



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

“POLINIZACIÓN DE *Fouquieria formosa* KUNTH
POR COLIBRÍES (FAMILIA: TROCHILIDAE) EN SANTA
MARIA TECOMAVACA, OAXACA”.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I Ó L O G O
P R E S E N T A:
LIZBETH IRAÍS HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ



ASESOR: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

Los Reyes Iztacala, Edo. de México, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer infinitamente a la Dra. María del Coro Arizmendi por su apoyo incondicional y paciencia para la realización de este trabajo.

A los sinodales Dr. Raúl Cueva, Dra. Patricia Bastida, M. en C. Atahualpa del Sucre y la Dra. Silvia Medrano por sus valiosas aportaciones y revisiones a este trabajo.

Al ejido de Santa María Tecomavaca, por permitirme realizar mi trabajo de tesis en la zona.

A la Dra. Leticia Ramos por su ayuda en la identificación de las hormigas.

Al M. en C. Héctor Barrera Escorcía Jefe de los Laboratorios de Microscopía Óptica Digital por su apoyo y ayuda para la toma de fotografías en las muestras de polen.

A mis padres y hermanos por su apoyo a lo largo de mi vida, sin ustedes esto no hubiera sido posible. A mi tía Mercedes por estar siempre pendiente de mí y llenarme de cariño y apoyo siempre.

A mis compañeros que me ayudaron en los muestreos en campo: Claus, Carlos, Manuel, Alberto, Ara, Edgar, David, muchas gracias por los buenos ratos que pasamos.

A mis compañeros de laboratorio y de campo: Claus, Ara, Carlos, Manuel, Alberto, Rafa, Paco Beto, Ana,

Mis agradecimientos muy especiales para Claudia, María y Pedro por sus comentarios y revisiones para mejorar este trabajo.

A mis amigos de la universidad: Ángeles, Lijia, César, Memo, Cristian, Rafa, Rafita, Oscar, Tatiana, Valerio, Erik, Emanuel, Denisse, Yaquelín, por todas aquellas buenas experiencias vividas tanto en la escuela como en las prácticas de campo.

A Pedro, muchas gracias por tu amor y por impulsarme en los momentos de desidia, por tu apoyo incondicional y por tus buenos consejos. Te amo.

DEDICATORIA

A mis padres

A mi tía Mercedes

A mis hermanos Mirel, David y por supuesto Borrego.

A Pedro

Índice

Resumen	1
Introducción	2
Objetivos	
a.General	4
b.Particulares	
Métodos	5
Área de estudio	5
Especie de estudio	8
a. Biología floral	10
b. Cuantificación de néctar	11
c. Sistema reproductivo	11
d. Eficiencia de polinización	12
e. Visitantes florales	13
Resultados	15
a. Biología floral	15
b. Cuantificación de néctar	16
c. Sistema reproductivo	19
d. Eficiencia de polinización	19
e. Visitantes florales	28
Discusión	34
Conclusiones	38
Literatura Citada	39
Anexo	44

RESUMEN

Fouquieria formosa es una especie endémica del sur de Estados Unidos y la parte central de México; presenta flores de color anaranjado-rojizas, y aunque se ha observado que son visitadas por colibríes, no hay estudios detallados al respecto; por lo que en este estudio se realizaron diferentes tratamientos de polinización para determinar la eficiencia de estas aves como polinizadores, así como el sistema de cruzamiento y algunos aspectos de la biología floral de la planta. Los resultados sugieren que *F. formosa* posee un sistema de polinización ornitófilico especialista, con flores protogínicas y cruzamiento autoincompatible. Las especies de colibríes que visitan las flores son: *Amazilia violiceps*, *Cyananthus latirostris* y *C. sordidus*, siendo este último el polinizador más efectivo. Otros visitantes florales son insectos y calandrias, los cuales actúan como robadores de néctar.

Palabras clave: ornitofilia, desarrollo protogínico, polinización, néctar, autoincompatibilidad, robadores de néctar.

INTRODUCCIÓN

La polinización es el proceso de transferencia del polen desde los estambres hasta el estigma o parte receptiva de las flores, donde germina y fecunda los óvulos de la flor, haciendo posible la producción de frutos y semillas. Cerca del 80% de las especies de angiospermas son polinizadas por animales; de este porcentaje, del 10 al 15% es llevada a cabo por colibríes (Aves: Trochilidae) en una interacción de tipo mutualista (Valiente-Banuet, 2002).

La polinización de las plantas por colibríes ha sido reconocida como una de las interacciones ecológicas en donde se han desarrollado una mayor cantidad de adaptaciones recíprocas entre las plantas y sus polinizadores (Arizmendi, 1987; Rodríguez-Flores y Stiles 2005). Las plantas que son polinizadas por colibríes presentan una serie de características para facilitar el acceso de las aves y asegurar la polinización. Entre las principales características destacan: flores de color rojo, con antesis diurna, de corolas tubulares con anteras y estigma en la entrada del tubo, y receptáculos que producen abundante néctar en su base, con concentraciones de azúcar entre 18 y 23% (Faegri y Van Der Pijl, 1966; Arizmendi, 1987).

Al visitar las flores, el polen entra en contacto con alguna parte del cuerpo del ave, se adhiere a éste, de tal manera que al visitar las siguientes flores en busca de néctar, esta parte del animal queda en contacto con el pistilo, facilitando la transferencia del polen de anteras al estigma (Arizmendi, 1987).

Snow (1981) propuso una lista de las familias de plantas que son polinizadas por colibríes, entre las que destacan: Convolvulaceae, Campanulaceae, Agavaceae, Rubiaceae, Liliaceae y Fouquieriaceae. Esta última familia abarca 13 especies en el continente Americano. Diversos estudios se han realizado para describir la biología reproductiva de la familia, tal es el caso de Waser (1979), quien reportó a *Fouquieria splendens* como especie polinizada por abejas y colibríes en el sur de Arizona. Maldonado (2003) reportó a *F. macdougalli* como una especie polinizada por colibríes en el Desierto Sonorense; asimismo Sortibrán (2007) registró que *F.*

purpusii (endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán) es polinizada por abejas y colibríes, siendo estos últimos los polinizadores más efectivos.

Adicionalmente, Vázquez (2007) y Valiente-Banuet *et al.* (2009) registraron a *Fouquieria formosa* como especie polinizada por colibríes y visitada por robadores de néctar como mariposas, sin embargo la polinización de esta especie no se ha descrito aún. Esta especie presenta un síndrome de polinización ornitófilico (corola tubular anaranjada-rojiza, carece de olor y las paredes de la corola son más duras que las de otras plantas) por lo que se espera que *F. formosa* presente un sistema de polinización especialista, llevado a cabo por colibríes, y probablemente reproducción autoincompatible.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el sistema de polinización de *Fouquieria formosa* en Santa María Tecomavaca, Oaxaca, para comprobar la hipótesis que se plantea.

OBJETIVOS PARTICULARES

- a. Describir algunos de los aspectos de la biología floral (morfología de la flor, cuantificar el recurso floral disponible para los colibríes) de *Fouquieria formosa*.
- b. Caracterizar y cuantificar la producción de néctar de *F. formosa*, siendo esta la recompensa ofrecida a los polinizadores.
- c. Determinar el sistema reproductivo de *F. formosa*.
- d. Determinar la eficiencia de los polinizadores de *F. formosa*.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Santa María Tecomavaca se localiza al noroeste del estado de Oaxaca, dentro de los límites de la Reserva de la Biósfera Tehuacán–Cuicatlán (Figura 1). Específicamente, el área donde se llevó a cabo el estudio se ubica en las inmediaciones del cañón del río Sabino, alrededor de los 17° 51' 57" N y los 97° 01' 50" O. La altitud varía de los 510 a los 850 m.s.n.m. aproximadamente (Vázquez, 2007).

Clima

En la Reserva de la Biósfera el clima está determinado por los patrones generales de circulación de la atmósfera, como son la predominancia de vientos del este (alisios) durante el verano con lluvias de tipo monzónico y vientos del oeste durante el invierno. En ocasiones, durante la época invernal los vientos polares (norte) provocan precipitaciones en las partes más altas de las montañas. De manera general, la temperatura media anual registrada es de 26.0° C. La precipitación promedio anual es de 404.7 mm (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

En el Cañón del río Sabino el clima es árido (BS0), la temperatura media anual es de 22° C y la precipitación es de aproximadamente 650 mm (Salazar, 2001). La aridez general de la zona es producto de la sombra orográfica que proyectan las sierras de Juárez y de Zongolica sobre la región. La cercanía con las mismas sierras es la que provoca que el clima en la parte sur del Valle sea menos seco que en la parte central (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

Vegetación

En la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, existe una serie de ecosistemas diversos, clasificados en 29 asociaciones vegetales, las más representativas son los matorrales xerófilos

que ocupan el 32.9%, el bosque tropical seco con el 24.1% y el bosque templado que ocupa el 19.5% de la superficie total (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

El Cañón del Sabino tiene una vegetación que está constituida, en su mayor parte por selva baja caducifolia. De acuerdo con datos del INEGI (1984), las especies dominantes del estrato arbóreo en la barranca “el Sabino” son *Acacia cochliacantha*, *Bursera fagaroides*, *B. glabrifolia*, *B. morelensis*, *B. copallifera*, *B. schlechtendalii*, *Senna emarginata*, *Ceiba aesculifolia*, *Cyrtocarpa procera*, *Parkinsonia praecox*, *Erythroxylon rotundifolium*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Fouquieria formosa*, *Ipomoea wolcottiana*, *Lysiloma divaricata* y *Pseudosmodingium multifolium*. En el estrato arbustivo se encuentran *Acacia bilimekii*, *Croton sp.*, *Dalea sp.*, *Mascagnia seleriana*, *Schaefferia stenophylla*, *S. cuneifolia* y *Ziziphus amole* (INEGI, 1984).

