

21-50

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

BIOLOGIA FLORAL DE MANFREDA BRACHYSTACHYA (Cav.)

Rose EN EL PEDREGAL DE SAN ANGEL MEXICO, D. F.

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I O L O G O

P r e s e n t a :

LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

México, D. F.

1983



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.

Se estudió la biología reproductiva de Manfreda brachystachya (Cav.) Rose, una amarilidacea cercana a los magueyes (Agave spp.).

M. brachystachya es una planta muy abundante en el Pedregal de San Angel, C. U., D. F. México.

Se encontró que las flores de Manfreda brachystachya duran activas varios días y son fuertemente protándricas: las flores de un día de edad son masculinas, las de dos y tres días son femeninas. Las flores de un día son las que producen más néctar.

Todas las otras características de la flor (color, forma, estructura, características del néctar y del polen), corresponden bastante bien al síndrome de polinización por murciélagos. Gran cantidad de animales visitan las flores (moscas, mariposas diurnas y nocturnas, colibríes, aves percheras, murciélagos) pero los principales polinizadores parecen ser los murciélagos (Leptonycteris verbabuena), aunque otros animales pueden ser polinizadores secundarios (colibríes, mariposas nocturnas).

Las flores son autocompatibles, pero se requiere de animales polinizadores para que se produzca semilla. La mayor producción de frutos se da en flores de dos días de edad. Los visitantes responden a la densidad de flores, y esto genera diferencias en la producción de frutos en distintos lugares.

Se trabajó en dos lugares dentro del Pedregal de San Angel, y se encontraron fuertes diferencias fenotípicas en varios caracteres, vegetativos y reproductivos, sin embargo las diferencias se considera que son principalmente fenotípicas, debido a la cercanía entre los dos sitios y a la gran movilidad de los polinizadores.

Presentación y Agradecimientos.

Manfreda brachystachya es una amarilidacea intimamente relacionada con los magueyes (Agave spp.). Como ellos es muy abundante en el centro de México. Los dos géneros presentan una floración llamativa, pero Manfreda, a diferencia de la mayoría de los agaves, es iterópara, un individuo presenta varios eventos reproductivos en su vida.

Es muy poco lo que se conoce de la biología de Manfreda, y además de las revisiones taxonómicas de Rose (1903) y Berger (1915), solo existe un trabajo de Verhoek (1978) sobre sus usos.

Se trabajó con Manfreda brachystachya debido a que es una planta muy abundante en el Pedregal de San Angel, y porque las características de la planta y la flor permitían hacer un buen estudio de la biología y ecología de la población y prometían aportar datos interesantes sobre su reproducción y la polinización por murciélagos.

La tesis esta estructurada en seis capítulos más cuatro apéndices. El primer capítulo es una introducción al tema de la polinización, y se presenta una revisión del "síndrome" de polinización por murciélagos. En el segundo capítulo se dan los objetivos del trabajo y una descripción detallada del sitio y especie de estudio. El trabajo experimental se divide en tres capítulos: en el tercero se presentan datos sobre la historia natural de la flor, como la producción de nectar, movimientos florales, los visitantes, etc; en el cuarto capítulo, se proporcionan datos sobre el sistema reproductivo, como receptividad de la flor, autocompatibilidad, producción de frutos y semillas; en el capítulo quinto se exploran algunos aspectos poblacionales de la reproducción, como cuantas plantas se reproducen y como, cuantas flores se producen, cuales producen frutos y porqué etc. El último capítulo son las conclusiones generales del trabajo. En los apéndices se presentan: un análisis teórico de los requerimientos energéticos de los visitantes, un análisis de las relaciones entre altura de la inflorescencia y su costo, unos dibujos de los visitantes y un glosario de términos usados en el trabajo.

Por otra parte quiero agradecer a todas las personas que de una manera u otra hicieron posible la realización de esta tesis, y principalmente: A mis padres, por todo. A Alberto Búrquez Montijo, director de esta tesis. A los sinodales: Dr. Daniel Piñero, M. en C. Julia Carabias, Dr. Rodolfo Dirzo y M. en C. Gerardo Ceballos, por la cuidadosa revisión y por sus críticas. Al Dr. Sarukhan por la facilidades prestadas. A la M. en C. Irma Rosas y a S. Arsac del Centro de Ciencias de la Atmósfera, C.U. A Manuel Gonzalez Baños de Instituto de Biología, C.U., que ayudó en la transcripción de la tesis. A Hector Arita, Rodrigo Medellín y Carlos Alvarez que colectaron a los murciélagos. A Martha Ramírez por la ayuda con los ejemplares de herbario. A Verónica Guarner. A Silke Cram, Anita

Noguez, Margarita Ojeda, Clementina Equihua, Fidel y Andrés que me acompañaron a los sitios de trabajo. A los miembros del laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias especialmente a Alejandro Martínez Meña. A Fernando Alvarez y a Juan Nuñez por la lectura cuidadosa del manuscrito. A todos los compañeros del Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología, especialmente a Carlos Martínez del Rio por sus ideas y discusiones y a Angelina Martínez por habernos soportado tanto. En general a todos mis compañeros de la Facultad de Ciencias. Particularmente quiero darle las gracias a Mardocheo Palma, que me ayudo en todas las etapas del trabajo. Y por supuesto a Valeria Souza a la que esta tesis le debe tanto, autora de la mayoría de los dibujos.

Este trabajo fue realizado en el Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología, C. U. , UNAM, bajo la dirección de José Alberto Búrquez Montijo, entre los meses junio de 1982 y octubre de 1983.

INDICE:

Resumen.....	I
Presentación y agradecimientos.....	II
Indice.....	IV
Capítulo Uno: Introducción.	
I) Polinización.....	1
II) Biología floral.....	4
III) Sistemas de polinización nocturna y quiropterofilia.....	5
Capítulo Dos: Objetivos. El organismo y el sitio de estudio.	
I) Objetivos.....	12
II) <u>Manfreda brachystachya</u>	12
III) El Pedregal de San Angel.....	16
Capítulo Tres: Historia natural de la flor de <u>Manfreda brachystachya</u>	
I) Introducción.....	19
II) Material y métodos.....	19
III) Resultados.....	21
IV) Discusión.....	30
Capítulo Cuatro: Sistemas reproductivos.	
I) Introducción.....	33
II) Material y método.....	33
III) Resultados.....	35
IV) Discusión.....	38
Capítulo Cinco: Aspectos poblacionales de la reproducción	
I) Introducción.....	40
II) Material y método.....	40
III) Resultados.....	40
IV) Discusión.....	54
Capítulo Seis: Conclusiones.....	58
Apéndice I: Energética de los visitantes.....	60
Apéndice II: Costo de la inflorescencia.....	62
Apéndice III: Los visitantes.....	63
Apéndice IV: Glosario.....	65
Literatura citada.....	67

Capítulo Uno : Introducción General.

I) Polinización.

Una flor se define como "una colección de órganos esenciales, de estambres, pistilos o ambos, con cubiertas protectoras" (Percival, 1969), pero las llamativas estructuras en las que pensamos al oír la palabra "flor" por lo general tienen como objetivo atraer a los animales, los cuales van a ser utilizados para llevar a cabo la polinización recibiendo por esto generalmente una recompensa.

El hombre siempre se ha sentido atraído por las flores, como lo demuestra el que se hayan encontrado restos de flores en tumbas del hombre de Neandertal (Solecki, 1971, 1975, en Leepik, 1977), y las representaciones iconográficas de ellas que nos han llegado de todas las culturas.

El estudio de la polinización de las flores, llamado biología floral por Knuth (1894), ecología de la polinización por Faegri y van der Pijl (1966), florocología por Leepik (1977), o antecología por Baker (1979), tiene una larga historia: Linneo (1707-1778) comprendió la importancia de las flores y sus partes y basó su división del reino vegetal en ellas. J. G. Koelreuter (1733-1806) y Christian Konrad Sprengel (1750-1816) descubrieron de manera independiente la polinización por insectos, pero fue este último el que interpretó correctamente muchas de las características de las flores, como las guías de néctar y la dicogamia. Pasaron cerca de 70 años para que surgiera otra gran figura, Charles Darwin con sus trabajos clásicos sobre biología floral: "The Various Contrivances by which Orchids are Fertilized by Insects" (1862), "The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom" (1876) y "The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species" (1877).

Los trabajos sobre polinización tuvieron un auge a finales del siglo pasado, con las obras de Herman y Fritz Muller (1873), Delpino (1869-1875), Kerner (1894-1895), y la monumental obra de P. Knuth: "Handbuch der Blütenbiologie" (1895-1905), que constituye el "Viejo Testamento" de la biología floral según Baker (1979) y que cierra esta etapa de la antecología (para una revisión de la historia del tema ver Proctor y Yeo, 1973; Schmid, 1975; Baker, 1979; Faegri y van der Pijl, 1979).

A principios de este siglo se publicó muy poco sobre polinización, y aunque parecía que ya se había dicho todo sobre el tema, algunos descubrimientos en otros campos, como en conducta animal, fisiología animal y vegetal, genética, etc., provocaron un nuevo auge dentro de este campo como se puede observar en la figura 1.

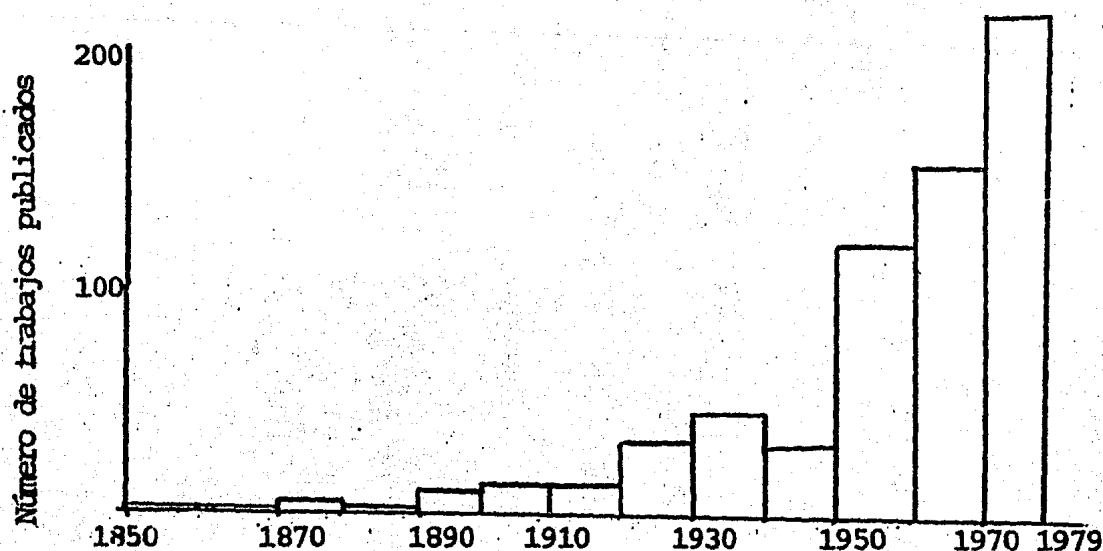


Figura 1: El constante incremento en los trabajos sobre biología floral, según bibliografía de Faegri y van del Pijl (1979).

El libro moderno mas importante dentro de la biología floral tal vez sea el "The Principles of Pollination Ecology", de K. Faegri y L. van der Pijl, (1966, 1971, 1979).

La polinización tiene una clara importancia en relación a las plantas cultivadas. Si bien la propagación de muchas plantas de interés económico es por medios vegetativos, en estos cultivares los polinizadores son importantes para la obtención de nuevas variedades. (Frankel y Galun, 1977). En algunos casos de reproducción apomíctica, solo se desarrolla la semilla con el estímulo de la polinización (Frankel y Galun, 1977), y muchas otras plantas cultivadas solo dan fruto en presencia de polinizadores adecuados, como lo han demostrado ejemplos clásicos sobre polinización como: el trébol rojo (Trifolium pratense), la alfalfa (Medicago sativa), el higo (Ficus carica), etc. (ver Faegri y van der Pijl, 1979, y Free 1970, para una revisión de la polinización por insectos de plantas cultivadas).

La importancia económica de la polinización no es sin embargo más que un reflejo de las relaciones biológicas del evento:

Las interacciones planta-animal es uno de los puntos actualmente más estudiados (ver por ejemplo Gilbert y Raven, 1975, y para una crítica sobre el término "coevolución" ver Janzen 1980, 1981). En una escala de tiempo ecológica, vemos que muchos animales dependen parcial o totalmente de las flores para su subsistencia; así, han

sido estudiadas las relaciones energéticas (Heinrich y Raven, 1972; Heinrich, 1975), los distintos tipos de recompensa al polinizador (Howell, 1974; Simpson y Neff, 1981; Baker, 1978), la calidad de la recompensa (Percival, 1965; Baker, 1978; Baker y Baker, 1975), y los patrones de alimentación del visitante (Gill y Wolf, 1975; Janzen, 1971).

Estas interacciones han producido los llamados "síndromes" propuestos por van der Pijl: en los cuales grupos distintos de plantas han convergido en un cierto tipo de flor y de recompensa, adecuadas a solo cierto tipo de polinizador; y por otro lado grupos de animales que dependen en mayor o menor grado de las flores para obtener su alimento (abejas, colibríes, esfíngidos, murciélagos etc.), y que también presentan una convergencia para la utilización del recurso flor. Tal es el caso de varios grupos de aves que independientemente han llegado a especializarse en el uso de las flores, o el de los murciélagos nectarívoros, que en el viejo y en el nuevo mundo surgen de subórdenes distintos (Stiles, 1981; Baker, 1973).

Otro punto son las consecuencias de la polinización, es decir la producción de semillas y la composición genética de estas. Dependiendo de los agentes de polinización y su comportamiento variará la eficiencia de la producción de frutos y de semillas, y se obtendrán diferentes valores de flujo génico y distinta estructura genética. Por ejemplo si el polinizador visita flores de una sola planta el resultado va a ser autopolinización y consecuentemente homocigosis y flujo génico igual a cero; mientras que si el polinizador visita muchas plantas y en cada planta pocas flores se va a obtener polinización cruzada, muchos heterocigotos y flujo génico superior a cero. Levin y Kerster (1974) presentan una revisión sobre el flujo génico en plantas y sus relaciones con la polinización.

Dentro de este campo también se han estudiado los diferentes mecanismos por los cuales se favorece la polinización cruzada, tales como la dicogamia (separación temporal de las funciones femenina y masculina dentro de una flor), la heterostilia (diferentes tipos de flores dentro de una especie) y complejos sistemas sexuales (como especies que cambian de sexo, o que presentan plantas con un sexo y otras con dos) y se ha tratado de evaluar la importancia de estos mecanismos (Vuilleumier, 1967; Solbrig, 1976; Lewis, 1979; Bawa y Beach, 1981).

Uno de los campos más discutidos y activos dentro de la teoría evolutiva es el de la especiación. Teóricamente, si un polinizador se especializa y visita un solo tipo de flores dentro de una especie polimórfica, se interrumpe el flujo génico entre los distintos tipos de flor, y de esta manera se da el primer y más importante paso dentro de la especiación: la formación de barreras al flujo génico. Grant (1952, 1963) y Levin (1969) han presentado evidencias de que esto puede suceder.

El proceso de floración tiene una importancia muy grande dentro de la comunidad, ya que muchos animales van a depender de la floración, ya sea en forma de polen, nectar, flores, o el producto de estas: frutos, semillas y plántulas, como señalan Baker *et al.* (1971) y Faegri y van der Pijl (1979). Otros trabajos se han centrado en los tiempos de floración que presentan distintas especies simpátricas y en sus desplazamientos en el tiempo debidos posiblemente a la competencia (Mosquin, 1971; Stiles, 1972; Frankie, 1975; Janzen, 1967 ofrece otras explicaciones sobre la fenología floral basándose en los patrones climáticos).

Los sistemas de interacción flor-animal brindan una oportunidad única para el estudio de relaciones complejas como competencia y mutualismo a nivel comunidad como lo demuestran los trabajos de Feinsinger (1976) (ver Stiles, 1981 para una revisión sobre este aspecto).

II) Biología floral.

La biología floral estudia la producción de flores, el desarrollo de los gametos y los patrones de cruce (Lloyd, 1980); estas características determinan directamente la cantidad y la calidad de las semillas que se produzcan. Las semillas de una planta pueden tener cuatro posibles papeles: a) Reemplazar a los individuos que mueren en la población; b) Incrementar el tamaño local de la población; c) Colonizar nuevas áreas o d) Exponer la variación genética (Harper, 1977). Por lo tanto la biología floral va a determinar la composición genética de una población y su posterior evolución. (Figura 2).

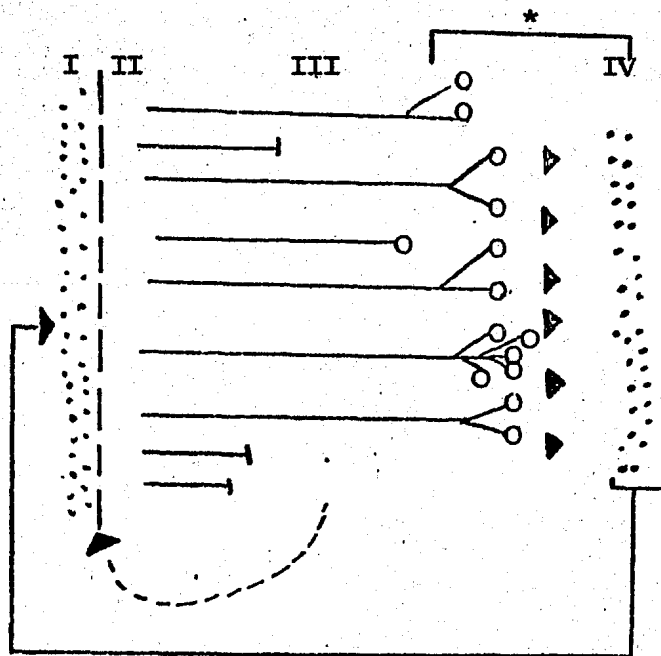


Figura 2: Diagrama de Harper para explicar la demografía de las plantas: I. - Banco de semillas en el suelo. II. - Reclutamiento de plántulas (filtro ambiental). III. - Crecimiento en masa y en unidades modulares. IV. - Fase terminal de la producción de semillas. * . - Biología floral. (Modificado de Harper, 1977).

