarrollo de Plantas. Departamento de Biología Comparada. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Lloyd, D. G. y S. C. H. Barrett (eds.) 1996. *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman and Hall, Nueva York. 413 pp.
- Lloyd, D. G. y D. J. Schoen. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences* 153: 358-369.

- Martínez del Río, C. y A. Búrquez. 1986. Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa*. *Biotropica* 18: 28-31.
- Martínez del Río, G. y L. E. Eguiarte. 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: comparison among hummingbirds and perching birds. *Condor* 89: 357-363.
- Martínez Romero, M. 1997. *Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México Ajusco Medio D.F.* Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Massey, L. K. y J. L. Hamrick. 1999. Breeding structure of *Yucca filamentosa* (Agavaceae) population. *Evolution* 53: 1293-1298.
- Motten, A. y J. Stone. 2000. Heritability of stigma position and the effect of stigma-anther separation on outcrossing in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 87: 339-347.
- Nobel, P. S. 1977. Water relations of flowering of *Agave deserti*. *Botanical Gazette* 13: 1-6.
- Olivieri, I., D. Couvet y M. Slatkin. 1994. Allocation of reproductive effort in perennial plants under pollen limitation. *The American Naturalist* 144: 373-394.
- Parra-Tabla, V., C. F. Vargas y L. Eguiarte. 1998. Is *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae) fecundity limited by pollen availability? An experimental study. *Functional Ecology* 12: 591-595.
- Pellmyr, O. y E. J. Augenstein. 1997. Pollination biology of *Hesperaloe parviflora*. *S. Western Naturalist* 42: 182-187.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press. Oregon, Portland. 479 pp.

- Ramírez, N y P. E. Berry. 1995. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a las características de las inflorescencias. *Biotropica* 27: 190-205.
- Rocha, M., S. V. Good-Ávila, F. Molina-Freaner, H. T. Arita, A. Castillo, A. García-Mendoza, A. Silva-Montellano, B. S. Gaut, V. Souza y L. Eguiarte. 2006. Pollination biology and adaptative radiation of Agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso* 22: 327-342.
- Rocha, M. S., A. Valera y L. Eguiarte. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave Littaea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany* 92: 1330-1341.
- Schaffer, W. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* 55: 291-303.
- Schaffer, W. M. y M. V. Schaffer. 1979. The adaptative significance of variations in reproductive habitat in the Agavaceae. II. Pollinator foraging behavior and selection for increased reproductive expenditure. *Ecology* 60: 1051-1069.
- Silva-Montellano, J. A. 2001. *Ecología reproductiva y genética de poblaciones de Agave lechuguilla (Torr.) en un gradiente latitudinal*. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14: 235-250.
- Slauson, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87: 825-836.
- Solano Camacho, E. 2000. *Sistemática del género Polianthes L. (Agavaceae)*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Nueva York. 249 pp.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41: 750-759.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ediciones Omega. Barcelona. 703 pp.
- Tissue, D. T. y P. S. Nobel. 1990. Carbon relations of flowering in semelparous clonal desert perennial. *Ecology* 7: 273-281.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams, and J. Ollerton. 1996. Generalizations in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Young, T. P. 1981. A general model of comparative fecundity for semelparous and iteroparous life histories. *The American Naturalist* 118: 27-36.
- Young, T. 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias. *Evolutionary Ecology* 4: 157-171.
- Young, T. E. y C. Augspurger. 1991. Ecology and evolution of long-lived semelparous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 285-289.
- Zamudio Beltrán, L. 2010. *Filogenia y variación dentro del complejo *Hylocharis leucotis* Vieillot, 1818 (Aves: Trochilidae) utilizando secuencias de DNA*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2da. ed. Prentice Hall. Nueva Jersey. 718 pp.

Zietstman, J., L. L. Dreyer y K. J. Esler. 2008. Reproductive biology and ecology of selected rare and endangered *Oxalis* L. (Oxalidaceae) plant species. *Biological Conservation* 141: 1475-1483.

Anexo I. Cuadro con las características florales más frecuentes correspondientes a los síndromes de polinización por insectos, mamíferos y aves (modificado de García-Meneses 2004).

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

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

* Según Johnson y Nicolson 2008

ANEXO II. Estados de desarrollo a lo largo del proceso de maduración de las flores de *Furcraea parmentieri*.



Foto AII.1. Botones y flor joven.



Foto AII.2. Flor con tres anteras abiertas y pistilo receptivo.



Foto AII.3. Flor madura con máxima abertura, anteras abiertas y pistilo receptivo.



Foto AII.4. Flor madura con anteras seniles.



Foto AII.5. Flor senil.