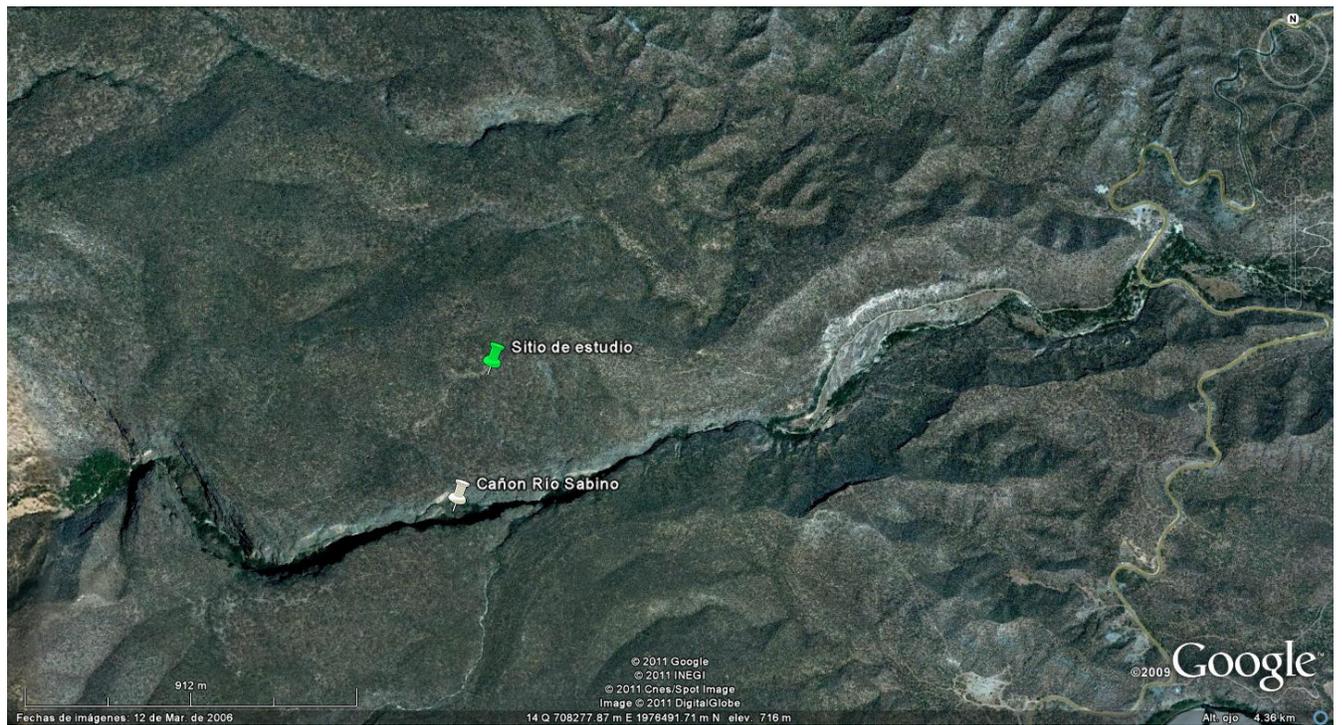


Figura 1. Localización del área de estudio en Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México.

ESPECIE DE ESTUDIO

La familia Fouquieriaceae es un grupo monogénico que comprende 13 especies de pequeños árboles restringidos a porciones áridas de México y zonas adyacentes del suroeste de Estados Unidos. La familia es relativamente conocida gracias a las revisiones taxonómicas detalladas de Nash (1903), Johansen (1936), Khan (1943), Henrickson (1967 y 1972), Zamudio (1995) y Ezcurra y Medina (1997)

Las plantas de *Fouquieria formosa* Kunth (comúnmente es llamada “Tlapacone”) son árboles pequeños de 3 a 8 m de altura (Figura 2a y 2b). Tallos leñosos con ramas dicotómicas erectas y peridermis exfoliante en láminas papiráceas traslúcidas de pardo oscuras o amarillentas. Ramas maduras de 3.0 a 4.0 cm de diámetro con espinas cortas de 0.2 a 1.5 cm de largo. Inflorescencias terminales a subterminales. Poseen flores actinomorfas hermafroditas con corola hipocrateriforme de coloración anaranjada-rojiza de 2.4 a 3.5 cm de largo, curvada hacia afuera, tiene de 14 a 16 estambres ampliamente exsertos y anteras de 5.0 a 6.5 mm de largo (Ezcurra y Medina, 1997). Son endémicas del Suroeste de Estados Unidos, Norte y Centro de México, abarcando los estados de Guerrero, Oaxaca, Michoacán y Puebla.

Dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, *Fouquieria formosa* crece en parches denominados fouqueriales, formando masas arboladas casi puras a lo largo de abanicos aluviales. Se asocia a *Mimosa polyantha*, *M. luisana*, *Manihotoides pauciflora*, *Ceiba parvifolia*, *Stenocereus stellatus* y *Melochia tomentosa* (Valiente-Banuet *et al.*, 2009).

A pesar de que estas plantas no tienen gran importancia económica, su leña es utilizada para construcción de corrales, cercas y como combustible (Pérez-Negrón y Casas, 2007).



Figura 2a. *Fouquieria formosa* Kunth en la zona de estudio.



Figura 2b. Detalle de las flores de *Fouquieria formosa*.

a. Biología y morfología floral

En el presente estudio se realizaron un total de 5 salidas mensuales al sitio de estudio, de septiembre de 2006 a mayo de 2007, en las cuales se invirtieron un total de 16 horas efectivas en las observaciones de forrajeo y 400 horas/red.

En cada una de las visitas al sitio de estudio se hicieron observaciones a plantas de *F. formosa* para determinar la fenología y antesis floral de la especie.

Se realizaron dos transectos en los parches denominados “fouqueriales”, para cuantificar el número de flores y frutos producidos por la especie de estudio en un total de 25 árboles.

Para determinar la morfología de las flores de *F. formosa* se midió en un mínimo de tres flores maduras por planta de un total de 10 individuos el largo y amplitud de la corola, y el largo del cáliz (Figura 3), esto con el fin de comparar los datos morfométricos de la corola con la morfometría de la comisura y el cúlmen expuesto de los colibríes.

El número de óvulos por flor se obtuvo de 3 flores de 10 individuos.

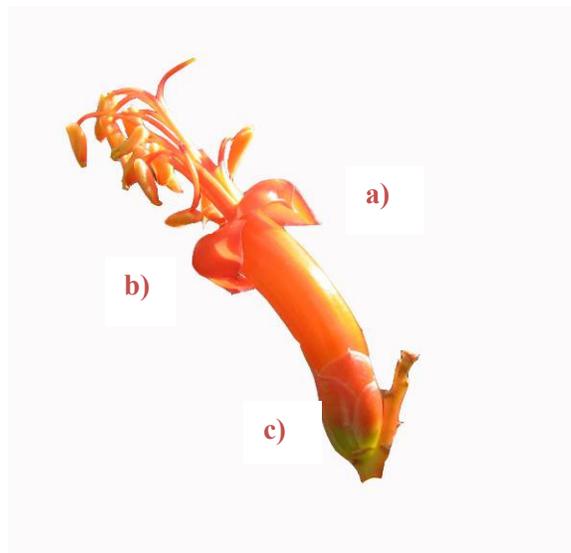


Figura 3. Esquema de los datos morfométricos de *Fouquieria formosa*: a) largo de la corola, b) amplitud de la corola c) largo del cáliz

b. Cuantificación de néctar

En 10 individuos se tomaron 10 flores sin manipular y se embolsaron con organza previo a la antesis, posteriormente se determinó cada dos horas en un horario de 6:30 a 18:30 hrs el volumen y concentración de néctar con tubos Capilares Marca Lauka de 75mm (OD 1.4-1.6mm). Para calcular la concentración de azúcares se empleó un refractómetro manual de campo ERMA 0-32% (% en ° Brix equivale a la concentración de sacarosa).

Disponibilidad del recurso floral

Con el fin de cuantificar el recurso floral que estaba disponible para los colibríes se trazaron dos parcelas de 50 x 20 m, donde se contó el número de flores maduras de 26 individuos reproductivos desde finales de octubre del 2006 a principios de marzo del 2007.

c. Sistema reproductivo de *Fouquieria formosa*

Para caracterizar el sistema reproductivo de *F. formosa* y diferenciar la efectividad de los visitantes, se realizaron 5 tratamientos, asignando, de acuerdo a la disponibilidad, un número variable de flores para cada tratamiento (como se indica a continuación)

- 1) Autopolinización no manipulada. Los botones florales se embolsaron y así permanecieron hasta que se produjeron frutos o abortaron (n=25).
- 2) Autopolinización manual. Los botones florales se embolsaron, una vez que el estigma estaba receptivo, se polinizaron manualmente con polen de la misma planta (n=25).
- 3) Polinización cruzada manual. Los botones florales se embolsaron para evitar las visitas de colibríes y una vez que el estigma estaba receptivo, se polinizaron manualmente con polen de flores de otro(s) individuo(s) (n=33).

- 4) Tratamiento control (flores sin embolsar). Los botones florales se marcaron y se monitorearon hasta que la flor cerró, posteriormente se embolsaron (n=19).
- 5) Efectividad de polinización de colibríes: Los botones florales se marcaron, después a la anthesis se esperó hasta que la flor fuera visitada por un colibrí, posterior a la visita se embolsó la flor (n=40). Se repitió para las diferentes especies de colibríes.

Todas las flores de los tratamientos se monitorearon hasta que abortaron o produjeron frutos. A partir de estos tratamientos se determinó la producción de frutos y semillas por cada tratamiento.

d. Eficiencia de polinización

Para medir la eficiencia de la polinización de los colibríes se calculó el “fruit-set”, el cual indica la proporción de flores que se convierten en frutos y el “seed-set” que es el número promedio de semillas producidas por tratamiento con relación al número promedio de óvulos por flor.