La demografía por otra parte, trata aspectos cuantitativos sobre el nacimiento, crecimiento, reproducción y muerte de los organismos (Solbrig, 1980). A pesar de la importancia del evento reproductivo, este ha sido poco estudiado por los demógrafos vegetales (Harper, 1977), y solo la cabal comprensión de la importancia de estos procesos nos permitirá entender la dinámica de la población y la acción de la selección natural (Solbrig, 1980).

Un estudio cuantitativo de la biología floral deberá por lo tanto incluir datos sobre la producción de flores a nivel poblacional (cuantos y cuales individuos producen flores, cuantas y como las producen en el tiempo), el comportamiento de los gametos en los individuos (cuando y como se ofrece el polen, cuando el estigma se encuentra receptivo) y los patrones de cruce de la población (cuales son los polinizadores, el comportamiento de estos, la existencia de autocompatibilidad, dicogamia, autopolinización) (Figura 2).

Los trabajos sobre polinización y biología floral, como se ve en la figura 1, son muy numerosos, pero la gran mayoría de estos han sido hechos en términos descriptivos y haciendo poca o ninguna referencia a las poblaciones y a las comunidades. Dada la gran importancia de los eventos reproductivos para el comportamiento de la población y para la evolución de la comunidad, se debe intentar comprender a la biología floral desde una perspectiva cuantitativa, integrándola a un contexto ecológico.

III) Sistemas de polinización nocturna y quiropterofilia.

Si bien la relación causal entre polen y la formación de fruto y semilla fue reconocida desde los albores de la civilización agrícola (Frankel y Galun, 1977) no siempre ha sido claro el papel de los polinizadores. Los primeros sistemas en entenderse fueron los de polinización diurna por abejas en lugares templados. Entre los sistemas que más tardaron en ser descifrados destacan los nocturnos y los que dependen de vertebrados. Esto se debe a varias razones: una de ellas es que en la noche es muy difícil hacer observaciones y otra razón es que la mayor parte de los trabajos iniciales se hicieron en Europa, donde no existen plantas polinizadas por vertebrados.

Uno de los trabajos pioneros sobre la polinización nocturna es el de Baker (1961) donde expone un coherente panorama sobre lo que les sucede a muchas flores durante la noche.

Una proporción muy grande de plantas son polinizadas por animales nocturnos, pero a pesar de su importancia la polinización nocturna ha sido relativamente poco estudiada. Por ejemplo, para México se sabe que entre las plantas de importancia comercial polinizadas por murciélagos se encuentran los magueyes tequileros (Agave tequilana) y pulquero (A. "atrovirens" = A. salmiana) y distintas variedades de plátano (Musa sp.) (Villa, 1966); sin embargo no se ha hecho ninguna evaluación formal de la importancia de los murciélagos en la polinización de poblaciones naturales o cultivadas en el país.

Baker (1961) hace énfasis en que se van a encontrar varios tipos de animales en los sistemas nocturnos, principalmente murciélagos, mariposas nocturnas, y a veces colibríes al atardecer (en América tropical). Baker (1973) vuelve a revisar la polinización nocturna, señalando la importancia de la estrategia de alimentación del polinizador ("trap liners" vs. oportunistas; los primeros visitan varias plantas en serie y favorecen la polinización cruzada, los segundos llegan en grupo a una sola planta, que puede ser la única que visiten y de esta forma favorecen la autogamia o bien restringen el flujo génico a un nivel muy local).

Los colibríes tienen dos picos de actividad, uno al amanecer y otro al anochecer, por lo que pueden encontrarse en ciertas ocasiones en sistemas de polinización crepusculares o nocturnos. Las flores ornitófilas presentan una serie de características comunes: generalmente tienen corolas resistentes y tubulares, con mucho néctar diluido, con una concentración promedio de azúcares del 21% y de aminoácidos de 255 micromoles (Baker, 1978). La producción de néctar es diurna y las flores comunmente no presentan olor. Los estambres y estilos pueden proyectarse fuera de la flor. Se produce mucho polen que generalmente se aplica en el pico o cabeza del pájaro. Las flores se encuentran colocadas de tal manera que puedan ser alcanzadas por medio de maniobras acrobáticas o revoloteando. Los colores de las flores generalmente son rojos, amarillos o blancos (Baker, 1961; Faegri y van der Pijl, 1979)

Ya dentro de los síndromes de polinización propiamente nocturnos tenemos el de mariposas nocturnas. Las mariposas nocturnas presentan dos familias que visitan regularmente a las flores: los esfíngidos, que lo hacen revoloteando, y los noctúidos que se posan en las flores. Las flores de esfíngido generalmente se abren en la noche, presentan corolas tubulares, largas y angostas, generalmente son de color blanco o crema y emiten en la noche un olor dulce característico. Si las flores duran más de un día generalmente cierran en la mañana para volver a abrir al anochecer. La concentración promedio de azúcares es alta, del 41%, como lo es la de aminoácidos, de 1150 micromoles (Baker, 1978). Por otra parte las flores de noctúido no se encuentran tan bien caracterizadas. (Baker, 1961; Faegri y van der Pijl, 1979).

La primera observación sobre una flor visitada por murciélagos es la de Burck, en 1892 (que observó que Erycinatia insignis era visitado por Cynopterus sp. , Faegri y van der Pijl 1979). Otros investigadores trabajaron un poco en la quiropterofilia pero fué hasta 1922 cuando Porsch comenzó a trabajar intensamente en el campo y a comprender el síndrome. A través de los trabajos de van der Pijl en Java (1936, 1956), de Vogel (1958, 1968-69) en Sudamérica, de Jaeger (1954) y de Baker y Harris (1959) en Africa, se logró establecer la existencia de un síndrome común para distintas plantas en diferentes lugares del mundo. Para plantas que fueron citadas como polinizadas por aves, como Marcgravia sp., Musa paradisiaca, Ceiba spp. y Kigelia spp., se ha demostrado que su principal polinizador en muchos sistemas son en realidad murciélagos, y que las aves actúan generalmente como ladrónas (Faegri y van der Pijl, 1979).

El orden Chiroptera tiene actualmente unas 830 especies, repartidas en dos subordenes: Megachiroptera, restringido al Viejo Mundo, donde todos los nectarívoros pertenecen a este suborden; y Microchiroptera, presentes en el Viejo y en el Nuevo Mundo. En América todos los murciélagos nectarívoros pertenecen al suborden Microchiroptera (Baker, 1973).

Como grupo los murciélagos son relativamente recientes, con menos de 50 millones de años de antigüedad, por lo que estuvieron ausentes en las primeras 2/3 parte de la evolución de las Angiospermas (Sussman y Raven, 1973), y por lo mismo han interactuado relativamente poco tiempo con ellas.

Los murciélagos son generalmente insectívoros, pero vamos a encontrar un gran número de vegetarianos, que se alimentan de frutos o de néctar. La distinción no es siempre clara, ya que muchos frugívoros se han reportado visitando flores y los supuestamente nectarívoros se pueden mantener con dietas a base de fruta (Villa, 1966). Por lo dicho anteriormente se comprenderá que el número de especies nectarívoras podrá variar según diferentes autores, dependiendo de la localidad y época del año que hayan estudiado y de sus criterios.

Como ya mencionamos los murciélagos nectarívoros tienen una distribución restringida a zonas tropicales. En el Viejo Mundo se les encuentra bien representados en Asia tropical, a través de Nueva Guinea y la Polinesia, en África y en Australia hay menos especies y están muy pobremente representados en Madagascar.

En América se les encuentra desde el sur de los Estados Unidos hasta el límite sur de Brasil, aunque los que se encuentran en Estados Unidos son migratorios y cada vez más escasos (Cockrum y Hayward, 1962; Howell y Roth, 1981; Koopman, 1981).

Los nectarívoros en América pertenecen a dos subfamilias del orden Microchiroptera, familia Phyllostomatidae agrupados en dos subfamilias: Glossophaginae, con 13 géneros y 29 especies nectarívoras, y Brachyphyllinae, confinada a las Antillas, con solo tres géneros y seis especies nectarívoras (Koopman, 1981)

En México se han encontrado las siguientes especies de la subfamilia Glossophaginae: Glossophaga soricina, G. commissarisi, G. alticola, Leptonycteris verbabuenae (= L. sanborni), L. nivalis, Anoura geoffroyi, Musonycteris harrisoni, Choeronycteris mexicana, Choeroniscus godmani e Hylonycteris uderwoodi (Villa, 1966; Koopman, 1981; Ramirez Pulido et al. 1982).

Butanda-Cervera et al. (1978) reportan que se conocen 31 familias de plantas en todo el mundo que presentan el síndrome quiropterofílico, siendo más frecuente en las siguientes familias: Leguminosae, Bombacaceae, Bignoniaceae y Cactaceae. Vogel (1969, en Heithaus et al., 1974) considera que cuando menos 500 especies de plantas neotropicales dependen total o parcialmente de los murciélagos para su polinización.

En la lista presentada por Butanda-Cervera et al. (1978) se citan estudios de seis de las especies de murciélagos nectarívoros que habitan en México; del resto de las especies ni siquiera se conoce que flores visitan.

Los murciélagos nectarívoros presentan especializaciones para su tipo de alimentación:

Generalmente su cráneo presentan un rostro más alargado que el de sus parientes no nectarívoros (Faegri y van der Pijl, 1979), por ejemplo Musonycteis harrisoni tiene un craneo cuatro veces más largo que ancho (Koopman, 1981). Esta estructura del cráneo facilita la visita y manejo de las flores.

Sus molares tienden a reducirse (Faegri y van der Pijl, 1979.; Koopman, 1981). Como la lengua es la encargada de la mayor parte del trabajo para extraer el néctar (Percival, 1969) presenta varias modificaciones: se ha alargado hasta alcanzar casi la longitud de cuerpo, como en el caso de Musonycteris harrisoni, que presenta una lengua de 76mm mientras que el animal mide 80mm (Vogel, 1969, en Faegri y van der Pijl, 1979); las papilas de la lengua se encuentran muy alargadas formando una especie de escobilla que les facilita extraer el néctar de las flores, Koopman (1981).

Segun Vogel (1969) los pelos del pecho de Glossophaga forman pequeñas escamas, que este autor interpreta como adaptaciones para transportar polen (?).

Cuando menos para Leptonycteris, Howell (1974) demostró que puede obtener sus aminoácidos del polen, y que por esta razón el estómago de Leptonycteris presenta una alta concentración de ácido clorhídrico que favorece la liberación de las proteínas contenidas en el polen. Sin embargo, parece ser que en general obtienen sus aminoácidos de insectos (Lack, 1978).

Los murciélagos nectarívoros pueden revolotear en frente de las flores de manera similar a los colibríes y esfíngidos. Este tipo de vuelo requiere de una gran cantidad de energía y de una gran coordinación (Cockrum y Hayward, 1962; Scogin, 1980; Baker, 1970). Después de visitar una flor acostumbran dejarse caer a la base de la planta, ya que a diferencia de los colibríes no pueden volar hacia atrás, por lo que deben de bajar para poder seguir volando hacia delante (Baker, 1974)

Los Megachiróptera presentan ojos grandes, con muchos bastones y sin conos (por lo tanto son ciegos al color), el olfato bien desarrollado, pero no presentan sonar; los Glossophaginae son también ciegos al color y tienen el olfato y el sonar bien desarrollados (Faegri y Van der Pijl, 1979). Los patrones de conducta de los murciélagos tienen una importancia muy grande para la polinización. Uno de ellos se refiere a las visitas, estas pueden ser solitarias o en grupo, y esto dependerá tanto del patrón de floración de la planta como de la biología de la especie del polinizador. Algunas especies como Leptonycteris sanborni generalmente visitan a las flores en

grupos (Howell y Roth, 1981), otras como Phyllostomus discolor pueden visitar en grupo o en solitario, según el tipo de recurso (Sazima y Sazima, 1977), mientras algunas como Choeronycteris mexicana siempre son solitarias (Howell y Roth, 1981). Baker (1973) considera que los Megachiróptera generalmente siguen un patrón oportunista de visitas, mientras que los Microchiróptera son más bien "trap-liners". En murciélagos nunca se han reportado defensas de territorios de flores, tan comunes en colibríes, no se conoce la razón de esto aún cuando tal vez se deba a que en la oscuridad las defensas no son económicamente redituables.

Otro aspecto es como y cuanto viajan para obtener su alimento. Se sabe que viajes diarios de cuando menos un kilómetro son comunes en murciélagos Phyllostomatidos (Mc Farlan et. al., 1979), y se ha encontrado polen de plantas distantes cuando menos 30 kilómetros en heces de murciélago (Faegri y van der Pijl, 1979).

Las plantas también presentan una serie de características que hacen posible que se establezca el síndrome de "flores de murciélago" como un concepto definido (Faegri y van der Pijl, 1979). La universalidad de los caracteres de flores de murciélago queda bien ilustrado por el hecho de que las plantas con síndrome quiropterófilo del Viejo Mundo, donde son visitadas por Megachiróptera, atraen a los Microchirópteros cuando son transplantadas al Nuevo Mundo, tal es el caso Durio zibethinus, y Musa spp. (Baker, 1970, Start y Marshall, 1976).

Start y Marshall (1976) dividen a las plantas con flores de murciélago en dos grupos:

a) Floración no-estacional: donde cada individuo presenta pocas flores por noche, pero hay flores continuamente o por largos períodos, comunmente crecen gregariamente.

b) Floración estacional: donde cada individuo presenta muchas flores por noche, todas las plantas de una especie florecen al mismo tiempo y usualmente no son gregarias.

Salas (1973) basandose en Faegri y van der Pijl (1966) agrupa a las flores polinizadas por murciélago en tres grupos morfológicos.

a) Flor estaminoidal o tipo "pincel": flor radiada en la que los estambres y el pistilo son las principales estructuras que interactúan con el polinizador; el néctar se deposita en el tubo estaminal o en una depresión en la base del mechón de estambres. Dentro de este grupo quedan las flores de algunas especies de los siguiente géneros: Parkia, Inga, Calliandra, Capparis, Bombax, Pseudobombax, Eugenia.

b) Flor gamopétala o de tipo "campana": la corola forma una estructura acampanada y amplia, generalmente la flor es zigomórfica y los estambres están colocados de tal manera que tocan una porción específica del polinizador; el néctar se deposita en el fondo de la cámara floral. En algunas ocasiones los murciélagos se sostienen de la corola para succionar todo el néctar posible. Algunas especies de Crescentia, Enallagma, Campana, Markea, Cobaea, Musa, Mucuna, Bahunia pertenecen a este grupo.

c) Flores con pétalos unidos en parte, tipo "copa": Flor radial de pétalos total o parcialmente unidos. Estambres numerosos y unidos a la corola como en el caso de Cereus spp o adheridos al pistilo como en Ipomea spp. Son ejemplos de este grupo ciertas especies de Carnegia, Lemireocereus, Myrtillocarpus, Pilocereus, Ceiba, Ochroma.

El término antesis se refiere a la exposición de las anteras y el estigma a los agente polinizadores (Frankel y Galun, 1977). La antesis de flores de murciélago es nocturna y generalmente dura solo una noche (Faegri y van der Pijl, 1979). Muchas abren al anochecer y caen durante las primeras horas de la mañana, por lo que hay cierto sobrelapamiento entre aves diurnas y murciélagos crepusculares (Faegri y van der Pijl, 1979). Algunas flores pueden durar mas de un día, como las de Agave palmeri (Howell y Roth, 1981). La apertura de una flor suele ser muy rápida, cinco minutos para Bahinia pauletia, (Heithaus et al, 1974), 15 segundo para Passiflora mucronata (Sazima y Sazima, 1978). Generalmente la apertura es sincronica para las flores de un lugar (en una hora abren todas las flores en los dos casos anteriores, en 40 minutos abren todas las flores-- cerca de 150-- de un arbol de Ceiba aesculifolia [Búrquez, com. pers.])

El color de las flores de las plantas que presentan el síndrome es generalmente claro o blanco, ya que los murciélagos son ciegos al color y los tonos pálidos destacan en la penumbra (Faegri y van der Pijl, 1979). Hay algunos reportes de flores rojas y café oscuro que según Scogin (1980) son polinizadas por murciélagos, sin embargo de las especies estudiadas por el (Chirantodendron pentadactyla y Kigelia pinnata) no aporta evidencias de que sean visitadas por murciélagos y cuando menos una de ellas, Ch. pentadactyla, es polinizada por aves percheras (Toledo, 1975).

La mayoría de las flores que son polinizadas en la noche presentan un fuerte olor, asociado al buen sentido del olfato que los visitantes presentan y les ayuda a localizar a las flores desde muy lejos. El olor de las flores de murciélago es generalmente muy fuerte, a rancio y fermentado y cercano al olor del ácido butírico. Se dice que las flores de murciélago huelen a murciélago (Faegri y van der Pijl, 1979) Otras flores de murciélago presentan olores que recuerdan a los frijoles frescos, como en Mucuna andreana (Baker, 1970) o Passiflora mucronata (Sazima y Sazima, 1978).

El néctar en estas flores es muy abundante, más que para las flores de aves (Faegri y van der Pijl, 1979), va desde 0.1 ml/flor en Thecophyllum irazuense hasta 15 ml/flor en Ochroma grandiflora (Salas, 1973). Baker (1978) reporta que la concentración de azúcares en equivalentes de sacarosa para flores de murciélago es de 17%, con un rango que va de 11% a 26%, siendo el tipo de flor que presenta la concentración más baja. Baker explica la baja concentración con base en los hábitos alimenticios de los murciélagos neotropicales, que solo revolotean unos cuantos segundos en frente de cada flor y nectares mas concentrados no los podrían extraer o se tardarían mucho, ya que la viscosidad aumenta exponencialmente con la concentración. Sobre el tipo de azúcares Baker encuentra para cada seis partes de hexosas una de sacarosa. Los aminoácidos libres se encuentran en cantidades mínimas comparándolos con flores de otros síndromes. Baker reporta una concentración media de 0.275 mM. Con respecto a otras sustancias presentes en los néctares , como proteínas, lípidos, antioxidantes, alcaloides, etc. practicamente no existen datos.