Anexo III. Métodos utilizados para llevar a cabo los cortes de las semillas de *Furcreae parmentieri* (tomado de López *et al.* 2005)

Fijación, deshidratación e inclusión

La fijación provoca la muerte rápida de los tejidos y conserva su estructura original, a la vez que facilita una manipulación posterior. Primero se sumergieron las semillas en el fijador FAA (formol, ácido acético y alcohol), el cuál inhibe los procesos vitales de la célula, y evita la autólisis y otros cambios en la estructura física y química de la célula. A las semillas se les realizó un corte en un extremo, para que el fijador pudiera penetrar en los tejidos. Las semillas se mantuvieron en el fijador por 24 horas.

Posteriormente se deshidrataron las semillas, ya que se iban a colocar en un medio de inclusión insoluble en agua. Esto se llevó a cabo gradualmente, pasando por alcohol al 30%, al 50%, al 70%, al 85%, al 96% y finalmente al 100%. En cada paso, se dejaron sumergidas las semillas durante una hora.

Cuando se cumplió la hora en alcohol al 100%, las semillas se pasaron a una solución de 50:50 de alcohol y citrosolv. Este último es un solvente para aclarar los tejidos, equivalente al xilol. Ahí se dejaron unos 15 min, y después, se colocaron en una solución al 100% de citrosolv, en la que se dejaron otros 15 min.

En seguida llevamos a cabo la inclusión, que es la operación mediante la cual se hace penetrar, en una pieza deshidratada, un material solidificante que le confiere firmeza y facilita los cortes. Ésta se llevó a cabo en paraplast-citrosolv (50:50), en la cual se dejaron las semillas durante 12 horas en una estufa con una temperatura de 56 °C. Al cabo de las 12 horas, se decantaron los frascos y se les añadió paraplast puro, en el cuál se mantuvieron sumergidas las semillas otras 12 horas en la estufa a la misma temperatura.

Cortes

Finalmente, se formaron unos cubos con el paraplast sólido y se llevaron a cabo los cortes utilizando un microtomo de rotación. Los cortes fueron de un grosor de 5 a 7 micras y se colocaron en un baño de flotación, con agua a 40 °C con un poco de gelatina como adhesivo.

Tinción

Para la observación de los componentes de los tejidos, se realizan diferentes tinciones. Para las estructuras vegetales se utilizan principalmente la safranina y verde rápido. La safranina tiñe de rojo las paredes lignificadas, nucleolos, cromatina y taninos condensados. El verde rápido proporciona un color verde azulado a las paredes no lignificadas y un tono violáceo al citoplasma.

La tinción se llevó a cabo una vez que se eliminó la parafina de los cortes. Para esto se procedió como se indica a continuación: 1) se colocaron los portaobjetos en una estufa (56-58 °C) durante 20-30 min; 2) se hicieron tres cambios de xilol y 3) se hidrataron en una serie etanólica: 100% (2 cambios), 96%, 70%, 50%, 30% (estos cambios fueron de 3 min. cada uno, sólo se llegó a la concentración a la que estaba el colorante y agua.

Los colorantes actúan porque tienen grupos específicos llamados cromóforos, los cuáles se unen a los grupos auxocromos de los componentes celulares: carboxilos, aminos e hidroxilos.

Una vez que se desparafinaron los cortes, se realizó una tinción doble de safranina y al término se montaron los portaobjetos con Bálsamo de Canadá.

Todo esto se llevo a cabo en el Laboratorio de Desarrollo de Plantas del Departamento de Biología Comparada ubicado en la Facultad de Ciencias en Ciudad universitaria; bajo la asesoría de Mónica Karina Pérez Pacheco.

Anexo IV. Valores de P para las correlaciones lineales entre diferentes características morfológicas de las flores

Se señalan con negritas los valores de $P < 0.05$, $N=24$.

DC=diámetro interno, LT=largo promedio de los tépalos, AC=altura de la corola, AP=altura del pistilo, AE=altura de los estambres, LF=largo de la flor, LO=largo del ovario, y DI=diámetro interno.

| | DC | LT | AC | AP | AE | LF | LO | DI |
|----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------|----|
| DC | | | | | | | | |
| LT | 0.002 | | | | | | | |
| AC | 0.036 | 0.251 | | | | | | |
| AP | 0.055 | 0.897 | 0.025 | | | | | |
| AE | 0.338 | 0.026 | 0.003 | 0.002 | | | | |
| LF | 0.087 | 0.121 | 0.646 | 0.006 | 0.112 | | | |
| LO | 0.035 | 0.118 | 0.473 | 0.002 | 0.258 | 0.001 | | |
| DI | 0.182 | 0.001 | 0.546 | 0.186 | 0.006 | 0.659 | 0.986 | |