Análisis Estadístico

Con el fin de comparar el número de semillas producidas por tratamiento, se realizó un análisis estadístico ANOVA de una vía y la prueba de Tukey-Kramer HSD (Honestly Significant Difference) para comparación entre medias, con el programa SPSS 11.5 para Windows. Se corroboró la normalidad de los datos utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Se realizó una regresión lineal simple para estimar la relación entre la producción de la recompensa floral (volumen y concentración) y el número de flores visitadas. La ecuación utilizada para describir la relación entre la recompensa floral (volumen y concentración) y el número de flores visitadas presenta la forma lineal: $y = a + bx$, en la que a representa la cantidad de flores que el colibrí tiene que visitar para extraer néctar de la flor. Una pendiente positiva

refleja que el número de visitas aumenta conforme la recompensa se incrementa en cantidad y concentración (Gutiérrez y Rojas, 2001).

e. Visitantes florales

Para identificar las especies que visitan las flores de *F. formosa*, se colocaron cinco redes de niebla (cada una de 12 m de largo y 3 m de ancho) distribuidas en el área de estudio. Las redes permanecieron abiertas desde el amanecer (6:00 h) hasta las 12:00 h y en la tarde de las 15: 00 h hasta las 18: 00 h; de esta manera se abarcaron los periodos de mayor actividad de forrajeo de los colibríes. Se realizó un muestreo con las redes durante 400 horas en total, durante cuatro días de cada mes, de octubre de 2006 a mayo de 2007.

Cada uno de los colibríes capturados se identificó con ayuda de guías de campo para aves (Howell y Webb, 1995) y colibríes (Williamson, 2001) y se les midió: el culmen expuesto, largo de la cola y largo del ala (Figura 4). Posteriormente se recolectó el polen que llevaban en sus cabezas y picos con gel de fucsina básica siguiendo la metodología de Beattie (1971). Posteriormente se examinaron en el laboratorio las muestras de polen en un microscopio óptico y se compararon con preparaciones de polen tomadas de otras especies de plantas que estuvieran en estado de floración dentro del sitio de estudio. La presencia del polen de *F. formosa* en los colibríes capturados se tomó como evidencia de la visita de estos a la planta.

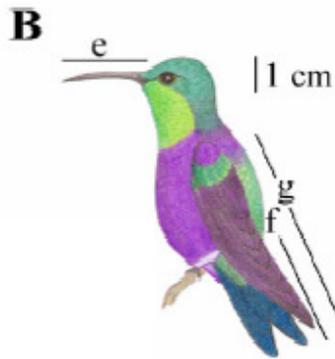


Figura 4. Medidas morfológicas de los colibríes e) Cúlmen expuesto, f) largo de la cola, g) largo del ala. Imagen tomada de Rodríguez-Flores y Stiles, 2005.

Tasa de visita y forrajeo

Para identificar los visitantes florales de *F. formosa*, se realizaron observaciones directas en un horario de 6:00 a 11:00 am y por la tarde de 15:00 a 18:00 pm. Por cada visita se registró: la especie del visitante, el tiempo de la visita hacia las flores (tiempo de forrajeo) y si existía algún tipo de interacción agresiva entre los visitantes y sus consecuencias (Arizmendi y Ornelas, 1990).

Por último, se observó si alguna parte del cuerpo del visitante (cabeza, pico, pecho) hacía o no contacto con las estructuras reproductivas de las flores; se consideró como visita legítima cuando parte del cuerpo del ave tenía contacto con el estigma y las anteras de la flor al momento de introducir el pico, para extraer el néctar ofrecido, y como visita ilegítima cuando el ave no tocaba las partes femeninas y masculinas de la flor y tomaba el néctar perforando la base de la corola; por tanto, la flor no obtenía el beneficio de polinización por la visita (Arizmendi *et al.*, 1996).

RESULTADOS

a. *Biología Floral*

Fouquieria formosa presenta características que corresponden a un sistema de polinización ornitófilico bien caracterizado: corola tubular anaranjado rojiza, estambres exertos, con antesis y producción de néctar diurna. De acuerdo a lo observado, la longevidad floral es de cuatro días.

A continuación se presentan los datos morfométricos de las flores de *F. formosa* .

Cuadro 1. Datos morfométricos de las flores de *Fouquieria formosa* (n=30)

Longitud de la corola mm	Longitud del cáliz mm	Amplitud de la corola mm
22.75±0.1051	9.41±0.1569	54.58±0.0292

Densidad floral

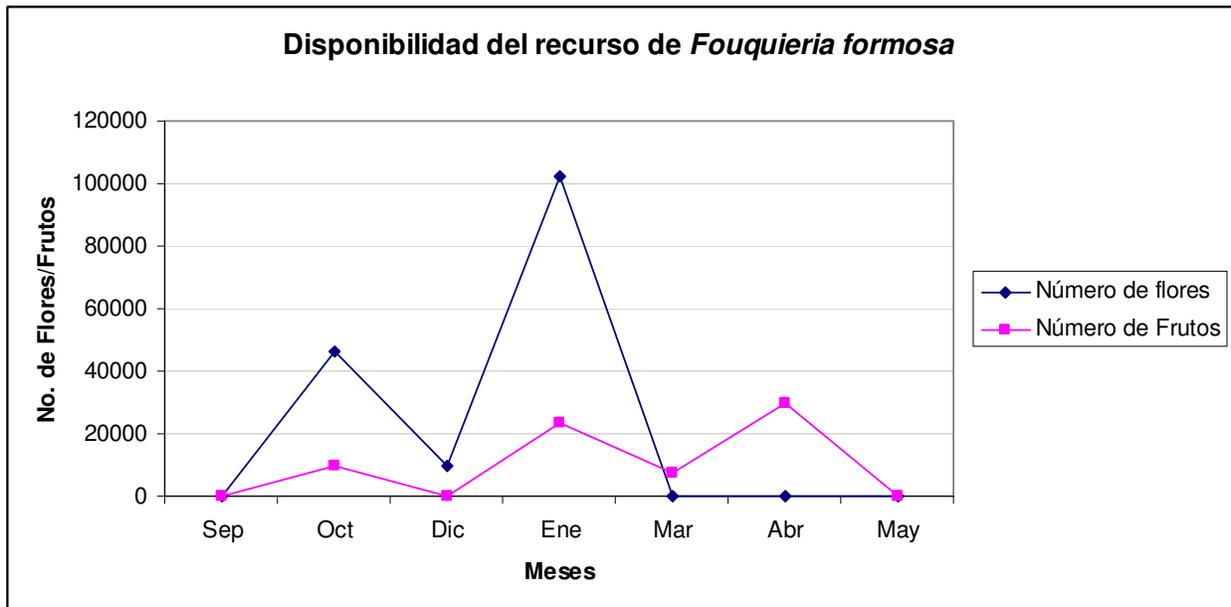


Figura 5. Disponibilidad de flores y frutos de *F. formosa* de septiembre 2006 a mayo del 2007 en un área de 0.2 ha. en Santa María Tecomavaca, México.

El periodo de floración de *F. formosa* comenzó en octubre y finalizó en marzo, siendo el pico de floración en enero con aproximadamente cien mil flores en 0.2 hectáreas (Figura 5). El mayor número de frutos producidos fue en abril, disminuyendo considerablemente en mayo.

b. Cuantificación de néctar

El volumen de néctar producido fue variable a lo largo del día, presentándose picos de producción a las 08:30, 12:30 y a las 18:30 horas con valores desde 11 μl hasta 14 μl . El valor mínimo de producción registrado fue de 1.7 μl a las 6:30 am. Posterior al mediodía, entre las 14:30 y 16:30 horas la producción de néctar disminuyó considerablemente de 14 a 7 μl (Figura 6).

La concentración de néctar se mantuvo relativamente constante, mostrando dos picos, el primero a las 6:30 horas con un valor de 30° Brix y el segundo a las 12:30 con un valor de 28° Brix (Figura 6). El valor más bajo registrado fue de 11° Brix a las 14:30 horas (Figura 6).

Mediante observación directa, y con la ayuda de un microcapilar de 0.5 microlitros se observó que las flores de *F. formosa* no produjeron néctar durante la noche.

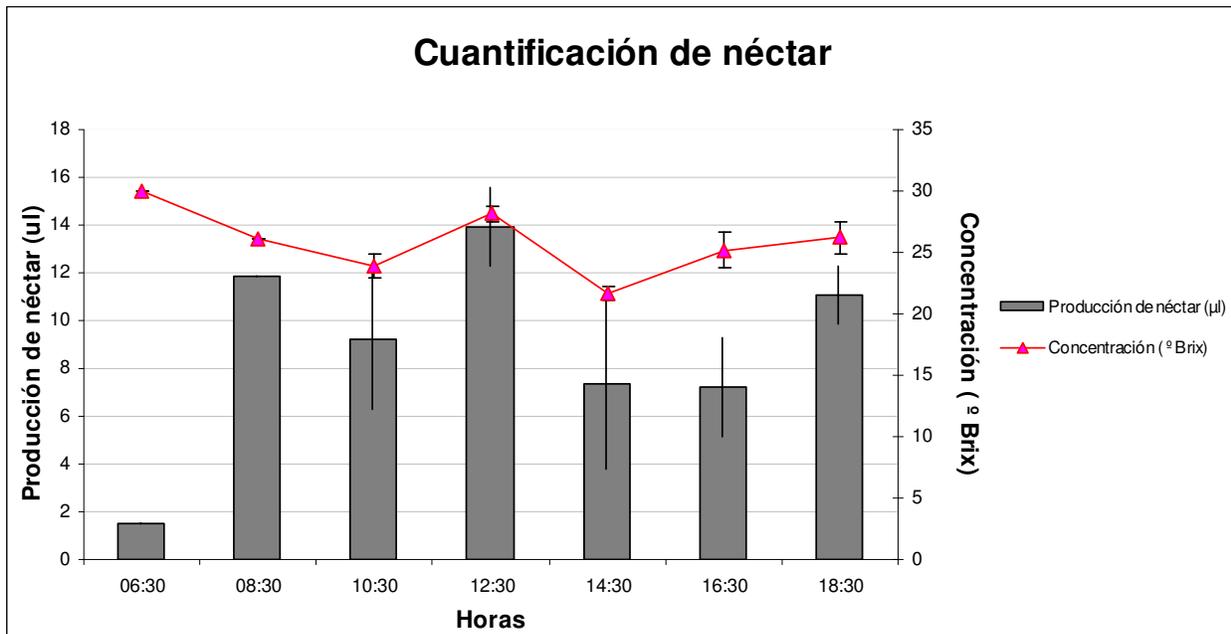


Figura 6. Cuantificación de néctar de *Fouquieria formosa* (n= 100).