Existen razones para suponer que la mayor tasa de producción de néctar va a estar relacionada con la mayor tasa de visitas (Martínez del Río y Burquez, 1983), por ejemplo Lack(1978) presenta datos para Maranthes polyandra, cuya máxima tasa de producción de néctar es entre las 21.00 y las 22:30 horas, y la mayor tasa de visitas por murciélago es entre las 21:30 y las 22.00 horas.

El polen en flores quiropterófilas siempre se encuentra en grandes cantidades, y las anteras son grandes o numerosas. Faegri y van der Pijl (1979) y Howell (1974) lo explican diciendo que el polen es la principal fuente de proteínas para los murciélagos, mientras que Heithaus et. al. (1974) consideran que el área de la superficie ventral de un murciélago es muy grande en relación al área estigmática de las flores, por lo que se requiere una cantidad de polen muy grande para asegurar la polinización.

Por último podemos señalar otra característica de las flores de murciélago: su posición fuera del follaje, que facilita a los visitantes encontrar las flores y maniobrar alrededor de ellas. La exposición es similar a la de las flores de colibrí, pero mucho más marcada (Faegri y van der Pijl, 1979). Algunas veces cuelgan del árbol como en Parkia, Musa, Marcgravia, Mucuna, otras veces se proyectan hacia arriba como en Oroxylum y en Agave. Por esta razón las hierbas rara vez interactúan con murciélagos polinizadores, ya que estos no vuelan muy cerca del suelo (Baker, 1973).

Capítulo Dos: Objetivos, el organismo y el sitio de estudio

I) **Objetivos.** En este trabajo se pretende conocer varios aspectos de la biología floral de Manfreda brachystachya en el Pedregal de San Angel, C. U. D. F., estos incluyen los siguientes:

1. - El comportamiento y las características de la flor: cuando y como ofrece polen y néctar, la composición de este último. 2. - Que animales visitan a la flor, cuales son ladrónes y cuales son polinizadores. 3. - Evaluar las características reproductivas de la planta, tales como autocompatibilidad, receptividad y producción de frutos y semillas. 4. - Determinar algunos aspectos del comportamiento fenológico y reproductivo de las poblaciones de M. brachystachya dentro del Pedregal de San Angel.

II) Manfreda brachystachya, la especie en estudio.

El presente estudio se hizo utilizando a Manfreda brachystachya (Cav.) Rose. Manfreda es un género perteneciente a la familia Amaryllidaceae, cercanamente emparentado con los agaves. De hecho Berger (1915) lo considera como un subgénero del género Agave. Salisbury en 1866 crea el género Manfreda, pero fue practicamente ignorado hasta que Rose lo volvió a utilizar, quedando desde entonces este genero formalmente separado del de Agave (Rose, 1903).

Las manfredas forman parte de los "amoles", plantas cuyos bulbos, tallos, hojas o frutos hacen espuma al ser frotados con agua sobre algun objeto, debido a la presencia de saponinas (Enciclopedia de México, 1977). Entre los amoles tenemos varias especies de Ipomoea, Sapindus saponaria, Stegnospermation halimifolium, Polianthes geminiflora, Manfreda spp., Frochnyanthes spp., Agave schottii, A. hatmanni, A. mayoensis, Hymenocallis harrissiana, Polianthes tuberosa, Beschorneria chiapensis, B. bracteata, Yucca rostrata, Phytolacca octandra, Stegnosperma halimifolium (Enciclopedia de México, 1977, Verhoek, 1978). Muchas de estas plantas se usaron para lavar trastes o ropa, pero han sido gradualmente desplazados por los detergentes comerciales. Las saponinas de Polianthes tuberosa, planta cercana a Manfreda, son la tigogenina y el 9-deshidrohecoagenina (Chou et. al., 1965, in Verhoek, 1979).

Rose (1903) reportó que "las manfredas llamadas 'amole' son unas de las plantas mas comunmente usadas como jabón en el lugar [México]. La raíz siempre se encuentra en grandes cantidades en todos los mercados mexicanos." La "raíz" (en realidad es un bulbo) de M. brachystachya todavía se utiliza en Chiapas y Guatemala y se considera que su uso como "shampoo" previene la calvicie (Verhoek 1978.).

También se le han atribuído gran número de propiedades medicinales, tales como ser remedio para todo tipo de trastornos digestivos y contra el dolor de cabeza. En varios lugares de México se usa como remedio contra la picadura de serpiente; sin embargo ninguna de sus propiedades ha sido demostrada (Martínez, 1939; Verhoek, 1978).

Muchas especies de Manfreda son usadas como plantas de ornato en México, Estados Unidos y Europa. (para una listas mas amplia de los usos de Manfreda ver Verhoek, 1978). El género tiene aproximadamente 23 especies (Verhoek, 1978) y presenta como los agaves su mayor desarrollo en el centro de México (figura 3) (Rose, 1903) . Se distribuye desde Texas y el sureste de los Estados Unidos hasta Honduras (Berger, 1915; Verhoek, 1978).

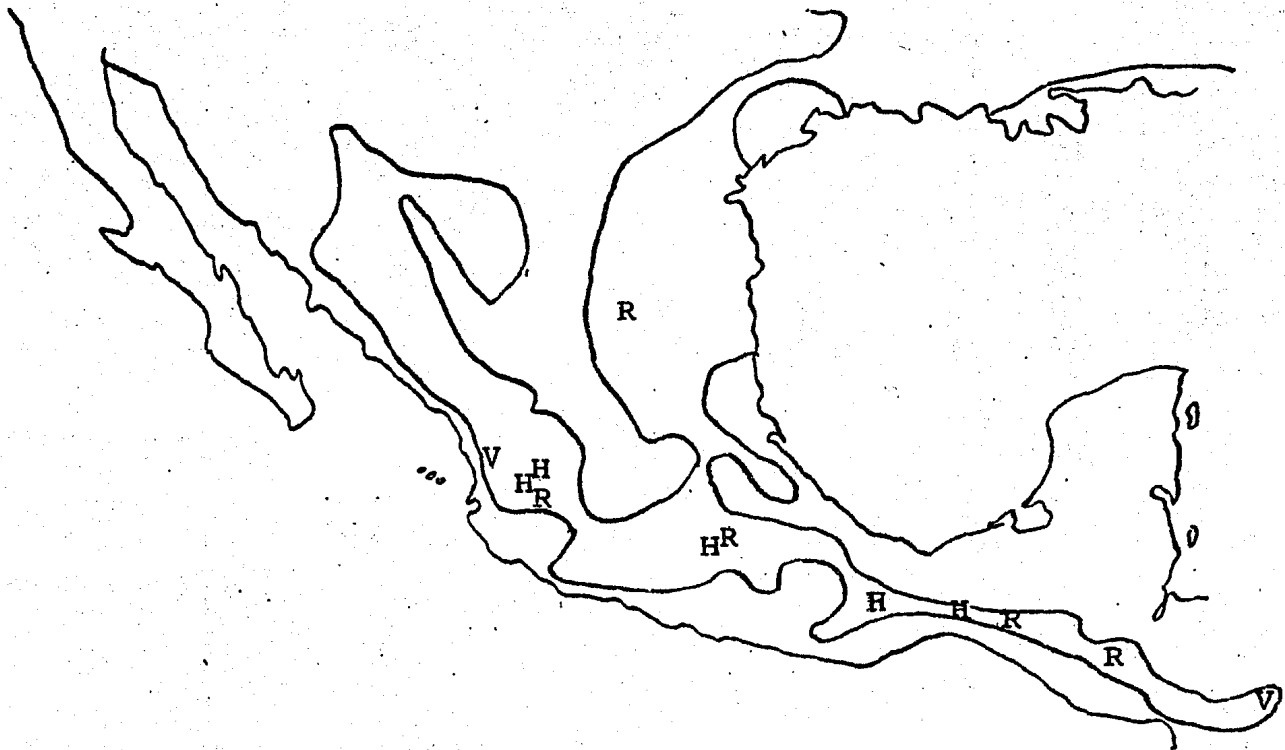


Figura 3: Distribución del género Manfreda (según Berger [1915] y Verhoek [1978]). Registros de Manfreda brachystachya: R según Rose (1903), V según Verhoek (1978), H según ejemplares en el Herbario Nacional.

En el Pedregal de San Angel, D.F. se encuentran dos especies: Manfreda pringlei Rose y Manfreda brachystachya (Cav.) Rose; la primera tiene flores mas chicas, el escapo mas corto y es muy poco común en el pedregal de San Angel (Sánchez, 1980; Alvarez et. al., 1982; Eguiarte y Búrquez, obs. pers.). Manfreda brachystachya es tal vez la especie de manfreda mas común y con una distribución mas amplia (ver figura 3) (Rose, 1903). Rose en la obra citada anteriormente da la siguiente descripción de la especie "numerosas hojas basales, extendidas, verdes glabras, sin manchas, algo rojas en la base [aunque estos caracteres no son importantes para la taxonomía, (Gentry, 1972; Matuda, 1975)], el pedúnculo es mas bien robusto, con muchas flores, la bractea subyacente tan larga como el ovario, acuminada, ovario sésil, de 1 a 1.4 cm de longitud, tubo del perianto de 2 a 2.4 cm de largo, más o menos curvado, lóbulos oblongos de 1.4 a 1.6 cm de longitud, estambres insertados de dos a cuatro mm. bajo la punta del tubo perigonal, rojizo, especialmente bajo los filamentos; cápsulas oblongas de 2 a 2.4 cm de longitud, adelgazandose abruptamente en la base." (ver figura 4).

Varias observaciones sobre M. brachystachya nos hicieron suponer que podría ser polinizada por murciélagos: a) que muchas especies de Agave, género al que se encuentra cercanamente emparentada, son polinizadas por murciélagos (Faegri y van der Pijl, 1979; Villa, 1966; Howell y Roth, 1981; Butanda-Cervera et al., 1978, etc.) ; b) que las flores son grandes, de color claro, resistentes, y la inflorescencia esta separada del suelo por un escapo largo y fuerte.



Figura 4: Manfreda brachystachya (Cav.) Rose.

Manfreda brachystachya se distribuye desde Saltillo, Coahuila (Rose, 1903) hasta Tegucigalpa, Honduras (Verhoek, 1978), y desde el nivel del mar hasta 3000 m. s. n. m. Se le encuentra en una gran variedad de ambientes, pero generalmente asociada a algun tipo de perturbación primaria (pedregales, maplapis), o secundaria (junto a caminos, carreteras, construcciones). Florece de agosto a octubre (segun los ejemplares existentes en el Herbario Nacional).

III) El Pedregal de San Angel, el lugar de estudio.

El Pedregal de San Angel se encuentra al sur de la cuenca del valle de México (ver figura 6), entre los paralelos $19^{\circ}20'2''$ y $19^{\circ}13'45''$ de latitud norte y los meridianos $99^{\circ}08'26''$ y $99^{\circ}14'3''$ longitud este. Originalmente se extendía desde el pueblo de San Angel hasta la falda del Ajusco, y presentaba un area aproximada de 80 km cuadrados, encontrándose actualmente reducida a unos 2.9km cuadrados por el acelerado desarrollo urbano (Alvarez et al. 1982). Se encuentra entre una altura de 2250 m. s. n. m. a 3100 m. s. n. m. El clima es templado con régimen de lluvias en invierno (figura 5). Recibe el nombre de pedregal por estar constituido por una gruesa capa de lava, producto de la erupción del Xitle y tiene una edad de unos 2500 años (Diego, 1970). Esta formado principalmente por roca ígnea basáltica de olivino con afinidad alcalina, arena volcánica y material piroclástico. La superficie del basalto es compacta en algunas partes, en otras tiene un aspecto vesiculososo, consecuencia del desprendimiento de los gases ahí almacenados; su color es gris oscuro, presenta oquedades y grietas de profundidad y forma variable, pudiendose en algunas zonas observarse aún las impresiones de las corrientes de lava (Diego, 1970).

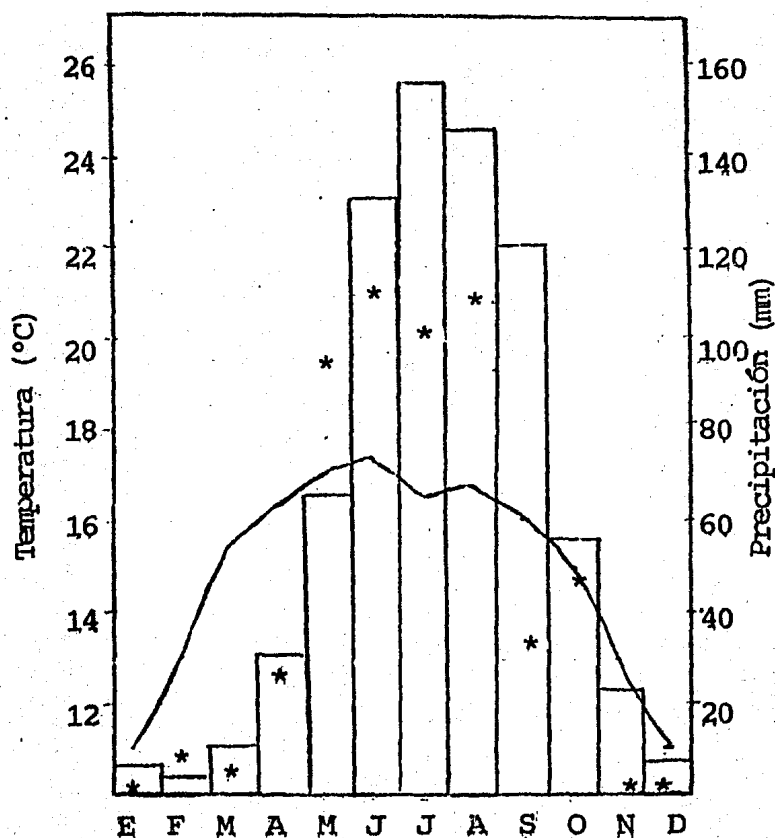


Figura 5: Variación anual en la temperatura media mensual y la precipitación media mensual para el sur de la Ciudad de México (tomada de García Peña, 1976). Las líneas representan la temperatura, las barras la precipitación, las estrellas la precipitación mensual para 1982, según datos del Centro de Ciencias de la Atmosfera, C. U.

La topografía es muy accidentada, presentando cuevas, hondonadas y promontorios rocosos, originando que el medio sea muy heterogéneo, con gran cantidad de microambientes, los cuales han permitido el establecimiento de plantas con requerimientos ambientales muy diversos y que conforman una flora muy variada (Alvarez et. al., 1982).

Otra razón que lo hace muy diverso e interesante es que se encuentra en la zona de transición entre las regiones biogeográficas neártica y neotropical, y contiene elementos faunísticos y florísticos de ambas (Alvarez et. al., 1982).

Rzedowski (1954) distingue varias asociaciones vegetales que dependen para su establecimiento tanto del sustrato como de la sucesión y la altitud. Se trabajó en la asociación de Senecio praecox, que es la de menor altitud, tiene su límite superior de altura alrededor de los 2600m y en la actualidad solo se encuentra en los terrenos situados al Sur de la Ciudad Universitaria (Alvarez et. al., 1982). En ella se han reportado 320 especies de plantas (Diego, 1970) y la vegetación puede ser clasificada como matorral xerófilo abierto, de estructura heterogénea (Rzedowski, 1954; Rzedowski, 1979), la aridez se debe a que el suelo es arenoso y poco desarrollado, y retiene poca humedad (Diego, 1970, Alvarez et. al., 1982). Las gramíneas, las compuestas y las leguminosas son las familias mejor representadas, y el factor limitante para las especies arbóreas es la escasez de suelo (Diego, 1970). Sobre la fenología del Pedregal de San Angel, Rzedowski (1954) dice que el período vegetativo generalmente se inicia a fines de mayo; durante junio, julio y agosto van aumentando el número de especies que reanudan su desarrollo; en septiembre y octubre se presenta el máximo de plantas en flor y fruto, aunque en noviembre, diciembre y enero se reproducen otras especies, siendo muy pocas las plantas activas entre febrero y mayo.

Dentro del Pedregal de San Angel se trabajó en dos sitios que presentaban una elevada densidad de Manfreda brachystachya (figura 6). El primer sitio se encuentra en frente de la Facultad de Ciencias, a unos 100m del circuito exterior y nos referiremos a él subsecuentemente como el sitio "FC". El otro sitio está en el Jardín Botánico Exterior, y lo vamos a llamar sitio "JB". El sitio FC presenta una topografía muy irregular con gran cantidad de montículos, depresiones y cuevas. Según Alvarez et. al. (1982) la diversidad de esta zona es relativamente baja, y la vegetación está dominada por gramíneas. Las especies arbóreas y arbustivas son escasas, pero la densidad de Manfreda brachystachya es la más alta que conocemos. La zona está fuertemente perturbada por diversos factores, por ejemplo que se realizan gran cantidad de obras en sus alrededores, mucha gente viene de colonias vecinas a cortar plantas, los caminos en sus alrededores son muy transitados y recientemente esta zona a sufrido varios incendios.