Néctar y visitas florales

En el horario donde hubo menor producción de néctar, 6:30 y 10:30 am, los colibríes llevaron a cabo el mayor número de visitas (6 flores \pm 0.66), en cambio, en el pico de producción de la recompensa floral los colibríes visitaron menos flores (4 \pm 1.29) y en la horas de mayor temperatura ambiental cesó la actividad de los colibríes (Figura 7)

Respecto a la concentración de néctar, se registró que a las 6:30 horas el número de flores visitadas fue de 6 μ l \pm 0.66 con una concentración de néctar de 30°Brix, en el segundo pico de las 12:30 horas disminuyeron las visitas de los colibríes (Figura 8).

De acuerdo a la regresión lineal realizada, el número de flores visitadas no se relaciona con la cantidad de néctar producido por *Fouquieria formosa* (Figura 9); sin embargo existe relación entre el número de visitas y la concentración de néctar, siendo esta positiva y significativa (Figura 10).

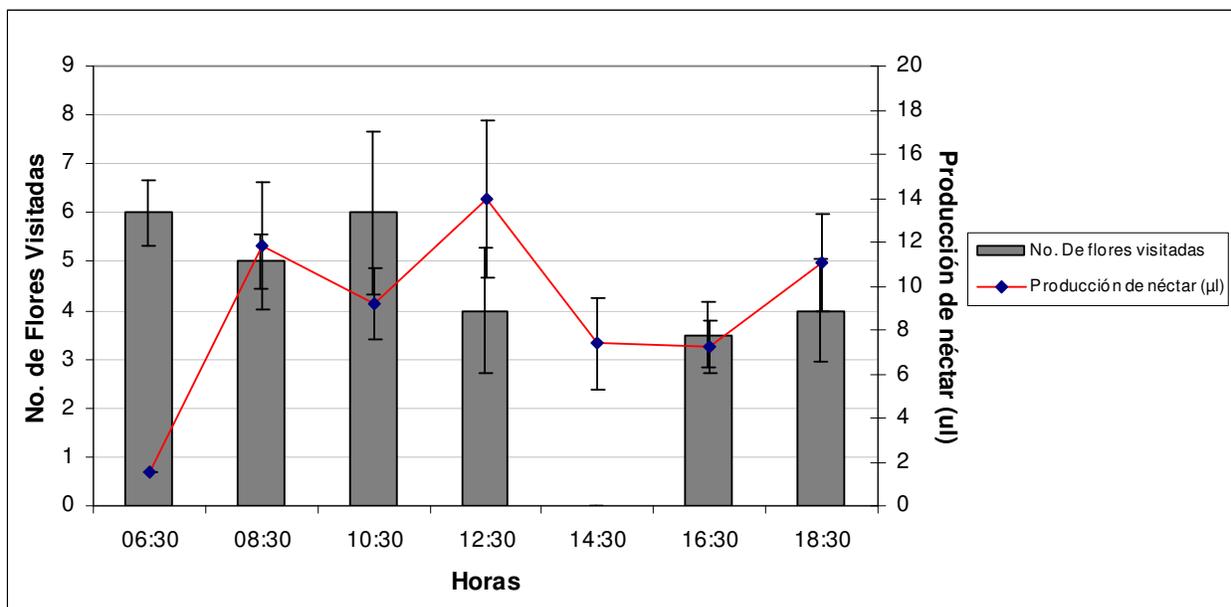


Figura 7. Número de flores visitadas por los colibríes en comparación con la producción de néctar (n= 100).

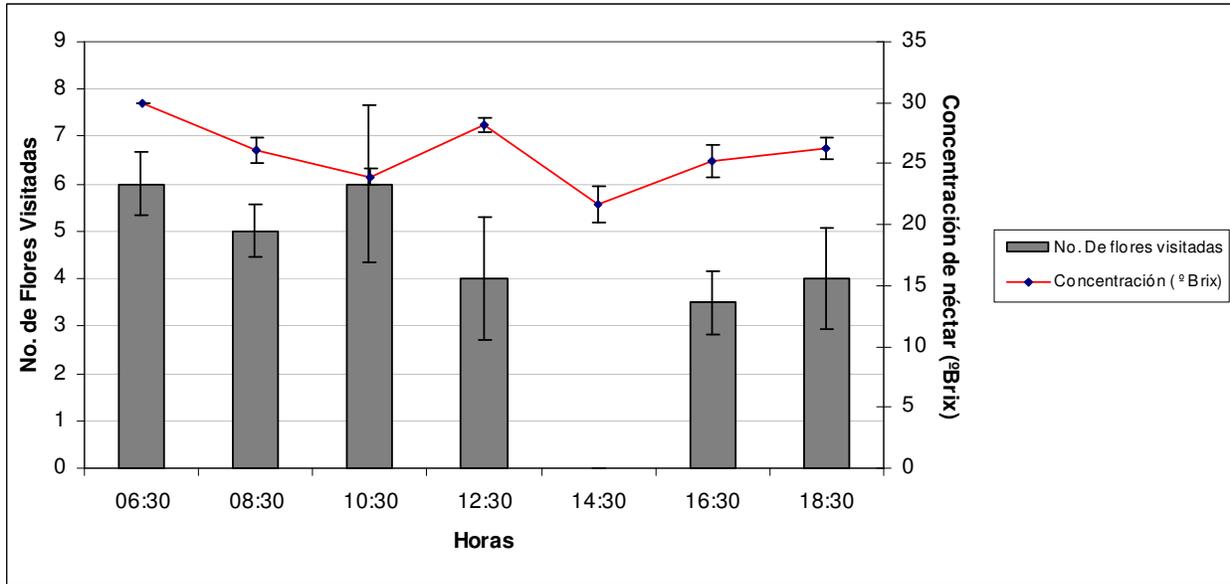


Figura 8. Número de flores visitadas por los colibríes en comparación con la concentración de néctar (n= 100).

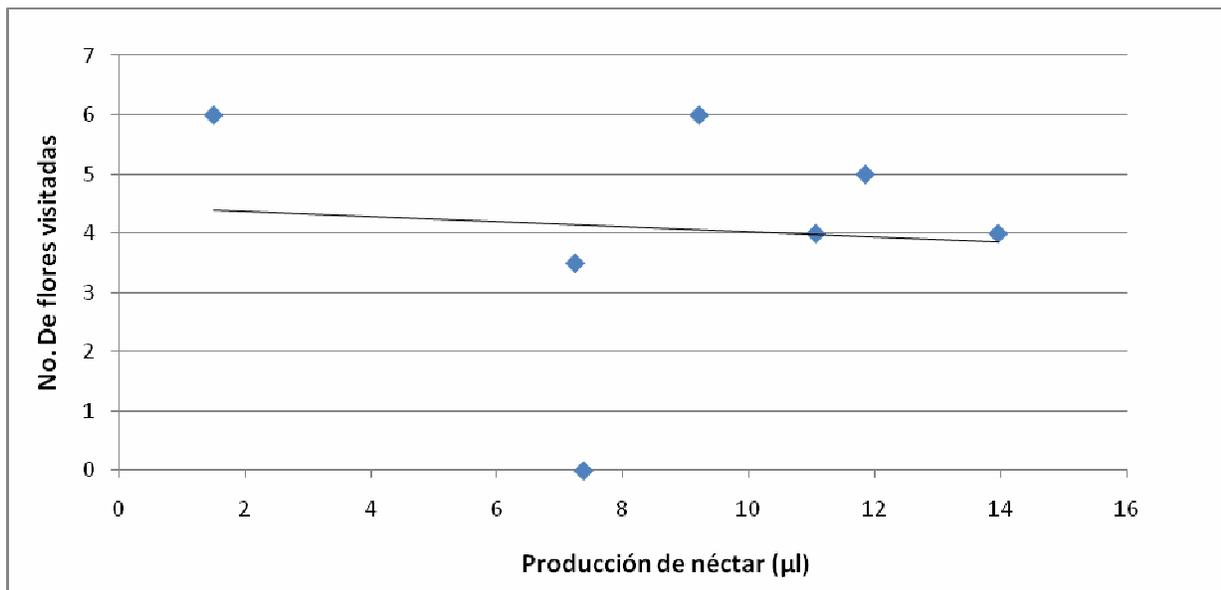


Figura 9. Número de flores visitadas por los colibríes en comparación con la producción de néctar. (n= 100) $Y = -0.043x + 4.457$ $R^2 = 0.007$.

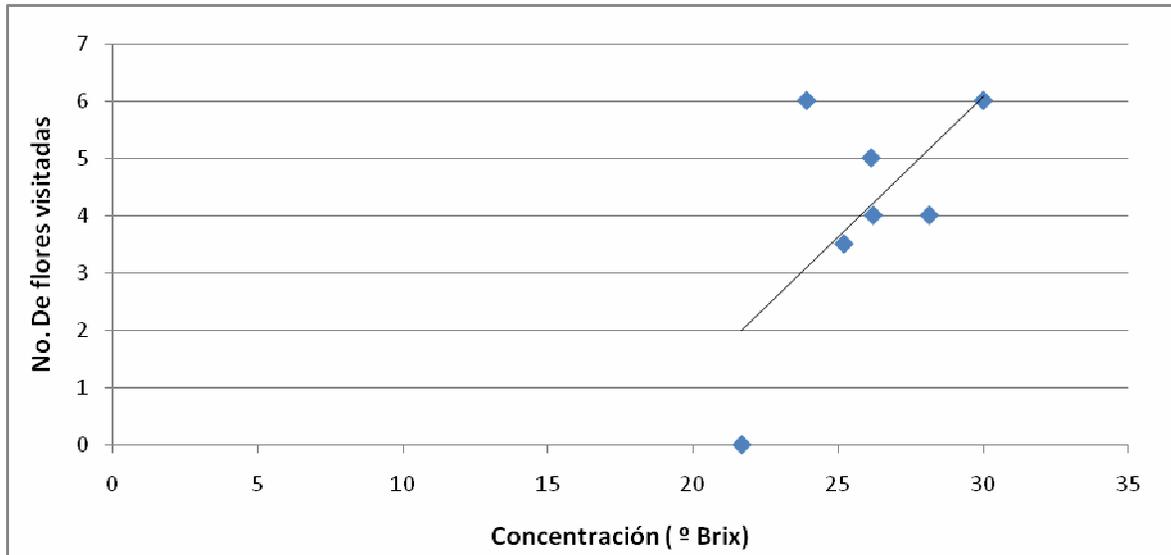


Figura 10. Número de flores visitadas por los colibríes en comparación con la concentración de néctar. (n= 100) $Y=0.861x+22.38$ $R^2=0.422$

c y d . Sistema reproductivo, desarrollo floral y eficiencia de polinización por colibríes

F. formosa posee flores hermafroditas con sistema reproductivo auto-incompatible y desarrollo protogínico, ya que el estigma está receptivo antes que el polen sea liberado; por lo tanto, la flor funciona primero como flor femenina y luego como flor masculina.

Se reconocieron cuatro fases durante la antesis de la flor: Fase I) el pistilo creció por arriba de las anteras; las anteras no presentaban dehiscencia (Figura 11); Fase II) el estigma comenzó a estar receptivo mientras que las anteras comenzaban a estar dehiscentes, sin embargo, no había contacto entre uno y otro (Figura 12); Fase III) el estigma continuó receptivo, mientras que los estambres crecían hasta alcanzar y algunos sobrepasar la altura del estigma, sin embargo, solamente algunas anteras estaban dehiscentes (Figura 13); Fase IV) el estigma ya no estaba receptivo y las anteras ya presentaban dehiscencia con una gran cantidad de polen, las anteras no dejaban de tener polen aún cuando la flor estuviera marchitándose (Figura 14).



Figura 11. Fase I de la antesis.



Figura 12. Fase II de la antesis



Figura 13. Fase III de la antesis



Figura 14. Fase IV de la antesis

En el Cuadro 2 se observa que en los tratamientos de autopolinización no manipulada y autopolinización manual todas las flores sometidas fueron abortadas. En el tratamiento de polinización cruzada manual se obtuvieron valores bajos de fruit-set y seed-set, 0.1212 y de 0.079 respectivamente, y el número de flores abortadas fue muy elevado. Del mismo modo en

el tratamiento de polinización por colibríes un alto número de flores fueron abortadas obteniendo valores bajos para el seed-set (0.35) y fruit-set (0.6). Por el contrario, el tratamiento control presentó un valor de 1 para el fruit-set y 0.75 para el seed-set; ninguna de las flores fue abortada.

La prueba de Tukey-Kramer ($P > 0.05$) demostró que entre los tratamientos de autopolinización no manipulada, autopolinización manual y polinización cruzada manual no se presentaron diferencias significativas, por el contrario en el control y tratamiento de polinización por colibríes si hubo diferencias significativas, siendo el control, el valor más alto.

Cuadro 2. Número promedio de frutos y semillas producidos por *F. formosa* en cada tratamiento de polinización ($F_{(2,7)} = 44.3922$ $p=0.001$). Los superíndices indican los grupos formados en cada tratamiento del seed-set por la prueba de comparación de medias Tukey-Kramer $P > 0.05$; tratamientos con distintas literales presentan diferencias estadísticamente significativas.

Tratamientos	Flores sometidas a tratamientos	Flores abortadas	Frutos	Fruit-set	# de semillas (media \pm EE)	Seed-set
Autopolinización no manipulada	25	25	0	0	0	0 ^c
Autopolinización manual	25	25	0	0	0	0 ^c
Polinización cruzada manual	33	29	4	0.1212	0.124 \pm 0.59	0.079 ^c
Tratamiento Control (Flores destapadas)	19	0	19	1	11.68 \pm 0.25	0.75 ^a
Polinización por colibríes	40	24	16	0.6	5.6 \pm 0.91	0.35 ^b

Número de capturas

Se capturaron 20 individuos a lo largo del muestreo (finales de octubre del 2006 a principios de marzo del 2007) pertenecientes a cuatro especies de colibríes: *Cynanthus sordidus* (Figura 15,19) con 12 individuos, *C. latirostris* (Figura 16,19) con tres, *Amazilia violiceps* (Figura 17,19) con cuatro y *Calothorax lucifer* (Figura 18,19) con un individuo capturado.



Figura 15. *Cynanthus sordidus*



Figura 16. *Cynanthus latirostris*



Figura 17. *Amazilia violiceps*



Figura 18. *Calothorax lucifer*

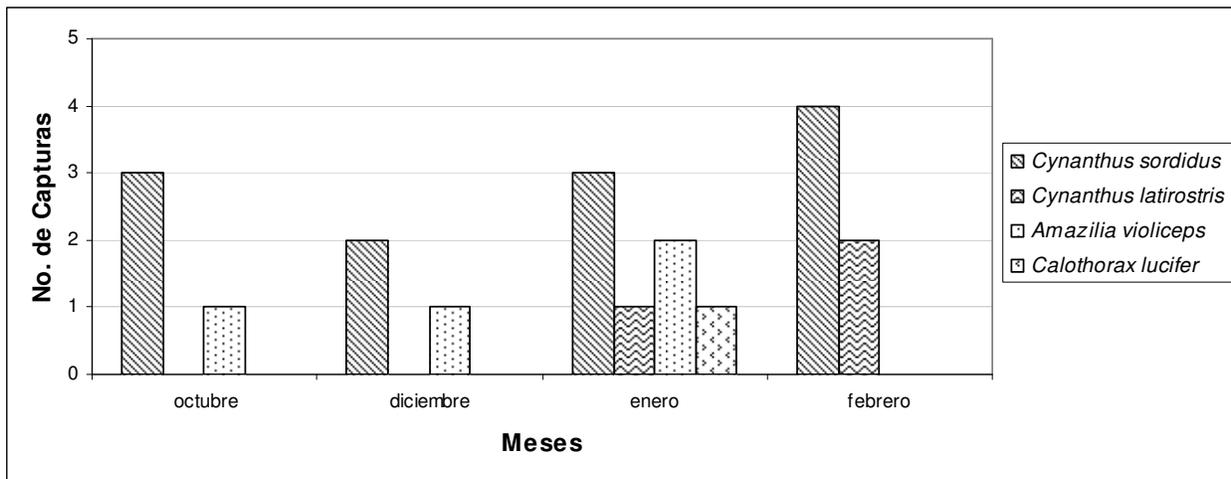


Figura 19. Número de capturas de colibríes de los meses de octubre 2006 a principios de marzo del 2007.

El mayor número de capturas se registró en el mes de enero, donde se capturó al único individuo de *Calothorax lucifer*, por el contrario, *Cynanthus sordidus* fue la especie que más se capturó a lo largo del muestreo.

Al revisar las laminillas con el polen extraído de los colibríes se constató que todos los individuos capturados presentaban polen de *F. formosa* (Figura 21 a y b), además de otras especies más de

plantas: *Ceiba aesculifolia* (Figura 22 a y b), *Euphorbia cymbifera* (Figura 23 a y b) *Cnidosculus tehuacanensis* (Figura 24 a y b) *Ipomoea conzattii* (Figura 25 a y b) *Psittacanthus calliculatus* (Figura 26 a y b) y una planta desconocida.

En el caso de *Calothorax lucifer*, no se le observó visitando las flores, sin embargo, en las muestras de polen extraídas presentó polen de *Fouquieria formosa*.

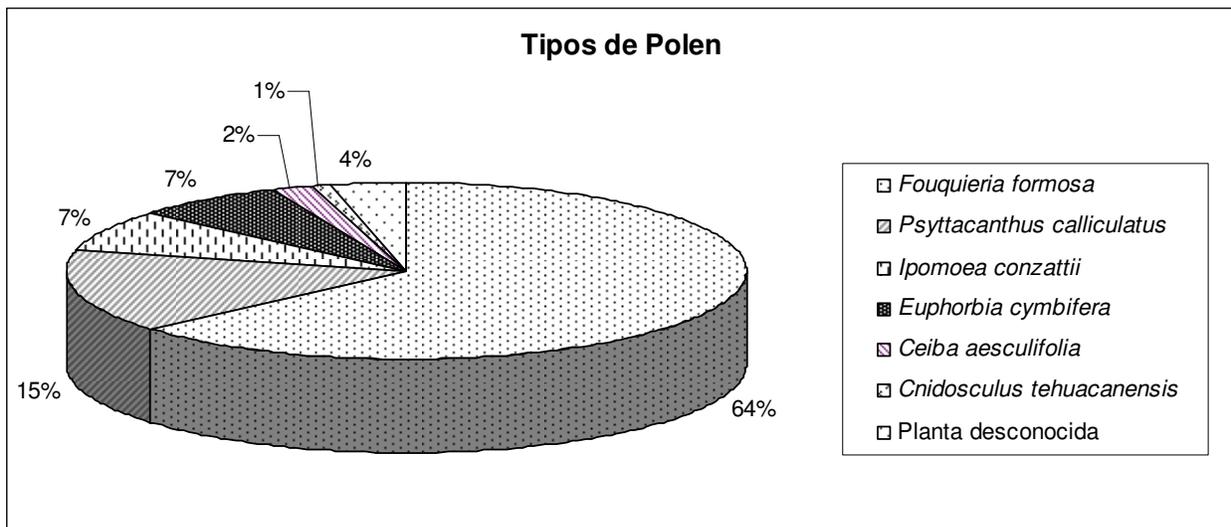


Figura 20. Porcentajes de polen obtenidos en las muestras de polen extraídas de las 4 especies de colibríes capturadas.