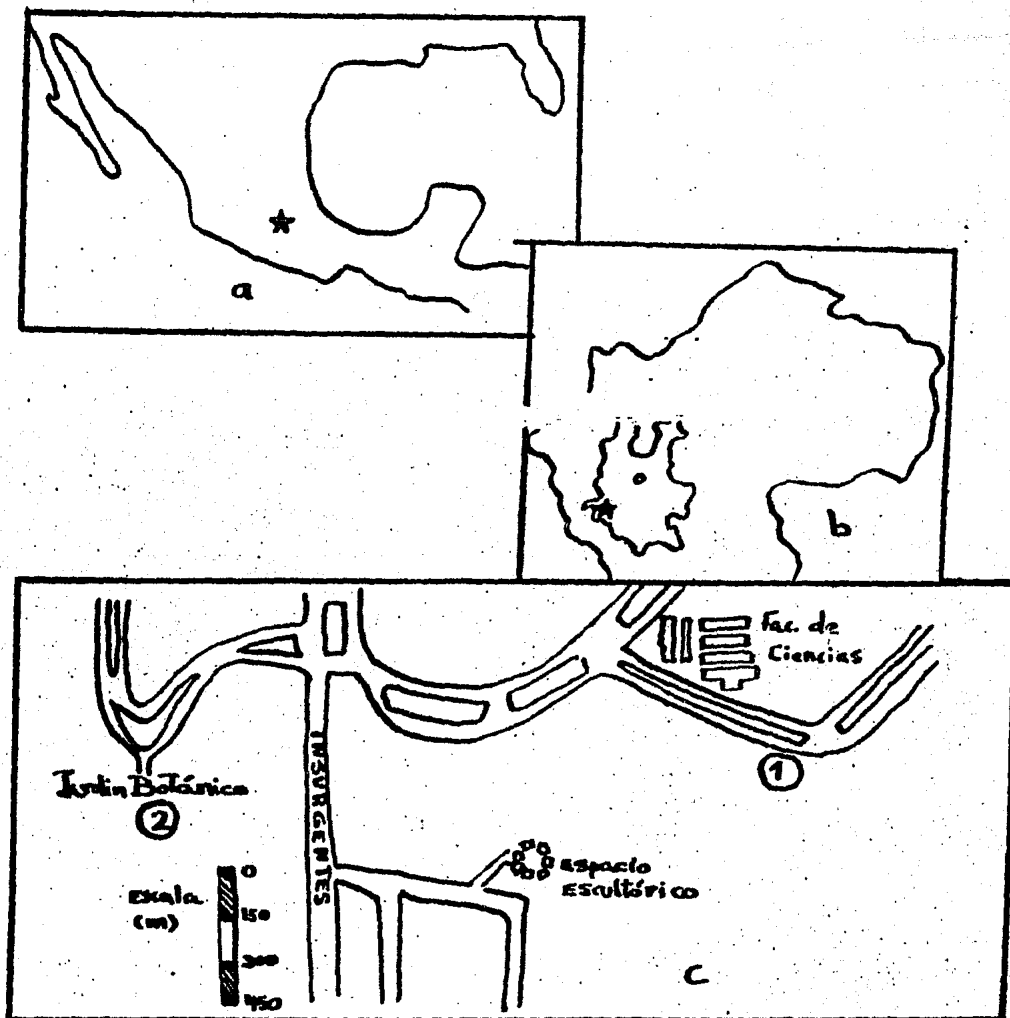


Figura 6: Ubicación de la zona de estudio: a. - En México; b. - En la Cuenca del Valle de México; c. - En C. U., 1. - Sitio F. C. y 2. - Sitio J. B.

El sitio JB, en contraste, es bastante homogéneo, con algunas hondonadas y grietas. En esta zona los agaves y las manfredas son numerosos. Las agrupaciones más abundantes son de tipo matorral, y los pastizales son escasos. Los principales factores de perturbación son la cercanía con la avenida Insurgentes y los basureros cercanos, sin embargo es una zona poco transitada y no ha habido fuegos recientemente. (Para descripción de la vegetación y listas florísticas ver Rzedowski, 1954, Diego, 1970; para listas faunísticas, florísticas y bibliografía, ver Alvarez et al, 1982).

Capítulo tres: Historia natural de la flor de Manfreda brachystachya.

I) Introducción.

La flor de Manfreda brachystachya es sécil, formada por un perigonio infundibuliforme de 20 a 45mm de longitud, con los segmentos angostos de 14 a 16mm de largo. Es de color pálido, y puede ser rojiza, verdosa o crema; presenta seis estambres salientes, insertados a unos 5mm del extremo terminal del tubo perigonial. Las anteras son grandes, amarillas, oblongolineales y dorsifijas y el estilo es cilíndrico, con el estigma terminal y trilobulado; el ovario es trilocular, y cada lóculo tiene dos hileras de óvulos axiales (figuras 6 y 7) (Rose, 1903 ; Sánchez, 1980).

II) Material y métodos.

La mayor parte de este trabajo se realizó entre el 21 de junio y el 30 de septiembre de 1982.

1.-Movimientos florales: Para conocer el proceso de apertura de las flores se marcaron 35 inflorescencias el día 15 de julio y revisándose cada cuatro horas todas sus flores. Se consideró que una flor comienza a abrir cuando las líneas de sutura del botón se han roto, y como completamente abierta cuando los estambres están extendidos. Las flores de primer día se definen como las flores que abrieron ese día, flores de segundo día las que abrieron el día anterior, etc.

Para los otros movimientos florales, como cambio en la longitud y ángulo del estilo, cambios en la superficie estigmática, (la cual puede estar expuesta o no, seca o húmeda), y cambios en la proporción de anteras dehiscentes, se trabajó dos días: el día 19 de julio en el que se siguieron flores de diferentes edades, desde de primer día hasta del séptimo día, y se tomaron los datos a las 13:00, 16:00 y 18:00 horas; y el 23 de julio, en el que se siguieron flores de primer, segundo y tercer día y se tomaron datos cada hora y media desde la 16:00 hasta las 23:30 horas.

2.-Néctar: Se trabajó en dos días, en los que se cubrieron flores de primer a tercer día con bolsas de tul fino a las 17.00 horas y se midió la cantidad de néctar acumulado con jeringas graduadas de 1ml o para cantidades muy pequeñas se midió con micropipetas. El primer registro fue el día 20 de julio, cada hora se cortaron 6 flores por categoría, desde las 17:20 a las 21:30 horas. El segundo registro fue el 23 de julio, cada flor se cubrió desde su apertura con tela de fibra de vidrio para evitar que las flores fueran dañadas por los visitantes, y cada hora y media se cortaron 10 flores de cada categoría, desde las 16:10 hasta las 23:30 horas. Además de la cantidad de néctar presente se midió la concentración de azúcares en equivalentes de sacarosa con un refractómetro portátil (Erma 400 A) y la concentración de aminoácidos libres siguiendo el método descrito por Baker y Baker (1975).



Figura 7: Cambios en las flores de M. brachystachya en el tiempo: a) Botón cerrado; b) Botón abriendo; c) Flor de pimer día, el estigma esta cerrado, el estilo es corto y se encuentra curvado hacia abajo, los estambres estan extendidos y las enteras tienen polen durante esa noche; d) Flor de segundo día, el estigma esta abierto y puede estar húmedo, el estilo es mas largo que en el día anterior y se encuentra dirigido hacia arriba, las anteras ya no tienen polen y estan secas; e) Flor de tercer día, el estilo es un poco más largo que el del día anterior y los estambres estan secos y cuelgan; f) Flor de cuarto día o más, tanto el estilo como los estambres cuelgan secos; g) Cicatriz, si la flor no fue polinizada, después de una semana cae, dejando una cicatriz.

3.-Visitantes: Los visitantes de las inflorescencias de M brachystachya fueron estudiados por observación directa, desde el inicio de la floración hasta el final. Se hicieron observaciones cuando menos un día a la semana. Las observaciones se realizaron desde las 5.00 hasta las 24:30 horas. La noche del 3 de agosto se capturaron murciélagos con redes ornitológicas y se hicieron preparaciones del polen que llevaban.

III) Resultados.

1) Movimientos florales.

La tasa de apertura de las flores de Manfreda brachystachya es aparentemente constante a lo largo de todo el día y la duración promedio de la apertura de una flor desde que comienza a abrir hasta que termina es de unas 6 horas.

La longitud de las flores ($x \pm$ desviación estándar fue de 3.8 ± 0.6 cm ($n=150$). El estilo de la flor crece y cambia de ángulo con la edad de la flor (figura 7). Al abrir la flor el estilo es muy corto y se encuentra doblado hacia abajo, luego en el segundo y tercer día crece y se endereza. A partir del tercer día la flor comienza a marchitarse y el ángulo a decrecer (figura 8).

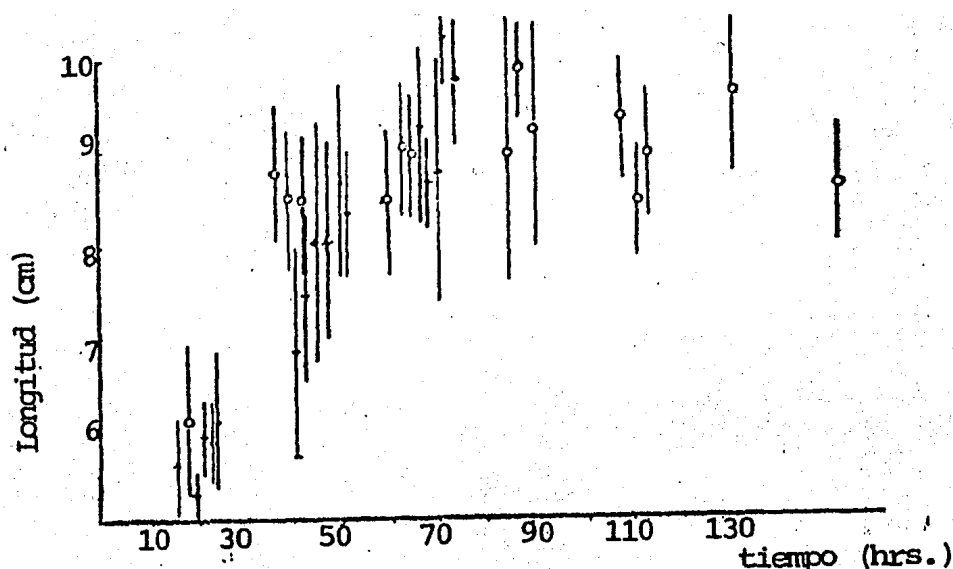
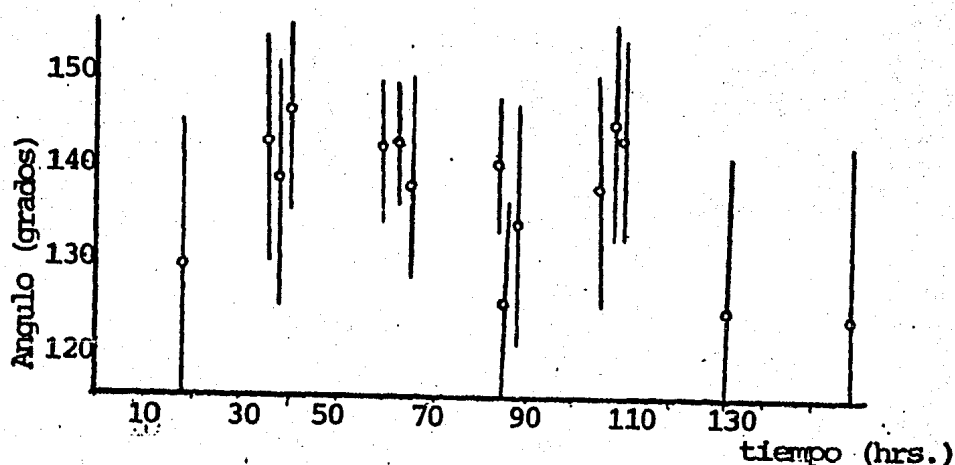


Figura 8: a. Aumento en la longitud del estilo en flores de M. brachystachya.



b. Cambio en el ángulo del estigma en flores de M. brachystachya.

Cada punto representa el promedio de 10 observaciones mas menos una desviación estandard.

+ 19 de julio

O 23 de julio

El area estigmática, al igual que en muchos agaves, puede estar expuesta o no y también puede estar seca o húmeda, debido a secreciones estigmáticas (figura 7). En el primer día todos los estigmas estan cerrados y secos, aumentando la proporción de estigmas abiertos y húmedos en el segundo día, para llegar al máximo en el tercero, a partir del cual decrece para llegar a cero alrededor del sexto día (figura 9).

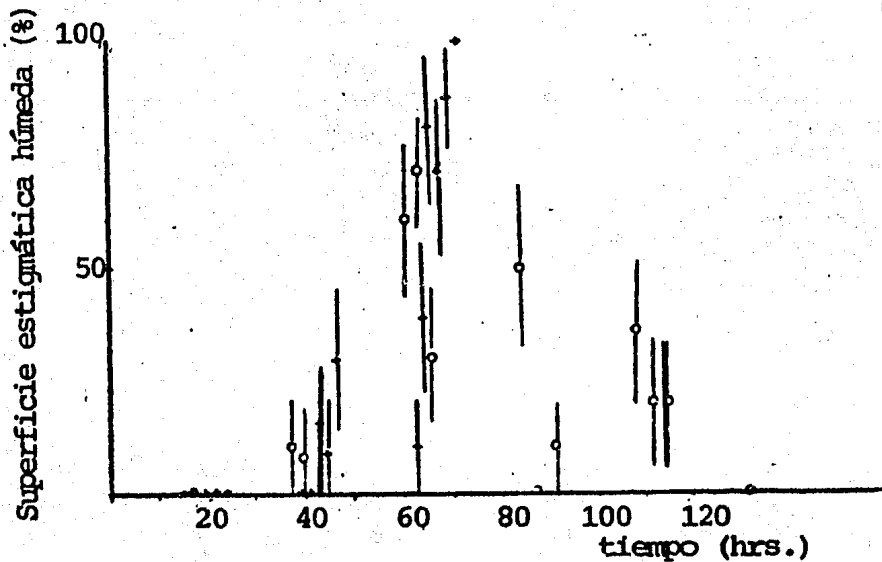
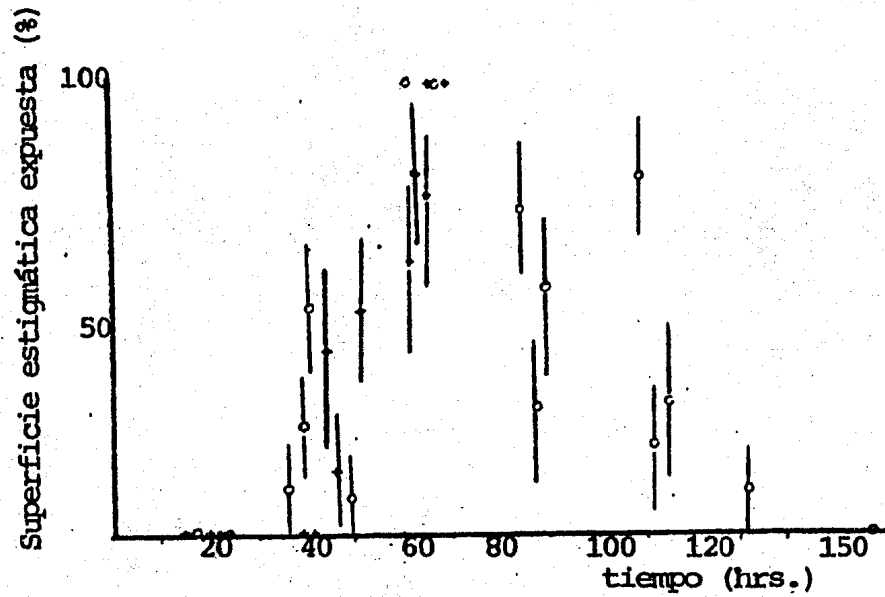


Figura 9: a. Porcentaje de flores con la superficie estigmática expuesta.
b. Porcentaje de flores con la superficie estigmática húmeda.
Cada punto representa el promedio de 10 observaciones, mas menos una desviación estandar.
+ 19 de julio
o 23 de julio

La dehiscencia de las anteras comienza a partir de las 19.00 hrs. en las flores de primer día; antes de esa hora el polen no está disponible. La dehiscencia continúa hasta alcanzar su máximo a las dos de la mañana. Esto se presenta en el 90 % de las flores que abrieron ese día, el resto lo hace al día siguiente a las mismas horas (figura 10).

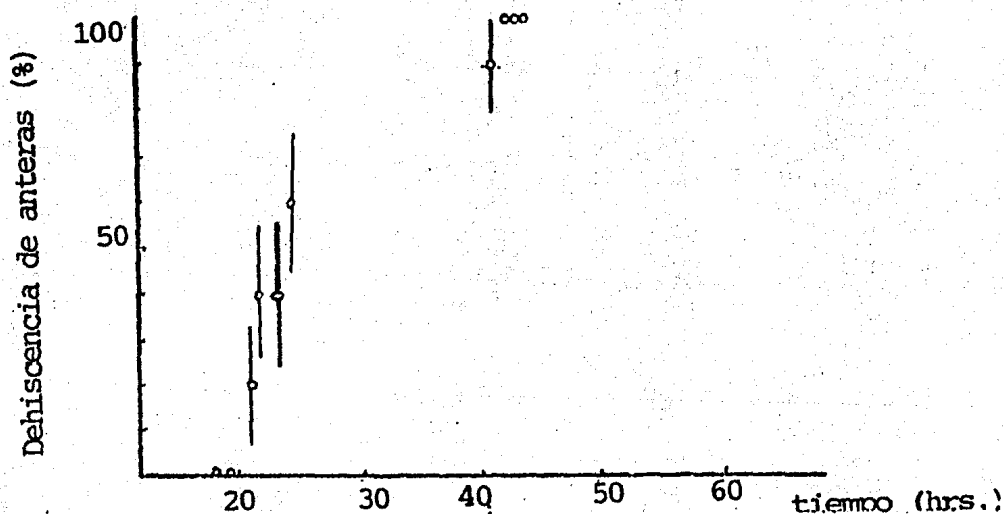


Figura 10: Dehiscencia de las anteras. Cada punto representa el promedio de 10 observaciones, más menos una desviación estándar.

2.-Néctar. Las curvas acumulativas de producción de néctar (figura 11) presentan todas un comportamiento sigmoideal, pero difieren entre sí en la tasa de producción y en la cantidad máxima producida. Las flores de primer día del 20 de julio fueron en su mayoría rotas por ladrones de néctar y acumularon apenas 100 microlitros de néctar en promedio, mientras que las del 23 de julio, que no fueron dañadas, por estar protegidas por una malla de fibra de vidrio, acumularon en promedio 300 microlitros de néctar.