Figura 21 a. *Fouquieria formosa*

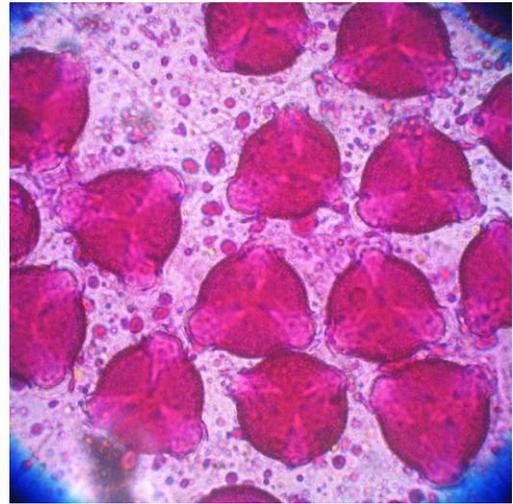


Figura 21 b. Muestras de polen de *F. formosa*



Figura 22 a. *Ceiba aesculifolia*

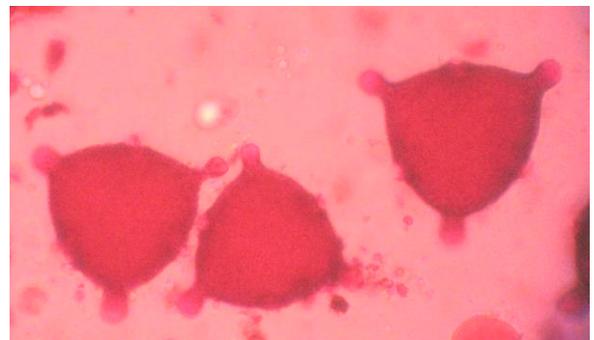


Figura 22 b. Muestras de polen de *C. aesculifolia*



Figura 23 a. *Euphorbia cymbíphera*

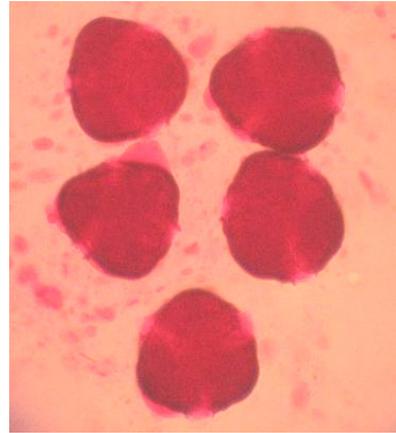


Figura 23 b. Muestras de polen de *E. cymbíphera*



Figura 24 a. *Cnidosculus tehuacanensis*

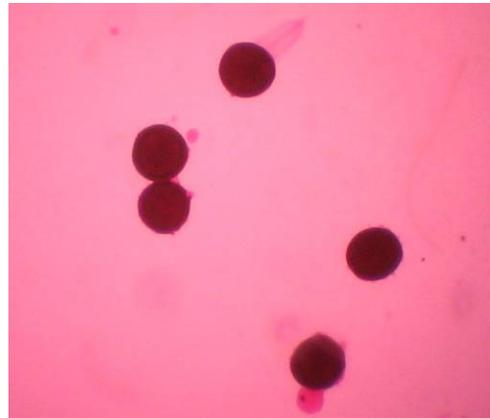


Figura 24 b. Muestras de polen de *C. tehuacanensis*



Figura 25 a. *Ipomoea conzattii*

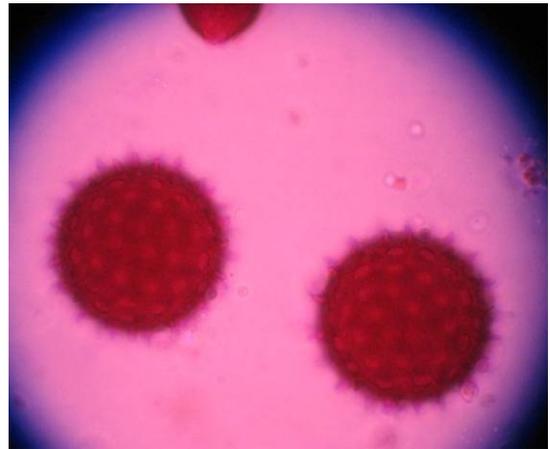


Figura 25 b. Muestras de polen de *I. conzattii*



Figura 26 a. *Psyttacanthus calliculatus*



Figura 26 b. Muestras de polen de *P. calliculatus*

Muestras de polen encontradas en los colibríes capturados.

e. Visitantes florales

Las flores de *Fouquieria formosa* fueron visitadas por tres de las cuatro especies de colibríes capturados: *Cynanthus sordidus*, *Amazilia violiceps* y *Cynanthus latirostris*, además de la calandria (*Icterus pustulatus*), y de invertebrados como hormigas de la especie *Camponotus rubritorax* (Figura 27) hormigas pequeñas (Figura 28), un arácnido de la Familia Araneae (Figura 29) y escarabajos que no fue posible identificar.

Respecto a los registros de las visitas de los invertebrados, se observó que los individuos de la especie *Camponotus rubritorax* se introducían en la corola de las flores para alimentarse del néctar, pero en ningún momento hicieron contacto con las partes reproductivas de la flor. A las hormigas de coloración negra nunca se les observó visitando las flores, sino que previo a la antesis, recorrían los botones florales, donde se alimentaron de las gotas de néctar que salían por el ápice; ninguna de las hormigas presentó polen en el cuerpo.

Durante el muestreo se constató que en la parte interior de la corola y a la altura del nectario había escarabajos en las pilosidades de la base de los estambres, que posiblemente se alimentan del néctar de la flor.

En cuanto a visitas nocturnas se refiere, se observó a un arácnido construyendo su telaraña en la entrada de la corola.

En el caso de los vertebrados, se observó a *Icterus pustulatus* (Figura 30) perchado en la rama, a un costado de la inflorescencia, picoteando una de las flores a la altura del nectario; en ningún momento tuvo contacto con las anteras o el estigma de la flor.



Figura 27. Hormiga *Camponotus rubritorax*



Figura 28. Hormigas visitando las flores y botones de *F. Formosa*



Figura 29. Araña de la Orden Araneae



Figura 30. *Icterus pustulatus*

Conducta de Forrajeo

Se realizaron un total de 16 horas efectivas de observaciones en las que se registraron un total de 110 visitas legítimas de *Cynanthus sordidus*, seguido de *Amazilia violiceps* con 23, *Cynanthus latirostris* con ocho e *Icterus pustulatus* con dos visitas ilegítimas (Cuadro 3), donde se registró un tiempo promedio máximo de visita de 40 segundos por parte de *C. sordidus*.

Cuadro 3. Número de flores visitadas por los colibríes y tiempos promedio de visitas de los meses de octubre 2006 a enero del 2007

	Número de Flores Visitadas	Tiempo mín. de visita seg.	Tiempo máx. de visita	Promedio de visita \pm E.E
<i>Cynanthus sordidus</i>	110	2	40	14 \pm 2.92
<i>Amazilia violiceps</i>	23	10	27	18.8 \pm 3.45
<i>Cynanthus latirostris</i>	8	8	16	10.75 \pm 2.71

Como se muestra en el cuadro 3, *Cynanthus sordidus* fue la especie que mayor número de flores visitó y a su vez es la que invirtió mas tiempo en cada visita, los resultados anteriores sugieren que *C. sordidus* podría ser la especie que más contribuye a la polinización de las flores, ya que, en cada una de las flores visitadas era evidente que estas tres especies de colibríes introducían el pico en la corola quedando la cabeza en contacto total con las partes reproductivas de la flor (estigma y anteras).

Durante los periodos de observación se registraron encuentros agresivos entre *las especies de colibríes*, hubo despliegues mutuos de agresividad pero sin un resultado claro, pues los contendientes seguían forrajeando en las flores de *Fouquieria formosa* pero en distintos tiempos: al parecer, mantuvieron rutas de forrajeo distintas y hubo agresión cuando estas se cruzaron.

DATOS MORFOMÉTRICOS

Las medidas morfológicas tanto de la corola como del pico de los colibríes, se ajustan perfectamente para que cuando el colibrí visite la flor este introduzca el pico y a su vez quede en contacto con el estigma y estambres de la flor (Cuadro 4) (Figura 31 y 32).

En el cuadro 5 se muestran las medidas morfológicas de *Cyananthus sordidus*, *Cyananthus latirostris*, *Amazilia violiceps*, *Calothorax lucifer*.

Cuadro 4. Morfología de *F. formosa* (n=30) comparada con las medidas de culmen expuesto y amplitud de la base del pico de sus visitantes.