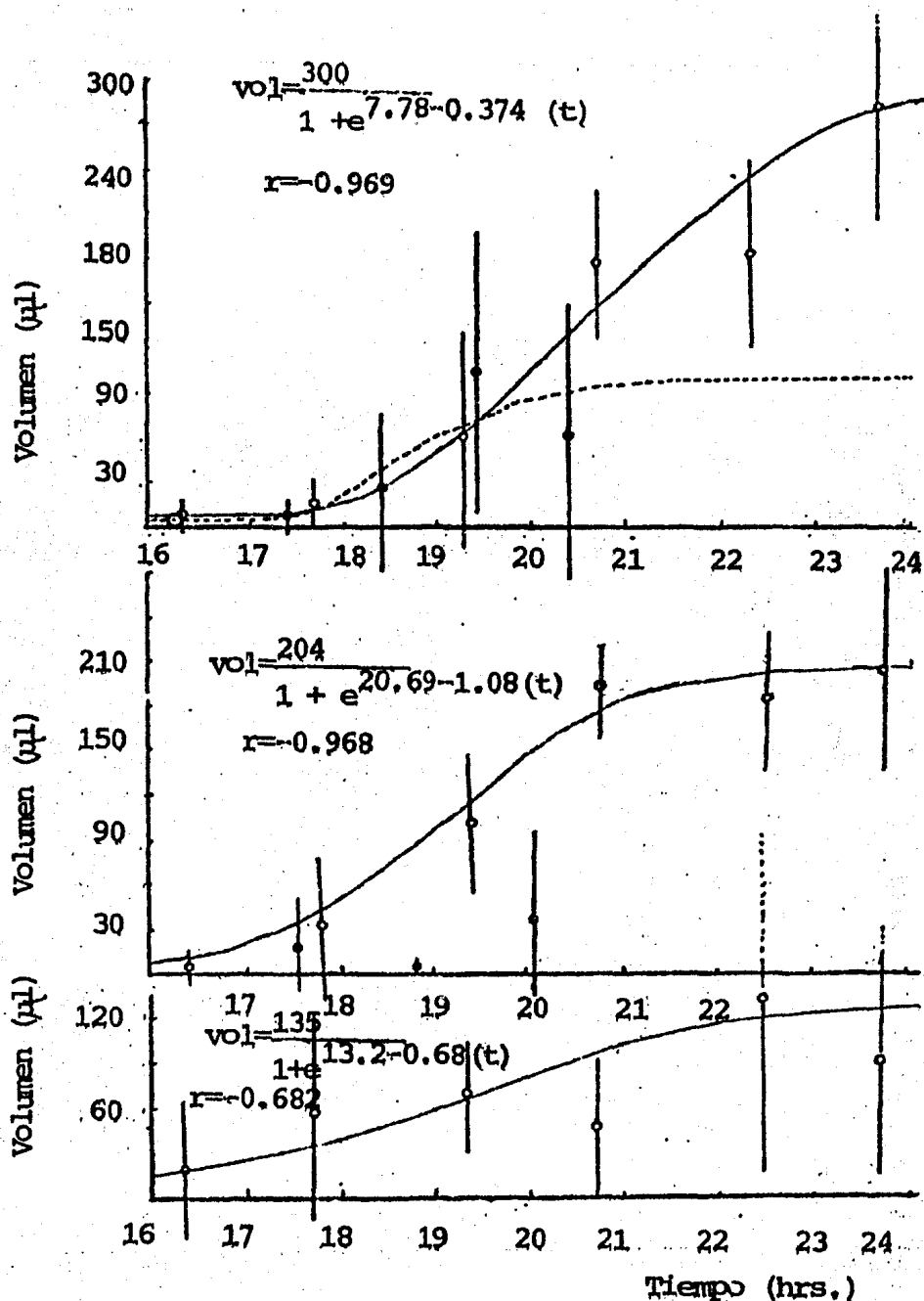


Figura 11: Curvas acumulativas de producción de néctar.
 a) Flores de primer día; b) Flores de segundo día; c) Flores de tercer día.

Las curvas fueron ajustadas según el método de Pearl (en Krebs, 1978) para una logística. La línea continua y la ecuación al lado es para flores sin dañar, la punteada es para flores dañadas.

• Flores dañadas (día 20 de julio, N=6 +- D.E.)

○ Flores sin dañar (Días 23 de julio, N=10, +-D.E.)

Las flores de primer día producen mayor cantidad de néctar, mientras que las flores de tercer día producen menos que las de segundo, y las de cuatro días de edad prácticamente ya no producen. La curva de producción de néctar no se siguió después de las 24 horas porque las flores de primer día ya estaban completamente llenas.

Con respecto a la concentración de azúcares en equivalentes de sacarosa para el 23 de julio (figura 11 bis.) la mínima es en flores de primer día a las 17:30 y la máxima en flores de tercer día a las 16 horas; quitando los dos primeros observaciones para cada día que son los que siempre difieren más del valor medio, la concentración da una media de 16.9% para las flores del 23 de julio y de 15.4% para las del día 20 de julio.

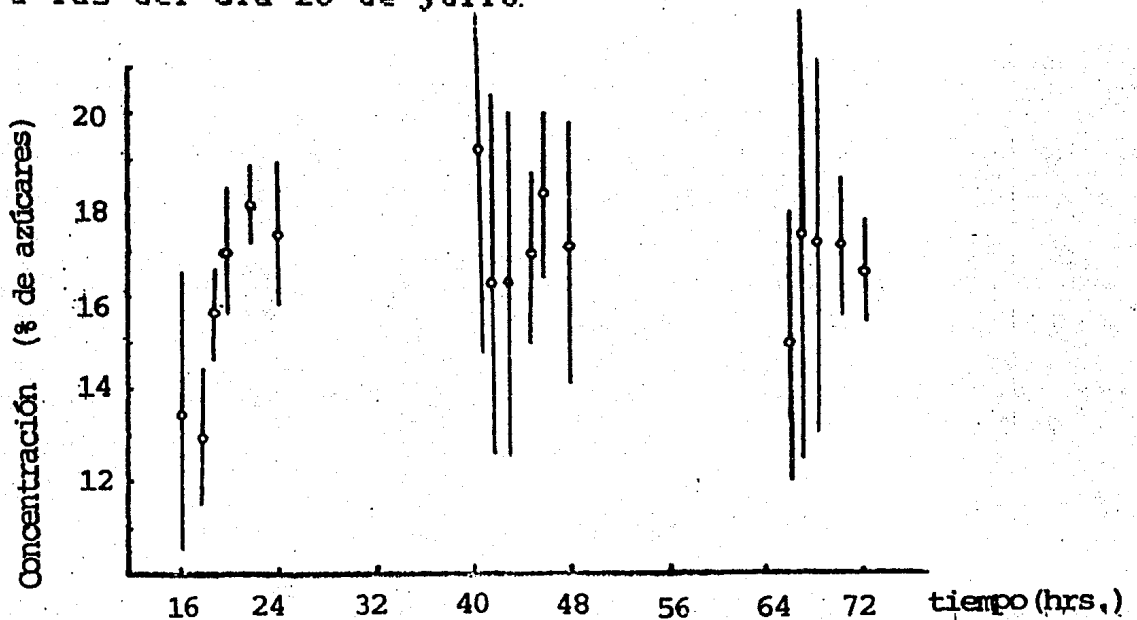


Figura 11 bis.: Concentración de azúcares en el néctar, en porcentaje de equivalentes de sacarosa. Cada punto es el promedio de 10 observaciones, más menos una desviación estandard.

La cantidad de aminoácidos libres en el néctar fué de 0.39mM para el 23 de julio y de 1.5mM para el 20 de julio.

3. - Visitantes.

Los animales que se registraron interactuando con alguna parte de la planta de M. brachystachya estan en la tabla 1 (ver apéndice 3). Como se ve se pueden agrupar en tres grandes categorías:

1. - Depredadores: animales que le causan daño a la planta sin aportar nada a cambio, este es el grupo mas grande. Los animales pueden comerse las hojas (como los conejos), los botones (como los ratones) o los frutos (como los conejos y Carpodacus mexicanus) o parasitar a la planta (como los áfidos).

2. - Ladrones: en realidad es un subconjunto de la categoría anterior, son animales que depredan las flores, robando el néctar o el polen, ya que por sus maneras de manipular la flor no la polinizan. Así tenemos ladrones de polen (como las abejas) o de néctar (como las hormigas, Carpodacus mexicanus y Spinus psaltria). Algunos pueden llegar a dañar las flores, como C. mexicanus, que roba a las flores de dos maneras: legítimamente, por la abertura de la flor, pero debido al grosor de su pico la rompe o ilegítimamente haciendo un orificio en la base de la flor (figura 12).



Figura 12: Daños causados a las flores por algunos visitantes: a) Botón normal; b) Botón depredado por ratones; c) Flor de primer día, normal; d) Flor de segundo día con un agujero causado por Carpodacus mexicanus; e) Flor de segundo día, con una ruptura causada por una visita "legítima" de C. mexicanus; f) Cicatriz.

3. - Polinizadores: La evaluación de cuales animales son realmente polinizadores es muy difícil. Dentro de esta categoría vamos a colocar a todos los animales que visitaban legítimamente las flores y contactaban el estigma y las anteras. Los visitantes legítimos más comunes de noche son sin lugar a dudas los murciélagos, mientras que de día son los colibríes. Las mariposas diurnas y nocturnas también visitan Manfreda, aunque en forma escasa y no contactan los estigmas ni las anteras.

Tabla 1: Visitantes de Manfreda brachystachya

	Hojas	Botones	Flores	Frutos	
INSECTOS					
Afidos	1D	3D	3D	2D	
Hormigas	0	2?	3L	2?	Asociadas con los áfidos
Larvas	0	1D	0	1D	Aparentemente de coleóptero y díptero, sitio FC.
Abejas	0	0	3L	0	Principalmente <u>Apis mellifera</u>
Mariposas diurnas	0	0	1L	0	No contactaban anteras
Satúrnidos	0	0	1P	0	Solo se observó a dos, a las 20.00 hrs, sitio FC.
Esfíngidos	0	0	2P	0	No contactaban los estigmas, poco numerosos, al anochecer, sitio FC.
Noctúidos	0	0	1P	0	No contactaban las anteras, poco numerosos.
AVES					
<u>Carpodacus mexicanus</u>	0	1D	3D	1D	El principal ladrón y destructor de flores.
<u>Spinus psaltria</u>	0	0	1D	0	Al principio de la floración, sitio FC.
<u>Calothorax lucifer</u>	0	0	2P	0	En los dos sitios.
<u>Eugenes fulgens</u>	0	0	2P	0	En los dos sitios, nunca territorial
<u>Hylocharis leucotis</u>	0	0	2P	0	En el sitio FC.
<u>Cynanthus latirostris</u>	0	0	2P	0	En el sitio FC, territorial, solo un macho.
MAMIFEROS					
<u>Sylvilagus floridanus</u>	3D	3D	0	3D	El depredador mas importante de <u>Manfreda</u> .
Ratones	0	2D	1D	0	Destruyen algunas flores y botones, principalmente en FC.

Tabla 1 (Cont.)

<u>Leptoncyteris</u> <u>verbabuenae</u>	0	0	3P	0	Se atraparon 6 en el sitio FC entre las 20:30 y las 21.15, todos menos el primero transportaban polen de <u>M. brachystachya</u> .
<u>Anoura</u> <u>geoffroyi</u>	0	0	1P	0	Solo se capturó uno en FC, con gran cantidad de polen de <u>M. brachystachya</u> en el pecho.

En una escala del 0 al 3 se encuentran agrupados los animales que interactúan con M. brachystachya: 0 es que no hay interacción y 3 que esta es muy intensa. Las categorías pueden ser: D depredador, causa daño evidente a la planta; L ladrón, visita las flores pero no poliniza, solo roba néctar o polen; P polinizador, visita las flores y podría ser polinizador según nuestras observaciones; ? para las hormigas, no se sabe si actúan como ladronas, depredadoras o beneficie su presencia a la planta.

IV) Discusión. Cruden (1976 b) propone un índice de hibridización (O. C. I.), que es la suma de tres características de la flor (diámetro, la separación temporal entre la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma y la separación espacial entre anteras y estigma), sus valores van de 0 a 5. Para Manfreda brachystachya obtenemos un valor de 5, el máximo posible, sugiriendo esto que la planta es xenógama y polinizada por animales.

La flor de M. brachystachya corresponde a las flores de tipo "copa", según la clasificación de Salas (1973) para flores de murciélago que se mencionó anteriormente. Dentro de este grupo Salas incluye a las flores de Agave, que se comportan de manera muy similar a las de Manfreda (tabla 2): las flores de las plantas de ambos géneros abren muchas horas antes de la dehiscencia; las dos son protándricas y la dehiscencia ocurre al atardecer o al anochecer; la producción de néctar es nocturna; a la mañana siguiente todo el polen es colectado temprano, de tal manera que no queda polen disponible hasta la noche siguiente. El estilo crece, y se vuelve receptivo uno o dos días después de la dehiscencia de las anteras (Howell y Roth, 1981; Wienk, 1969). Como se ve, el comportamiento de la flor de M. brachystachya es muy similar a la de los agaves, con la diferencia de que las flores de Manfreda tienen una vida más corta, y son un poco más pequeñas.

Los movimientos del estilo aparentemente tienen tres funciones: 1) que este no interfiera con los polinizadores, 2) que el estigma no sea dañado por los visitantes y 3) evitar la autopolinización. Al crecer el estilo y cambiar de ángulo queda cerca de la flor inmediata superior en la inflorescencia, y puede ser polinizado si la flor superior es visitada.

Tabla 2: Comportamiento de flores de Manfreda brachystachya, Agave sissalana y Agave palmeri.

	<u>M. brachystachya</u>	<u>A. sissalana</u>	<u>A. palmeri</u>
Abertura	10 h. antes de la de la dehiscencia	36 a 48h antes de la dehiscencia	-----
Dehiscencia	Desde las 19.00 h.	Al atardecer. Alrededor de las 20 hrs	
Polen disponible	Solo en la noche.	Solo en la noche.	Solo en la noche.
Producción de néctar	Nocturna.	Nocturna.	Nocturna.
Concentración de azúcar en néctar	16.9%	-----	-----
Aminoácidos libres en néctar	490mM	-----	495mM
Receptividad	24 horas después de la dehiscencia	36 horas después de la dehiscencia	-----

Los datos de concentración de azúcares y aminoácidos para M. brachystachya son para flores no dañadas, del día 23 de julio. Los datos de A. sissalana son de Wienk (1969), los de A. palmeri de Howell y Roth (1981), excepto los aminoácidos en el néctar, que son de Freeman et al. (1983).

Por lo tanto las flores de primer día se comportan como masculinas, son las que producen mas néctar y estan en proporción menos dañadas por los ladrones que las de los otros días, mientras que las flores de segundo y tercer día son femeninas, producen menos néctar y estan mas dañadas. Todo esto origina que haya por cada flor "masculina", dos "femeninas", pero la cantidad total de néctar en flores masculinas es similar a la cantidad total de néctar en flores femeninas.

La concentración de azúcares en el néctar ha sido estudiada por Baker (1978) y según sus datos la concentración encontrada para M. brachystachya queda dentro del rango de flores de mariposas, esfíngidos, colibríes y murciélagos, y la media es practicamente la misma que la obtenida por Baker para murciélagos. Con respecto a los aminoácidos libres en el néctar Baker y Baker (1975) concluyen que los síndromes de polinización nocturna tienen pocos aminoácidos, y que este podría ser un caracter modelado por la selección natural (Baker, 1978). Según este autor las flores polinizadas por esfíngidos presentan pocos aminoácidos porque si llevaran gran cantidad de estos dado el gran volumen de néctar que deben tomar cada noche podrían intoxicarse, los colibríes por otro lado complementan su dieta con

insectos, y los murciélagos con polen (Howell, 1974). Por otra parte la concentración obtenida para M. brachystachya en flores sin robar es cercana a la de esfíngidos, abejas de lengua larga murciélagos y colibríes.

Con respecto a la producción de néctar existen varias razones para pensar que la mayor tasa de visitas es alrededor del punto de máxima producción de néctar (Martínez del Río y Búrquez, 1983). Si asumimos que la curva de producción de néctar de M. brachystachya sigue una curva logística, la mayor tasa de producción será a la hora en la que se tenga $k/2$, donde k es la cantidad máxima de néctar, esto sería alrededor de las 21 horas (figura 11). Los visitantes registrados a esa hora fueron los esfíngidos, los satúrnidos y los murciélagos; de hecho todos los murciélagos se capturaron entre las 20:30 y las 21:15 horas.

Entre los candidatos a polinizadores tenemos a los colibríes, a los esfíngidos y a los murciélagos. Los colibríes no forrajean de noche (Baker, 1961) por lo que solo les tocan restos del néctar que sobra de la noche y el polen que dejan las abejas; los esfíngidos a pesar de ser muy abundantes en la zona rara vez visitan a las flores de Manfreda; los murciélagos las visitan activamente, son numerosos y llevan polen de Manfreda.

Por lo tanto las evidencias señalan que Manfreda brachystachya es un buen ejemplo de lo que Baker (1961) llama un "sistema combinado de polinización nocturna". En este sistema podemos considerar, basándonos en las características de la flor y los visitantes observados, que los polinizadores mayores van a ser murciélagos (especialmente Leptonycteris verbabuena), los polinizadores menores son otros murciélagos (como Anoura geoffroyi), esfíngidos y colibríes, y los principales ladrones son Carpodacus mexicanus que al robar néctar y romper flores compete con los polinizadores y hace al recurso más impredecible y Apis mellifera que al robarse el polen restringe el papel de los animales diurnos como polinizadores. Sistemas similares se encuentran en muchas plantas con flores de murciélago, como en Ceiba acuminata (Baker, Cruden y Baker, 1971) y en Agave palmeri (Howell y Roth, 1981), y posiblemente en la mayoría de las especies del género Agave.

Capítulo cuatro: Sistemas Reproductivos.

I) Introducción.

La fecundidad en las plantas tiene dos componentes: la producción de frutos y la producción de semillas. La producción de frutos ("fruit set") es el porcentaje de flores que producen fruto; la producción de semillas ("seed set") es el porcentaje de óvulos en flores polinizadas que se desarrolla en semillas y es dependiente de la producción de frutos, reflejando el número de veces que cada flor es visitada por los polinizadores (Cruden, 1976 a). El número de frutos y de semillas producidos por una planta puede estar controlado por: el número de flores y óvulos producidos; el número de semillas y frutos iniciados; o por el número de frutos y semillas abortados (Lee y Bazzas, 1982). A pesar de la gran importancia que tiene estos eventos en la vida y evolución de las plantas, se han hecho pocos intentos sistemáticos por evaluarlas, por esta razón en la tabla tres se presentan datos de la producción de frutos y de semillas para varias plantas polinizadas por murciélagos, tratando de esta manera que los datos sean comparables. La producción de frutos va de 12% en Bauhinia al 81% en Agave palmeri, dándose la mayor producción de frutos por polinización controlada cruzada ($x=72.14\%$), y la menor por autopolinización ($x=28.35\%$); que para la producción de semillas existen pocos datos.