	Culmen expuesto mm	Comisura del pico mm
<i>C. sordidus</i>	21.61±1.13	12.76±6.75
<i>C. latirostris</i>	20.93±0.4	5.66±0.66
<i>A. violiceps</i>	20.45±0.62	5.275±0.11
<i>C. lucifer</i>	18.5	4.7

Longitud de la corola mm	Longitud del caliz mm	Amplitud de la corola mm
22.75±0.1051	9.41±0.1569	54.58±0.0292

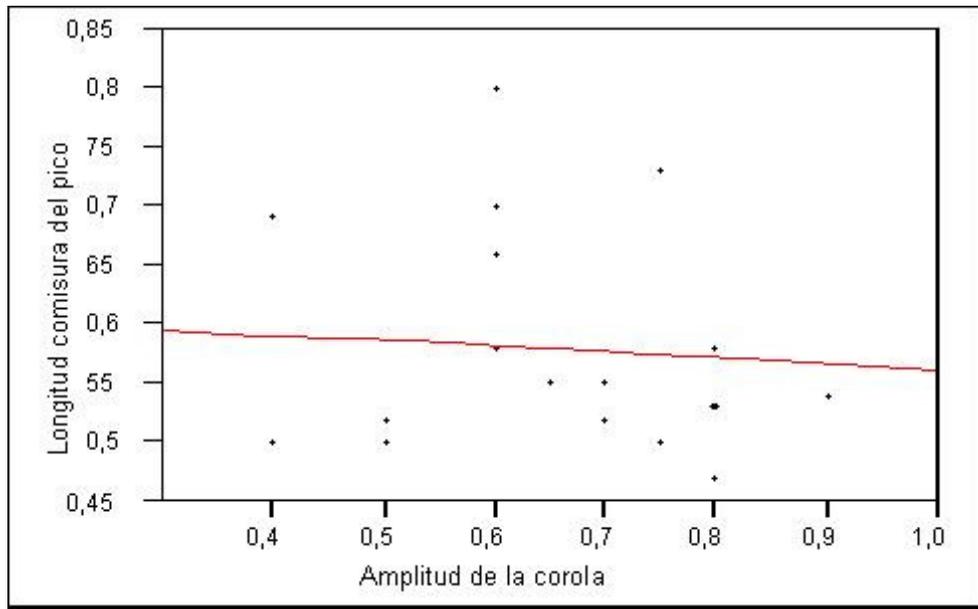


Figura 31. Amplitud de la corola en comparación con la longitud de la comisura del pico. $R^2= 0.006$

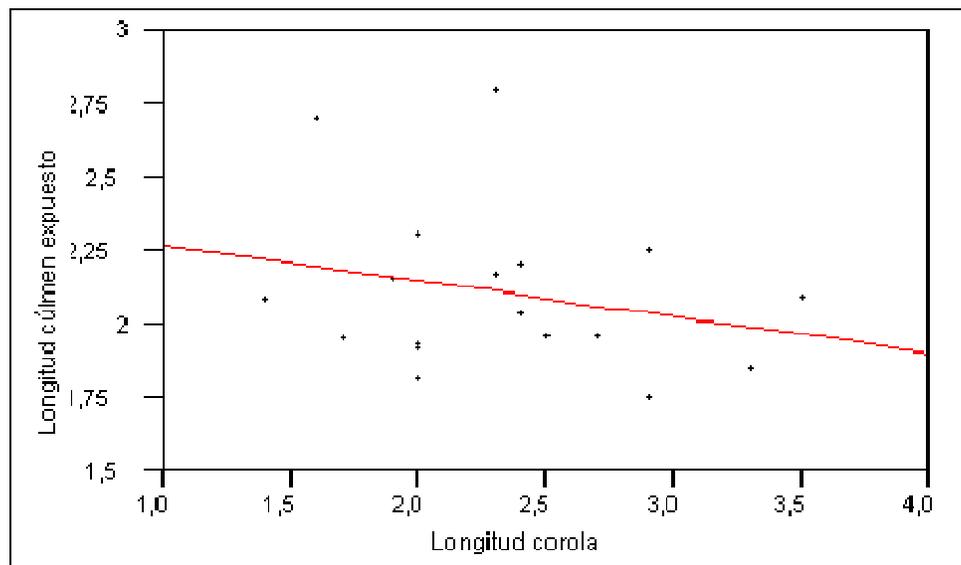


Figura 32. Longitud de la corola en comparación con la longitud del culmen expuesto. $R^2= 0.0613$.

Cuadro 5. Medidas morfológicas de **C.s.**= *Cyananthus sordidus*, **C.l.**= *Cyananthus latirostris*, **A.v.**= *Amazilia violiceps*, **C.l.**= *Calothorax lucifer*. Muda: (**Ca**=Cabeza, **Ap**= Plumas primarias en las alas, **C**=Cuello).

Especie	Culmen expuesto (mm)	Comisura del pico (mm)	Largo de la Cola (mm)	Longitud del ala (mm)	Peso (gr)	Muda				Reproducción
						Oct.	Dic.	Ene.	Feb.	
C. s	21.61±1.13	12.76±6.75	28.28±1.27	55.36±2.5	4.75±0.65	Ca, Ap	Ca, T	---	Ca, Ap, C	-----
C. l.	20.93±0.4	5.66±0.66	25.63±1.26	55.53±0.73	3.93±0.28	x	X	Ca	Ca, Ap, C	-----
A. v.	20.45±0.62	5.275±0.11	29.17±1.15	45.03±12.82	4.11±0.49	---	--	Ca, Ap	T	-----
C. lucifer	18.5	4.7	24.9	40	2.5	x	x	Ca, Ap	X	-----

Discusión

Fouquieria formosa es una planta con flores anaranjado-rojizas de dehiscencia diurna y desarrollo protogínico, las cuales son visitadas por *Cynanthus sordidus*, *C. latirostris*, *Amazilia violiceps*, *Calothorax lucifer*, *Icterus pustulatus* y *Camponothus rubritorax*, siendo los principales polinizadores los colibríes, los cuales presentaron el mayor valor de seed set en los tratamientos de polinización.

Los resultados obtenidos sugieren que las flores de *F. formosa* presentan un sistema de cruzamiento autoincompatible, pues el seed set del experimento de autopolinización no manipulada y autopolinización manual tuvieron un valor de cero, mientras que en el experimento de polinización por colibríes se obtuvo un valor de 0.35; esto coincide con lo reportado por Sortibrán (2007) y Maldonado (2003) para otras dos especies de la familia Fouquieriaceae, en las cuales las flores presentan autoincompatibilidad. Estudios muestran que el grado de autoincompatibilidad se presenta dependiendo del grado de densidad y de asilamiento de las poblaciones: en poblaciones de altas densidades, como es el caso de la especie de estudio, la presencia de polinizadores aumenta, promoviendo la polinización cruzada entre las flores (Beattie, 1976; Feinsinger *et al.*, 1991; Maurawski y Hanrik, 1992). Aunado a esto se ha propuesto que la protoginia es una manera de evitar la autopolinización, ya que el momento de liberación del polen no coincide con el momento en que el estigma está receptivo (Scout, 2008).

Dentro del área de estudio, *F. formosa* se encuentra formando parches muy conspicuos, llamados Fouquieriales (Valiente-Banuet *et al.*, 2009), y representa un recurso de gran importancia para la comunidad de colibríes. Por ejemplo, en un área de 0.2 ha se tienen aproximadamente 26 plantas que producen desde 10,000 hasta 110,000 flores en su periodo de floración. Por lo que los polinizadores como los colibríes, son atraídos por estas altas densidades de flores, siendo eficientes vectores de polen y promoviendo una alta tasa de entrecruzamiento (Windén, 1993; Ghazoul, 2005). Aunque las flores producen néctar en cantidad y

concentraciones de azúcares variables, los valores caen dentro de los rangos identificados como preferidos por los colibríes por diferentes autores quienes reportan que las concentraciones promedio para las flores utilizadas por colibríes están alrededor del 21 % con un rango de entre 12% y 29% (Baker, 1975; Cruden *et al.*, 1983; Arizmendi, 1987; Pyke y Waser, 1981).

Diversos autores (Cruden *et al.*, 1983; Bolten *et al.*, 1979; Stiles, 1981) proponen que las variaciones del néctar son parte de las estrategias de la planta para promover que el colibrí visite varias flores para obtener suficiente energía y así la planta obtiene mayor probabilidad de ser polinizada de manera cruzada. Asimismo, se ha demostrado que el néctar producido por las plantas parece ser una inversión costosa ya que constituye hasta el 36 % del presupuesto diario de carbono de una planta (Pyke y Waser, 1981). Por esta razón se ha postulado que las flores de colibríes han evolucionado hacia una forma tubular y larga para limitar el acceso sólo a los polinizadores legítimos (Arizmendi *et al.*, 1996). Relacionado a lo anterior, *F. formosa* posee una corola cuya morfometría coincide con la de los picos de sus visitantes (*Cyananthus sordidus*, *C. latirostris*, *Amazilia violiceps* y *Calothorax lucifer*), por lo cual estos pueden aprovechar mejor el néctar, como lo estableció Stiles (1981), quien afirma que el ajuste del pico a la corola es más importante al explotar flores tubulares, ya que debe tener la longitud adecuada para alcanzar el néctar y permitir que el polen se ubique en la parte específica del ave que promueva su depositación en las partes reproductivas de la siguiente flor visitada. En cada una de las flores visitadas era evidente que tanto la cabeza de *Cyananthus sordidus*, *Cyananthus latirostris* y *Amazilia violiceps* quedaban en contacto total con el estigma y las anteras.

Por el contrario, los invertebrados y la calandria *Icterus pustulatus* actúan como visitantes ilegítimos. Ríos *et al.* (2004) reportaron a *Camponothus rubritorax* como una especie con hábitos de forrajeo generalistas, de igual forma, *Icterus pustulatus* (calandria) es considerado como una especie omnívora (Schondube y Martínez del Río, 2004), lo que sugiere que las especies aprovechan el recurso sin contribuir a la polinización, probablemente disminuyendo la cantidad de néctar disponible para los visitantes legítimos.

Respecto a las especies de colibríes capturados, se obtuvo que *Cynanthus sordidus* es la especie residente más abundante. Arizmendi y Valiente-Banuet (2006) la registraron como especie común y muy abundante dentro de la Reserva del Valle de Tehuacán- Cuicatlán. De igual forma, *C. latirostris* está registrada como una especie residente común y abundante que realiza extensos movimientos locales dentro de la reserva, siguiendo la floración de las plantas (Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006). *Amazilia violiceps*, una especie poco común y muy móvil, que también se caracteriza por seguir la floración de las plantas. *Calothorax lucifer* presenta bajas densidades, lo cual puede deberse a que es una especie migratoria que en invierno se reproduce en tierras interiores desde Nayarit hasta Jalisco, llegando al Eje Neovolcánico (Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006). Su captura en el mes de enero coincide con el pico de floración de *Fouquieria formosa*, donde se contabilizó el mayor número de flores a lo largo del muestreo.

Estas especies de colibríes actúan con hábitos de forrajeo generalistas, ya que aprovechan la disponibilidad de néctar de otras especies de plantas en la zona, tales como: *Euphorbia cymbifera* (Jaimes, 2008), *Ceiba aesculifolia*, *Ipomoea conzattii*, *Psittacanthus calliculatus*, *Cnidosculus tehuacanensis*, y de una planta desconocida. Sin embargo, el alto porcentaje de *F. formosa* (61%) obtenido en las muestras de polen revisadas, nos indica que representa un recurso de gran importancia para los colibríes, ya que en un ambiente tropical árido y semiárido fuertemente estacional, como lo es la zona de estudio, las aves tienden a adoptar estrategias de alimentación más generalistas ante la limitación en la producción y disponibilidad de los recursos (McArthur y Pianka en Vázquez 2007). Su estrategia de forrajeo no territorial, siguiendo rutas, puede ser muy costosa para plantas protogínicas, promoviendo el movimiento extensivo entre arbustos e inflorescencias en diferentes etapas de desarrollo.

Es evidente la importancia que tienen los colibríes para la polinización de *Fouquieria formosa*, ya que en el período del estudio fueron los únicos que la polinizaron, siendo *Cynanthus sordidus* la especie que más visitó las flores y por el contrario los insectos y otros vertebrados actuaron como robadores de néctar. Sin embargo, por el alto número de semillas producidas en el

tratamiento control, no se descarta la posibilidad de que existan polinizadores nocturnos, como esfíngidos, que contribuyen a la polinización de la especie, por lo anterior, se recomienda para futuros estudios realizar observaciones focales además de tratamientos de exclusión nocturnos.

Por ultimo el alto número de flores abortadas en el tratamiento de polinización cruzada y tratamiento de polinización por colibríes se debió a que posiblemente durante el proceso de embolsamiento se perdió parte del polen disponible o incluso que el material del que están hechas las bolsas acumuló mucho calor provocando que las flores se secaran (Waser, 1979).

CONCLUSIONES

- *Fouquieria formosa* posee un sistema de cruzamiento autoincompatible.
- *Las flores* presentan características asociadas a la ornitofilia y desarrollo protogínico.
- *F. formosa* presenta un sistema de polinización especialista, siendo los colibríes los que contribuyen con la producción de semillas.
- *Cynanthus sordidus* es la especie de colibrí más abundante y que más tiempo invierte en sus visitas florales, por lo que podría ser el polinizador más eficiente de la especie de estudio.
- *F. formosa* representa un recurso muy importante para la alimentación de los colibríes en la zona de estudio.

LITERATURA CITADA

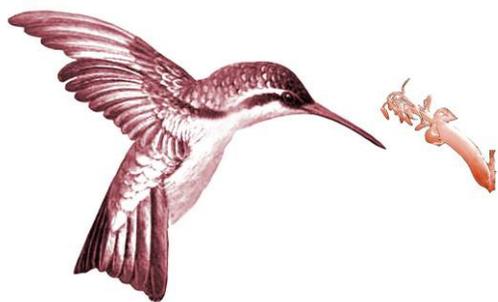
- Arizmendi, M.C. 1987. Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chamela, Jalisco. *Tesis de Licenciatura*. UNAM. México.
- Arizmendi, M. C. y J. F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and Their Floral Resources in a Tropical Dry Forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180.
- Arizmendi, M.C. y Valiente-Banuet, A., 2006. *Aves de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán*. México. pp. 60-63.
- Arizmendi, M.C.; Domínguez, C. A.; Dirzo, R. 1996. The role of a fan avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10 119-127.
- Baker, E.W. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7(1):37-41.
- Beattie, A.J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pacific Entomologist* 47:82.
- Beattie, A. J. 1976. Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. *Oecologia* 25: 291–300.
- Bolten, B.A., Feinsinger P., Baker, H. y Baker, I. 1979. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia* 41:310-304.

- Cruden, R.D., S.M. Hermann, S. Peterson. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En B. Bently y E. Thomas (Eds.). *The biology of nectaries*, pp. 80-125.
- Ezcurra, E.; Medina, L. 1997. Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. Fascículo 18. Fouquieriaceae. *Universidad Nacional Autónoma de México*. México.
- Faegri, K. y L. Van Der Pijl. 1966. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Feinsinger, P., H. M. Tiebout III, y B. E. Young. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72: 1953–1963.
- Ghazoul J. 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Revision*. 80: 413-443.
- Gutiérrez, A. y S. Rojas. 2001. *Dinámica anual de la interacción colibrí- flor, en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional de Colombia.
- Henrickson J. 1967. Pollen morphology of the Fouquieriaceae. *Aliso* 6: 137–160.
- Henrickson J. 1972. A taxonomic revision of the Fouquieriaceae. *Aliso* 7: 439–537.
- Howell, S. N. y S. Webb. 1995. A guide to the Birds of México and Northern Central America. Oxford University Press. New York, USA. 851p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1984. Carta de Uso de suelo y vegetación E14-9 Oaxaca. Escala 1:250 000. México.

- Jaimes G., A. 2008. *Efecto de los ladrones de néctar (Acari:Ascidae: Mesostigmata) sobre la biología reproductiva de Euphorbia cymbifera (Schltdl) V.W. Steinm 2003*, en Santa Maria Tecomavaca, Oaxaca. Tesis Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacalas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Johansen D. A. 1936. Morphology and embryology of Fouquieria. *American Joournal of Botany* 23: 95–99.
- Khan R. 1943. The ovule and embryo sac of Fouquieria. *Proceedings of Natural. Institute of Science India* 9: 253–256.
- Maldonado, B.G. 2003. *Biología reproductiva de Fouquieria macdougalli en el Desierto Sonorense*. Tesis de licenciatura. CESUES. México, Sonora.
- Maurawski, D.D., Hamrick, J.L., 1991. The effect of density flowering individuals on the mating system of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174
- Nash, V. G. 1903. A Revision of the Family Fouquieriaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, Vol. 30, No. 8 pp. 449-459.
- Pérez-Negrón, E.; Casas, A. 2007. Use, extraction rates and spatial availability of plant resources in the Tehacán- Cuicatlán Valley, México: The case of Santiago Quiotepec, Oaxaca. *Journal of Arid Enviroments* 70: 356-379.
- Pyke G.H. y N.M. Waser. 1981. The production of dilute Nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13(2): 260-270.

- Ríos C. L.; Valiente B. A.; Rico G. V. 2004. Las hormigas del Valle de Tehuacán (HYMENÓPTERA: FORMICIDAE): una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 20(1):37-54.
- Rodríguez-Flores, C.I.; G.Stiles. 2005. Análisis Ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaetornidae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana* 3: 7-27.
- Salazar, J. M. 2001. Registro de guacamaya verde (*Ara militaris*) en los cañones del Río Sabino y Río Seco, Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México. *Huitzil* 2(2): 18-20.
- Schondube, J.E.; Martínez del Río, C. 2004. Sugar and protein digestion in flowerpiercers and hummingbirds: a comparative test of adaptative convergence. *Journal of Comparative Physiology Botany* 174:263-273.
- Snow, D.W. 1981. Coevolution of birds and plants. In: *The Evolving Biosphere* (P.L Forey ed.) British Museum Natural History Cambridge University Press.
- Sortibrán M., R. L. 2007. *Evaluación del estatus poblacional de Fouquieria purpusii especie endémica del Valle de Tehuacán*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal.
- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 323-351.
- Scout A. B. 2008. Dichogamy in flowering plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* 5:23-57.

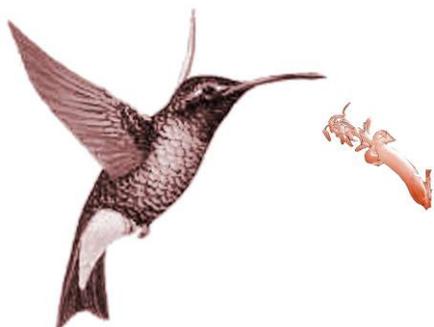
- Valiente-Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:99-104.
- Valiente-Banuet, A.; Casas, A.; Alcántara, A.; Dávila, P.; Flores-Hernández, N.; Arizmendi, M. C.; Villaseñor, J. L.; Ortega, R.J. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:24-74.
- Valiente-Banuet, A.; Solís, L.; Dávila, P.; Arizmendi, M. C.; Silva P., C.; Ortega-Ramírez, J.; Treviño C., J.; Rangel-Landa, S.; Casas, A. 2009. *Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México, pp 66-67.
- Vázquez, R.L.D. 2007. *Descripción de la comunidad de aves de la selva baja caducifolia y su relación con la estructura del hábitat en Santa María Tecomavaca, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura. FES-Iztacala. UNAM. 89p.
- Waser, N. M. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecología* 39:107-121.
- Widén, B. 1993. Demographic and effects genetic son reproduction as related to population size in a rare perennial herb. *Senecio integrifolios* (Asteraceae). *Biological Journal of Linnean Society* 50: 179-195.
- Williamson, S.L.2001. A field guide to hummingbird of North America. Houghton Mifflin Company, New York, N.Y. 257p.
- Zamudio, S. 1995. Flora del Bajío y regiones adyacentes. Fouquieriaceae. Fascículo 36. *Instituto de Ecología A.C.*



Cynanthus sordidus



Amazilia violiceps



Cynanthus latirostris



Calothorax lucifer

Figura Morfología de *Fouquieria formosa* comparada con las especies de colibríes registradas.