En la siguiente sección se presentan los resultados de trabajos sobre el comportamiento de algunos de los factores antes mencionados en Manfreda brachystachya.

II) Material y método.

Se trabajó en el campo y en el invernadero. El trabajo de campo se hizo en los sitios JB y FC, descritos en el capítulo dos (figura 6).

En el invernadero del Instituto de Biología se transplantaron ocho rosetas en flor de Manfreda brachystachya tomadas de los alrededores del Jardín Botánico Exterior, para estudiar en condiciones controladas la producción de frutos y semillas.

Polen y Ovulos: Para conocer las características del polen y de los óvulos se cortaron flores frescas en el sitio FC. El polen se observó al microscopio óptico. Para calcular el número de óvulos se cortaron 50 frutos del sitio FC y se contó el número de semillas y de abortos, considerándose como el número de óvulos a la suma de estos dos.

Producción de frutos: Para investigar este componente de la fecundidad se delimitaron en los dos sitios cuadrados de 10 por 10 metros en los que se registraron a lo largo de la época de floración todas las flores producidas y posteriormente todos los frutos producidos, siendo la producción de frutos igual al total de frutos entre el total de flores.

Tabla 3: Producción de frutos y semillas en varias plantas polinizadas principalmente por murciélagos.

Especie	Condiciones	P. de frutos	P. de semillas	Referencias
<u>Carnigea gigantea</u>	Naturales	61.6%	- - - - -	Alcorn et. al. 1961.
	Contr. cruzada	70.9%	- - - - -	" " "
	Contr. auto	0.0%	- - - - -	" " "
<u>Bauhinia pauletia</u>	Naturales	12.0%	- - - - -	Heithaus et. al. 1974
	Contr. cruzada	66.7%	- - - - -	" " "
	Contr. auto	53.4%	- - - - -	" " "
<u>Passiflora mucronata</u>	Naturales	20.0%	- - - - -	Sazima y Sazima, 1979
	Contr. cruzada	61.0%	- - - - -	" " "
	Contr. auto	0.0%	- - - - -	" " "
<u>Agave palmeri</u>	Naturales	81.0%	70.0%	Howell y Roth, 1981
	Contr. cruzada	90.0%	84-89 %	" " "
	Contr. auto	50-70%	4-12 %	" " "
<u>Agave deserti</u>	Naturales	80.0%	- - - - -	" " "
<u>Agave parryi</u>	Naturales	90.0%	- - - - -	" " "
Promedio Naturales		x 57.4%	D. E. +-33.5	Coefficiente de variación 58.4
Promedio Contr. cruzadas		72.2%	+12.6	17.5
Promedio Contr. auto		28.4	+32.8	15.7

Naturales indica la producción de frutos o semillas obtenidas en poblaciones naturales, Contr. cruzada indica que se realizaron polinizaciones cruzadas en condiciones controladas, y Contr. auto que se realizaron autopolinizaciones controladas para investigar la autocompatibilidad.

Producción de semillas: Se calculó en el sitio FC cortándose 50 frutos escogidos al azar en los que se contaron las semillas y los abortos, la producción de semillas es igual al número de semillas entre el número de óvulos.

Receptividad: Para determinar la hora a la cual las flores son más receptivas y producen la mayor proporción de frutos y semillas se realizaron polinizaciones cruzadas, se uso polen de al menos cuatro plantas distintas, en el sitio FC y en el invernadero. En el sitio FC se polinizaron flores de segundo, tercer y cuarto día a las 19:30 y 22:30 y a las 7:30 y 12:30 del día siguiente, usando 12 flores para cada día/hora; posteriormente se evaluó la producción de frutos para cada día/hora. En el invernadero se hicieron polinizaciones en flores de segundo, tercer y cuarto día a las 24.00 horas y a las 9.00 del día siguiente, usando cuando menos 5 flores para cada día/hora; posteriormente se calculó la producción de frutos y de semillas.

Autocompatibilidad: Tratando de conocer si las plantas son autocompatibles, se hicieron autopolinizaciones con polen de la misma planta aunque de otra flor en las plantas del invernadero. Se realizaron a las 24.00 horas en cinco flores de segundo día y en nueve de tercer día; y se calculó la producción de frutos y de semillas para las flores de cada día.

Autopolinización y apomixia: Algunas plantas pueden producir fruto en ausencia de visitantes, ya sea por autopolinización o por apomixia. Para investigar si esto sucede en M. brachystachya se cubrieron 20 flores en el sitio FC y se dejaron sin más tratamiento, posteriormente se calculó la producción de frutos y de semillas. Para evaluar la importancia del polen de la misma flor en la producción de fruto se emascularon 20 flores en el sitio FC y se dejaron sin más tratamiento y se calculó la producción de frutos.

III) Resultados.

1) Polen:

Las seis anteras producen polen en grandes cantidades; estas se abren por una línea de dehiscencia longitudinal. En las inflorescencias el polen se libera a partir de las 19:00 horas (figura 10), y en flores cortadas de la planta se presenta la dehiscencia alrededor de las 20.00 horas.

El polen es de color amarillo brillante, pegajoso y los granos son pequeños y bastante frágiles. Su consistencia pegajosa dificulta que sea transportado por el viento, pero facilita el transporte por animales.

2) Óvulos.

El ovario es ínfero, con tres lóculos y cada lóculo presenta dos series de óvulos con placentación axial. Los primeros óvulos en diferenciarse son los distales, que también son más grandes y en consecuencia producen semillas más grandes, de forma triangular y casi planas; los últimos en formarse son los más cercanos a la inserción de la flor y generan semillas más pequeñas y redondeadas.

Aparentemente la mayor proporción de semillas formadas corresponde a los óvulos distales y la mayor proporción de abortos a los óvulos proximales.

El número (\bar{x} +- desviación estandard) de óvulos en flores frescas fué de 211 ± 18 , ($n=16$) y en los frutos fue de 205 ± 33 , ($n=50$), estos promedios no son significativamente distintos, $P > 0.1$.

3) Producción de frutos y de semillas en condiciones naturales:

En el sitio FC se etiquetaron 4838 flores, las cuales originaron 1912 frutos, lo que da una producción de frutos del 40%. En el sitio JB se contaron 1958 flores, que produjeron 385 frutos, por lo que la producción de frutos fue del 20% (figura 26).

El promedio de semillas por fruto en el sitio FC fué de 123 ± 51 , que dividido entre el número de óvulos da una producción de semillas de 60%, ($n=50$).

4) Curva de receptividad:

Los resultados de las polinizaciones cruzadas y las autopolinizaciones a distintas horas se muestran en la figura 13a. En las polinizaciones cruzadas en el invernadero, la máxima producción de frutos se da en la polinizaciones nocturnas del segundo día, mientras que las cruzadas en el campo y las autopolinizadas muestran una mayor producción de frutos en la noche del tercer día. Las flores de cuarto día prácticamente ya no originan frutos. Por lo tanto se puede considerar que las flores son receptivas las dos noches siguientes a las que liberan el polen.

En el invernadero la máxima producción de frutos con polinización cruzada fue de 50%, mientras que el de las flores autopolinizadas fue de 71%, por lo que se puede afirmar que en esta especie no hay problemas de autocompatibilidad con respecto a la producción de frutos. Por otra parte la producción de semillas en flores con polinización cruzada fue de 65 ± 12 ($n=9$) y en las autopolinizaciones de 44 ± 17 ($n=10$), siendo significativamente menor ($t=3.1$, $P < 0.01$) la producción de semillas en flores autopolinizadas.

La producción de semillas en flores con polinización cruzada en el invernadero decrece linealmente con el tiempo, presentando un máximo a las 50 horas de que abre la flor y durando la receptividad (a este respecto) unas 40 horas (figura 13b).

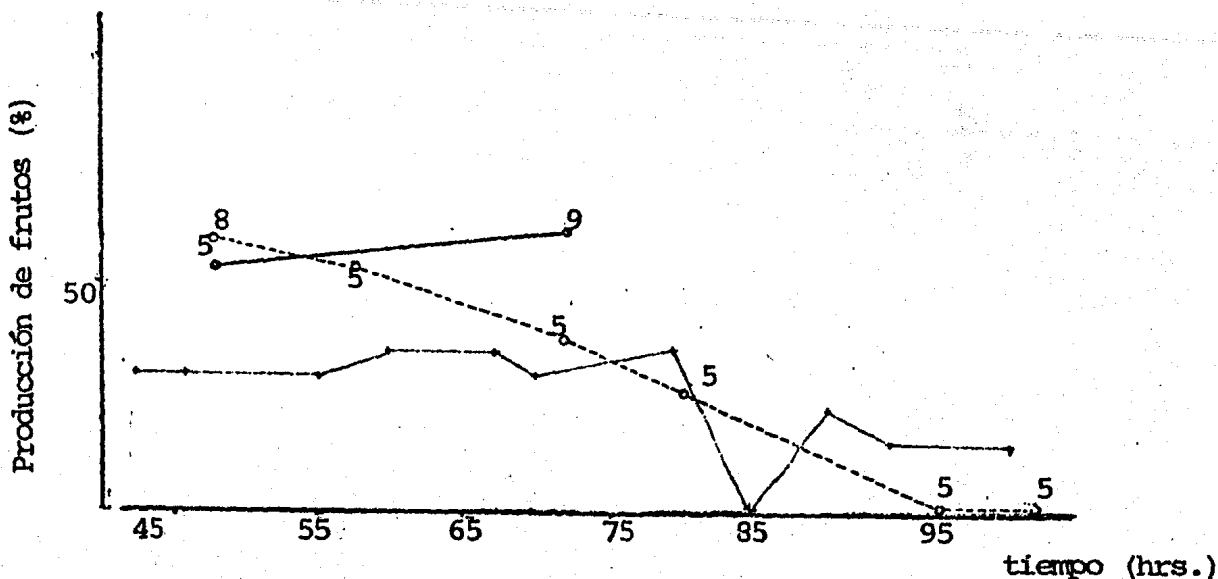
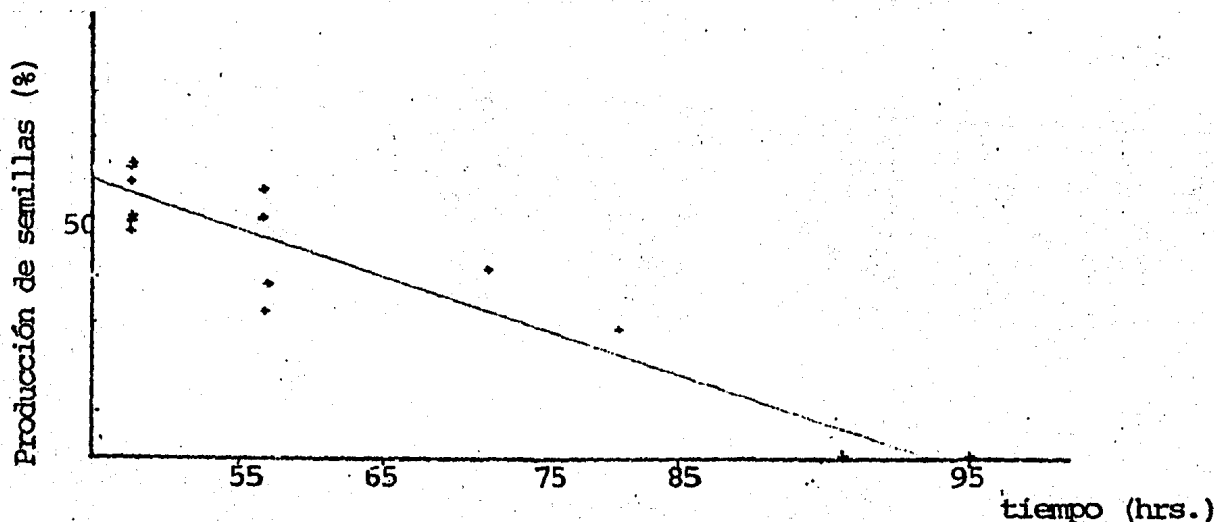


Figura 13: a. Porcentaje de la producción de frutos en el tiempo polinizaciones controladas de M. brachystachya. Los datos de porcentaje de producción de frutos se presentan con una transformación arcoseno.

- Flores autopollinizadas en el invernadero (N indicado en la parte superior del punto)
- Flores con polinización cruzada (N igual que el anterior.
- † Flores con polinización cruzada en el sitio FC (N=12)



b. Porcentaje de la producción de semillas en el tiempo en flores con polinización cruzada. Los datos en porcentaje de producción de semillas se presentan con una transformación arcoseno. Cada punto representa una flor. La recta es la regresión para todos los puntos, P<.005.

5) Autopolinización y apomixia.

De las 20 flores cubiertas ninguna dió fruto, por lo tanto la producción de frutos es de nula, las flores no pueden autopolinizarse sin ayuda de visitantes. Tampoco hay apomixia.

La producción de fruto en las flores emasculadas fue de 60%, por lo que se concluye que el polen de la misma flor no afecta en la producción de fruto.

IV) Discusión.

La producción de frutos de M. brachystachya podría parecer bajo si se le compara con los datos existentes para flores de Agave (tabla 3), pero es importante considerar que los agaves son semélparos, solo se reproducen una vez en su vida, mientras que M. brachystachya es iterópara, presenta varios eventos reproductivos en su vida. Si se compara en cambio con Bahuinia o con Passiflora, la producción de frutos es mas bien alta. No se encontraron evidencias de que los frutos o semillas iniciados sean abortados, todos los frutos iniciados llegan a producir semilla.

Las flores de M. brachystachya son autocompatibles, pero como en el caso de los agaves vamos a encontrar una menor producción de semillas en las flores autopolinizadas. Estos datos indican que la planta no presenta mecanismos de autoincompatibilidad genética (como los descritos por Lewis, 1979), y la menor producción de semillas es un posible reflejo de genotipos homocigos con viabilidad reducida. Para evitar la autopolinización se presentan mecanismos que podríamos llamar conductuales (Futuyma, 1979) descritos en la sección anterior como movimientos florales. Estos mecanismos son muy efectivos como demuestran los experimentos de autopolinización; además se observó que varias plantas cubiertas por la vegetación no dieron ningún fruto, al estar fuera del alcance de los polinizadores. Las flores de segundo y tercer día son receptivas y aparentemente no hay ningún descenso en la receptividad en la mañana, apoyando las observaciones de la sección anterior. Los visitantes diurnos podrían ser polinizadores si existiera polen disponible, y por lo tanto la influencia de los insectos ladrones de polen es importante al restringir la polinización a la noche.

La máxima producción de frutos obtenida en un solo evento de polinización fue de 75% (segundo día, 24 horas, polinización cruzada) y la máxima producción de semillas para un solo evento de polinización fue de 70% (mismo tratamiento que el anterior). No se evaluó el efecto de varios eventos de polinización en una flor.

Recientemente Heithaus, et. al. (1982), han criticado el uso de medidas de producción de semillas y frutos como índices del éxito de la polinización, basandose en datos sobre semillas y frutos iniciados pero abortados, sin embargo es muy aventurado generalizar sus conclusiones mientras no se tengan suficientes datos sobre esos aspectos para plantas relacionadas filética o ecológicamente, los resultados aqui presentados indican que cuando menos para M. brachystachya, la producción de frutos y semillas si se puede usar como índice de polinización, ya que todos los frutos iniciados producen frutos maduros.

Capítulo Cinco: Aspectos Poblacionales de la Reproducción.

I) Introducción:

A pesar del enorme desarrollo que han tenido en fechas recientes los estudios de poblaciones vegetales y de interacciones planta-animal, existen pocos trabajos que relacionen a los visitantes florales con la demografía de la planta (Heithaus et. al. 1982, y ver por ejemplo Harper, 1977). En este capítulo vamos a presentar aspectos poblacionales de la fenología, polinización, reproducción y biología de Manfreda brachystachya dentro del Pedregal de San Angel, C. U.

II) Material y métodos:

Se usaron dos sitios dentro del Pedregal de San Angel: FC y JB, descritos en el capítulo dos. La distancia en línea recta entre los dos sitios es de menos de dos kilómetros (figura 6).

Dentro de cada uno de los sitios se delimitó un área de 10 por 10 metros, y todas las rosetas de M. brachystachya que quedaron comprendidas dentro de esta área se etiquetaron, se mapearon, se les midió el diámetro de la cobertura, se registró si eran o no reproductivas y el daño que presentaban, si es que lo presentaban; esto se hizo al comienzo de la floración para cada uno de los sitios (principios de julio de 1982).

Con base en los mapas de cada uno de los sitios se exploró la distribución espacial por medio del coeficiente de dispersión (varianza/media) de las rosetas.

El sitio FC se visitó una vez por semana durante toda la época de floración y para todas las manfredas se tomaron los siguientes datos: número de botones, altura de la primera y última flor, número de flores funcionando en esa fecha, número de frutos y número de frutos abiertos. Estos mismos datos se tomaron para el sitio JB, pero las visitas se realizaron cada tercer día durante la floración y una vez por semana durante la fructificación.

En ambos sitios se registró la fecha en la que abrió cada fruto y en la que dejó de tener semillas, excepto para algunos frutos del sitio FC; en este sitio se escogió al azar la quinta parte del total de los individuos reproductivos, cortándoseles todos los frutos en cuanto estos fueron madurando y midiéndoseles la longitud para estimar por medio de una regresión la producción de semillas.

III) Resultados:

En el sitio FC se contaron 366 rosetas de M. brachystachya, de las cuales 86 eran no reproductivas (23%), y el resto, 280 eran posibles reproductivas (77%). Las posibles reproductivas a su vez se pueden subdividir en dos categorías: 78 que nunca llegaron a florecer, ya que la inflorescencia fue cortada por conejos (Sylvilagus floridanus) (21%) y 202 que sí florecieron (55%) (tabla 4).

Tabla 4: Distribución de individuos de Manfreda brachystachya.

	Sitio FC					Sitio JB						
	Nt	N	s	cd	t	P	Nt	N	s	cd	t	P
Número total	365	14.6	7.7	4.1	41.8	*	324	12.9	7.9	4.8	48.7	*
N. reproductivas	283	11.3	6.3	3.5	29.8	*	110	4.4	3.8	3.3	16.8	*
N. dañadas	71	2.8	2.4	2.8	10.8	*	52	2.1	2.0	1.4	3.0	**
N. no rep.	82	3.3	3.2	3.3	8.1	*	214	8.6	5.3	3.3	23.5	*

Distribución de las rosetas según los mapas de los sitios. En cada sitio se marco un cuadrado de 10 x 10m y se dividió en 25 cuadrantes de 4m cuadrados cada uno. Para cada sitio y para cada categoría se calculó la media de individuos por cuadrante. Nt es el número total de individuos dentro de todo el cuadrado; N es el número promedio de individuos por cuadrado de 2 x 2m, s es la desviación standard, c. d. es el coeficiente de dispersión, calculado como la varianza entre la media; t es el valor de la prueba de t, calculado según Smith, 1980; P es el valor de la probabilidad, * < .001, ** < .005.

El sitio JB tenía 325 rosetas de M. brachystachya, 216 no reproductivas (66%), y 109 posibles reproductivas (34%), repartidas en 51 que nunca florecieron (16%) y 58 que dieron flores (18% del total) (tabla 4).

En ambos sitios el número de rosetas es similar, pero en el sitio FC la proporción de reproductivos es mayor que en el otro sitio. De los reproductivos, estos fueron depredados en mayor proporción en el sitio JB (tabla 4).

Todas las rosetas presentan un coeficiente de dispersión significativamente superior a uno (tabla 4), por lo tanto esta especie tiene una distribución agregada (Sokal y Rohlf, 1969). El menor coeficiente de dispersión corresponde en los dos sitios a las reproductivas dañadas.

Dentro de cada sitio el diámetro de la cobertura es significativamente distinto entre las rosetas posibles reproductivas y las no reproductivas (figura 14). Entre los sitios la cobertura total no es significativamente diferente, pero si son significativas las diferencias entre ambos sitios en el número de rosetas posibles reproductivas por una parte, y las no reproductivas por la otra. La media total en los dos sitios es similar debido a las distintas proporciones de reproductivas y no reproductivas entre los dos sitios. Las rosetas reproductivas y las no reproductivas presentan una mayor cobertura en el sitio JB, que las rosetas de las mismas categorías en el sitio FC (figura 14).

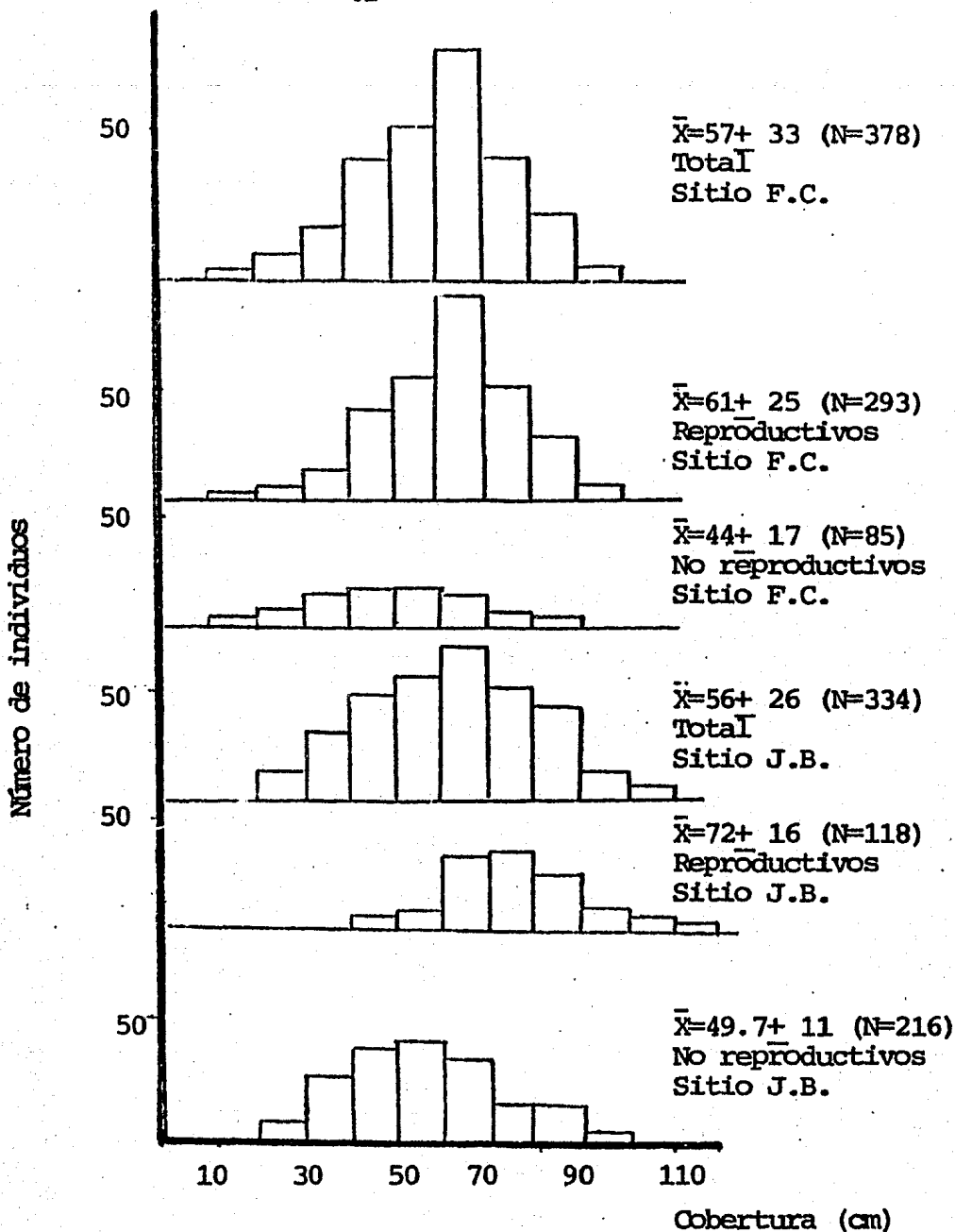


Figura 14: Histogramas de las coberturas de las rosetas en los dos sitios. La cobertura esta expresada como el diametro en cm, \bar{x} es el promedio de la cobertura para cada histograma, mas menos una desviación estandar, N es el tamaño de muestra.

Valores de t:

- Sitio FC: \bar{x} reproductivos vs. \bar{x} no reproductivos= 7.3, $P < 0.001$
- Sitio JB: \bar{x} reproductivos vs. \bar{x} no reproductivos= 13.9, $P < 0.001$
- Sitio FC vs. sitio JB: Medias totales= 0.37, $P > 0.7$
- \bar{x} reproductivos= 5.6, $P < 0.001$
- \bar{x} no reproductivos= 2.9, $P < 0.001$

Las alturas promedio de la primera y última flor son significativamente distintas entre los dos sitios (figura 15), siendo mas altas las inflorescencias en el sitio JB.

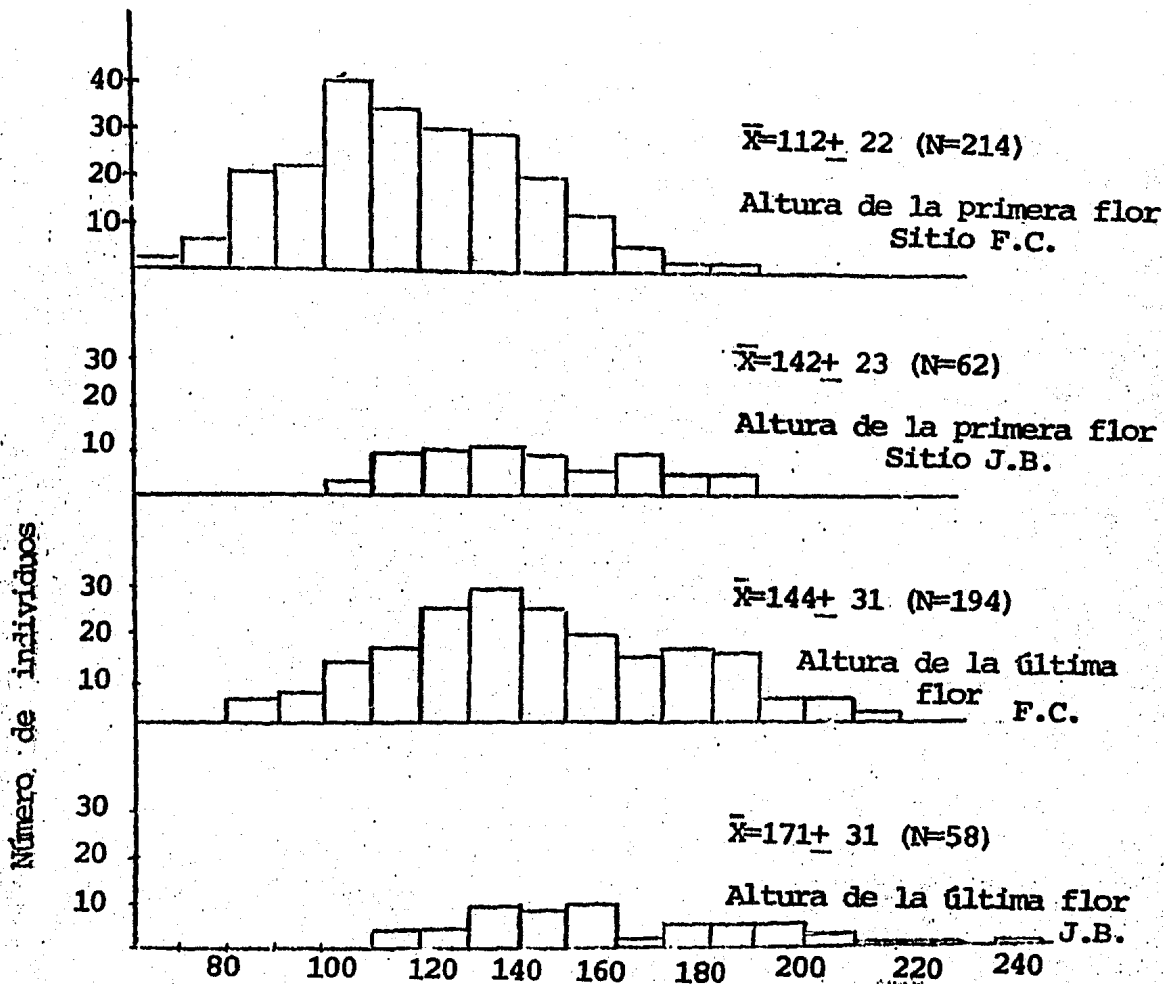


Figura 15: Histogramas de las alturas de la primera y de la última flor, en los dos sitios. \bar{x} es el promedio de altura mas menos una desviación estandar, N es el tamaño de la muestra.

Valores de t:

Altura promedio de la primera flor: \bar{x} FC vs. \bar{x} JB= 9.0, PC. 001

Altura promedio de la última flor: \bar{x} FC vs. \bar{x} JB= 5.7, PC. 001

Por otra parte el número de botones promedio por planta no es significativamente distinto entre los sitios, aun cuando, las plantas del sitio FC producen significativamente más frutos (figura 16).

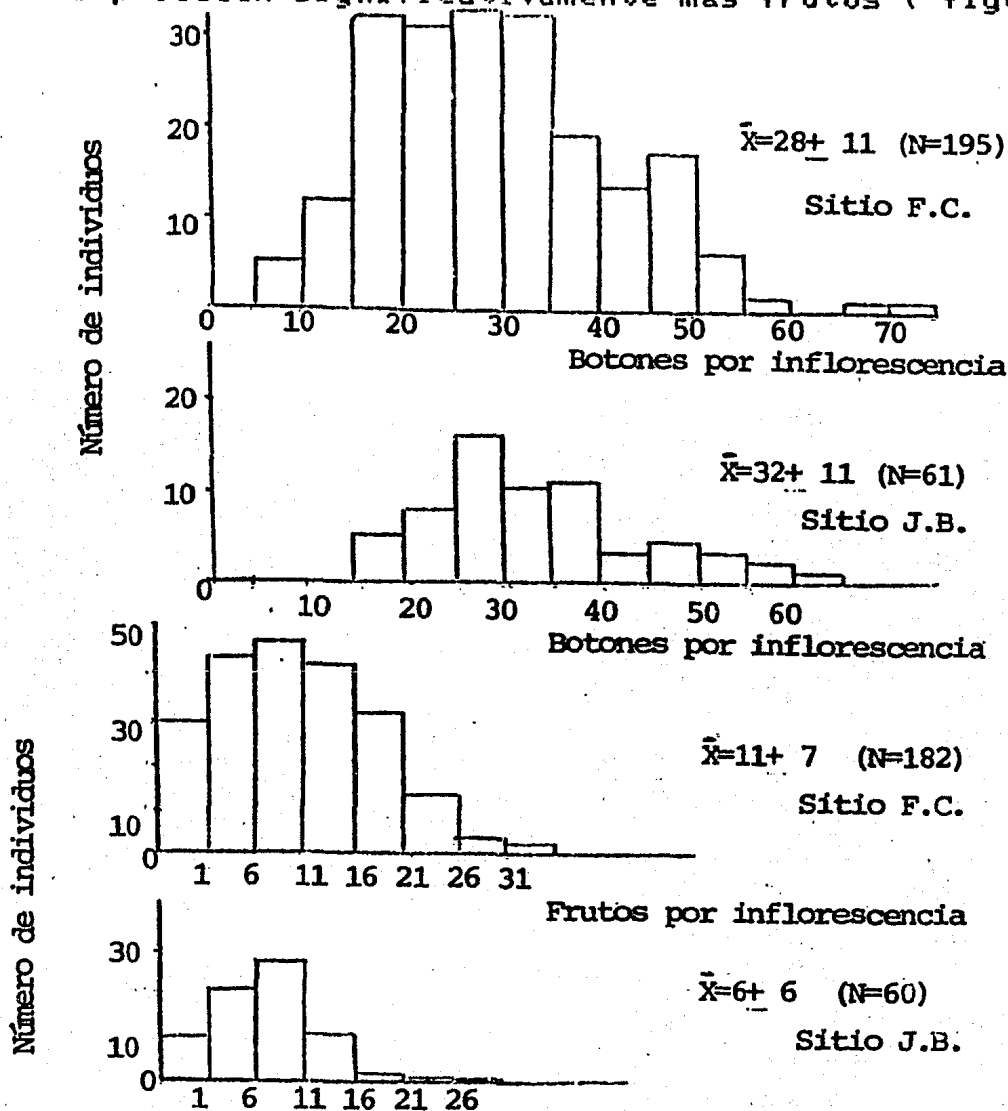


Figura 16 : Histograma del numero de botones y de frutos en cada inflorescencia. \bar{x} es el promedio más menos una desviación estandar, N es el tamaño de muestra.

Número total de botones para FC: 4838

Número total de botones para JB: 1958

Número total de frutos para FC: 1912

Número total de frutos para JB: 348

Valores de t:

Número promedio de botones por inflorescencia:

\bar{x} FC vs. \bar{x} JB= 0.7, P > 0.7

Número promedio de frutos por inflorescencia:

\bar{x} FC vs. \bar{x} JB= 5.1, P < .001

Para comparar el potencial reproductivo en los dos sitios se graficó en la figura 17 una medida de este, calculada como el número de botones por la altura final de la inflorescencia, contra la cobertura; las regresiones para los dos sitios son muy similares, lo que indica que las plantas en los dos sitios invierten de una manera parecida en la reproducción, solo que las plantas en FC se pueden reproducir desde tamaños mas pequeños.

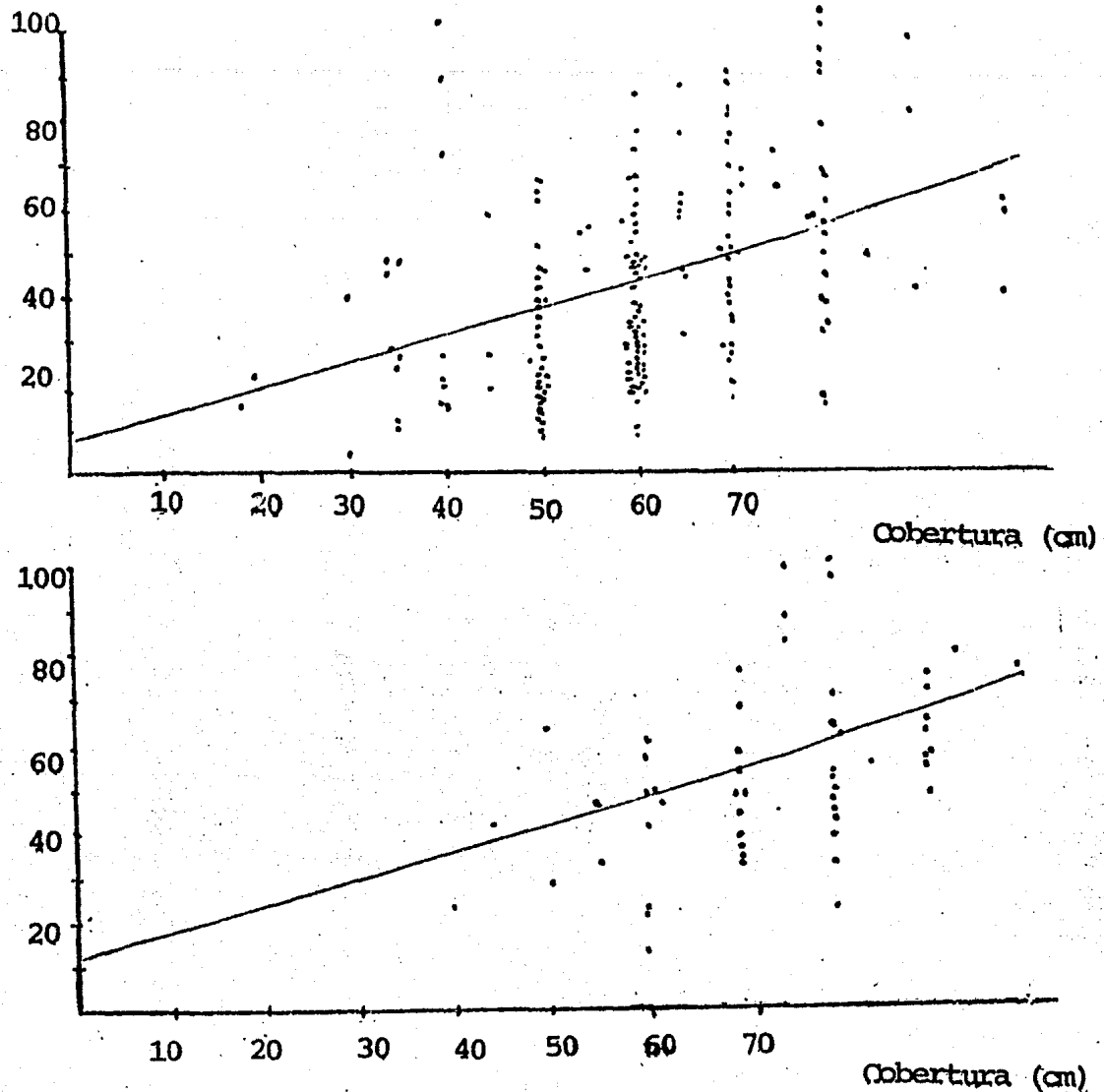


Figura 17: Potencial reproductivo contra cobertura. El potencial reproductivo se calculó para cada planta reproductiva multiplicando la altura final por el número de botones, la cobertura esta expresada como diámetro, en cm.
a) Sitio FC, N=194, $y = 0.58x + 8.54$, $r = 0.35$, $P < 0.005$
b) Sitio JB, N= 56, $y = 0.59x + 13.21$, $r = 0.33$, $P < 0.01$

Sin embargo a pesar de ser más grandes los individuos reproductivos del JB y en consecuencia invertir más en producir flores, producen una menor proporción de frutos que las plantas del sitio FC. La producción de frutos en el sitio JB es del 20%, mientras que en el sitio FC es del 40% (figura 16).

El comportamiento fenológico en ambos sitios se ilustra en la figura 18, incluyendo el número de plantas floreciendo, el número de flores funcionando, la tasa de producción de frutos, el número de frutos abiertos y una curva estimada de la liberación de semillas. En la figura 19 se encuentra graficado en porcentajes el número de flores y la producción de frutos obtenidos a partir de esas flores durante toda la floración, para los dos sitios.

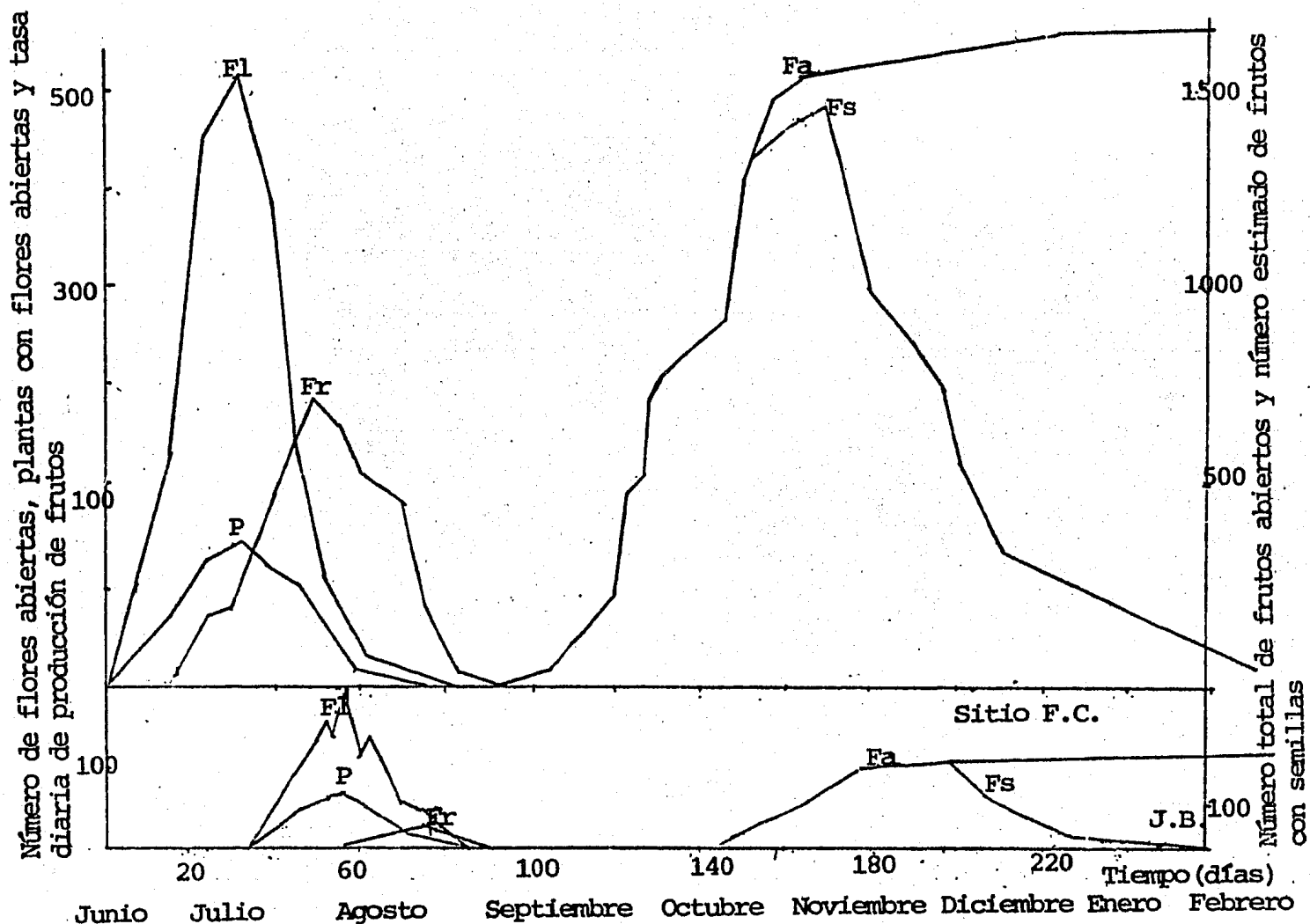


Figura 18: Comportamiento fenológico.

El día 1 es el 21 de junio.

fl: número de flores abiertas

p: número de plantas con flores abiertas

fr: tasa diaria de producción de frutos

fa: número total de frutos abiertos

fs: número estimado de frutos con semillas

La escala de fl, p y fr se encuentra a la izquierda de la gráfica, la de fa y fs a la derecha.

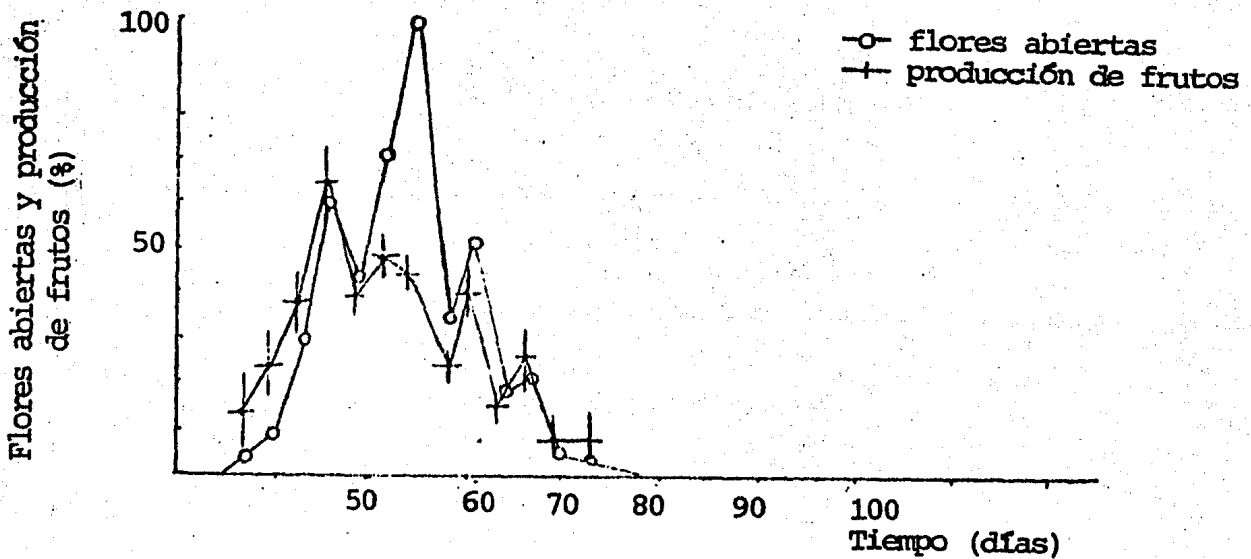
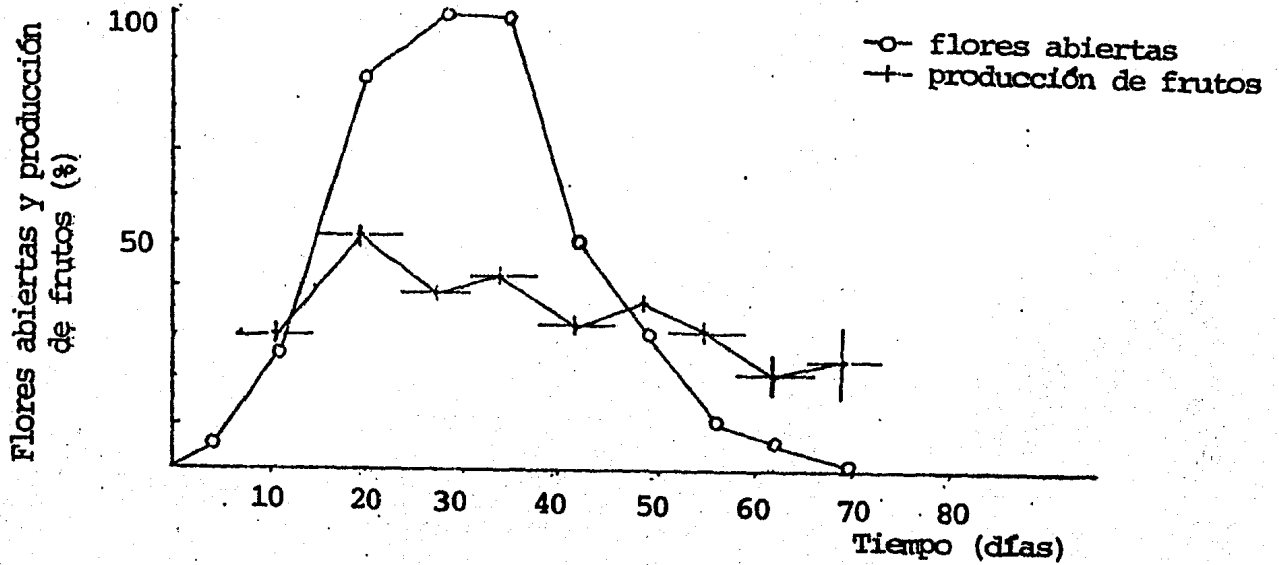


Figura 19: Porcentaje de flores abiertas y de producción de frutos en el tiempo. El porcentaje se calculó tomando como 100% al máximo número de flores abiertas en un sitio. Para obtener la producción de frutos se dividió el número de frutos producidos en una fecha entre el número de flores abiertas en esa fecha. Las barras horizontales en la producción de frutos representan la incertidumbre en la fecha de apertura de la flor, las barras verticales un error estándar. a) Sitio FC. b) Sitio JB.

En el sitio FC la floración comenzó el día 21 de junio y terminó el 30 de septiembre, el mayor número de plantas con flores fue de 143 y el mayor número de flores abiertas fue de 611, ambas el día 22 de julio; la mayor producción de frutos se obtuvo la semana del día 7 de julio al 15 de julio (50%); los primeros frutos comenzaron a abrir el 29 de septiembre y los últimos terminaron por el 4 de marzo de 1983. Se estimó que los frutos tardan ($n=65$) cuando menos 52 días en vaciarse. La tasa de producción de frutos es un reflejo del tiempo que tarda en pasar una flor a fruto, unos 20 días (figura 18 y 19).

Dentro del sitio JB la floración comenzó después, el 21 de julio y terminó antes, el 3 de septiembre, el mayor número de plantas floreciendo fue de 48 el día 14 de agosto y el mayor número de flores funcionando fue de 152, el 16 de agosto. La mayor producción de frutos se dio entre los días 5 y 7 de agosto (65%), los frutos comenzaron a abrir el 8 de noviembre y los últimos abrieron hasta el 14 de marzo (figura 18 y 19).

Es interesante hacer notar que en los dos sitios el máximo de producción de frutos se da unos 11 días antes del máximo de la floración (figura 19).

Para calcular el cambio en la producción de semillas en el tiempo, en el sitio FC se hizo una regresión del largo del fruto contra la producción de semillas (figura 20a); por otro lado la longitud de los frutos decrece con el tiempo (figura 20 b) y esto se considera que es un reflejo del cambio en la producción de semillas.

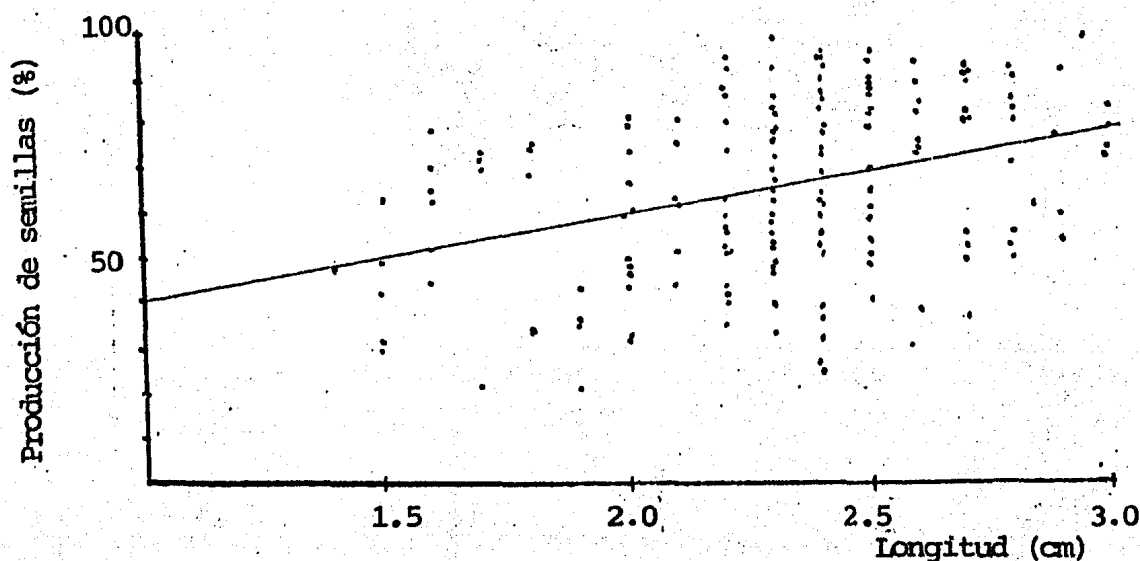
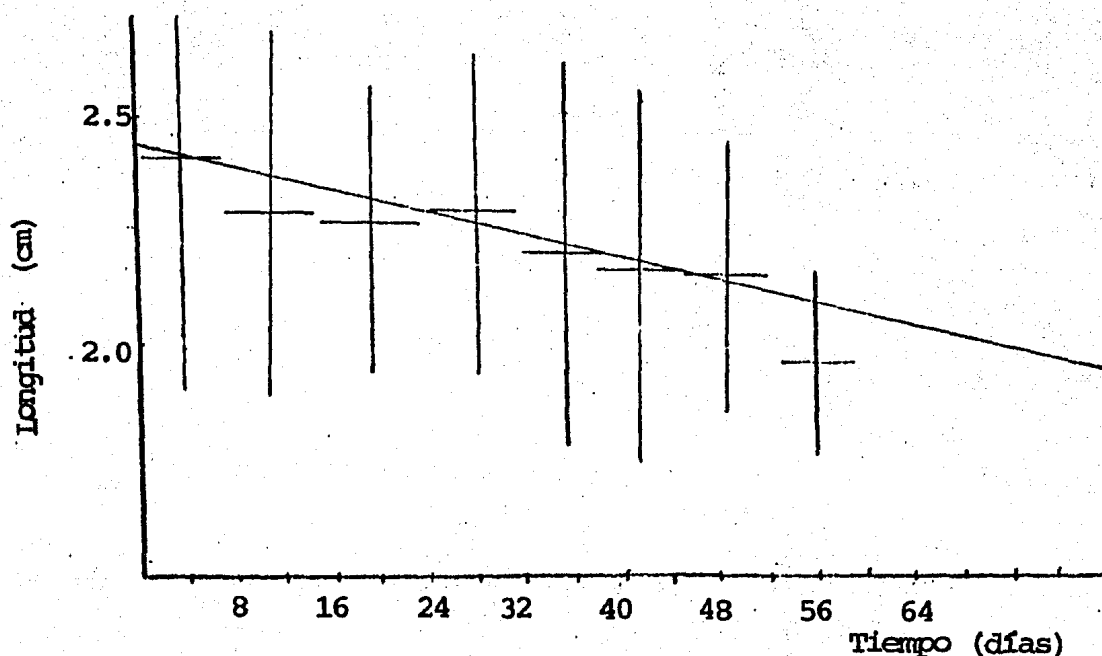


Figura 20: a. Producción de semillas contra el largo del fruto en el sitio FC. La producción de semillas se calculo dividiendo para cada fruto el número de semillas entre el número total del ovulos. $N=120$, $y=0.18$ $x+0.24$, $r=.36$, $P < .005$.



b. Longitud de los frutos contra el tiempo, en el sitio FC. El 21 de junio es el día 1. Las barras verticales representan una desviación estándar, las horizontales la incertidumbre en la fecha de apertura de las flores que originaron a los frutos.

Para explicar las diferencias en la producción de frutos entre los dos sitios y dentro de cada sitio en el tiempo se hicieron varias regresiones de producción de frutos contra: densidad de flores (figura 21), temperatura (figura 22), altura final de la inflorescencia (figura 23) y cobertura de la roseta (figura 24). La primera regresión, producción de frutos contra densidad de flores (figura 21) es significativa usando un ajuste exponencial para los dos sitios; las otras tres solo son significativas para el sitio FC. Es interesante señalar que la producción de frutos contra temperatura (figura 22) da una correlación negativa en el sitio FC, esto sugeriría que a mayor temperatura se producen menos frutos. Sin embargo en todos los casos el coeficiente de correlación (r) es muy bajo, lo que indica que la regresión solo explica parcialmente la relación.

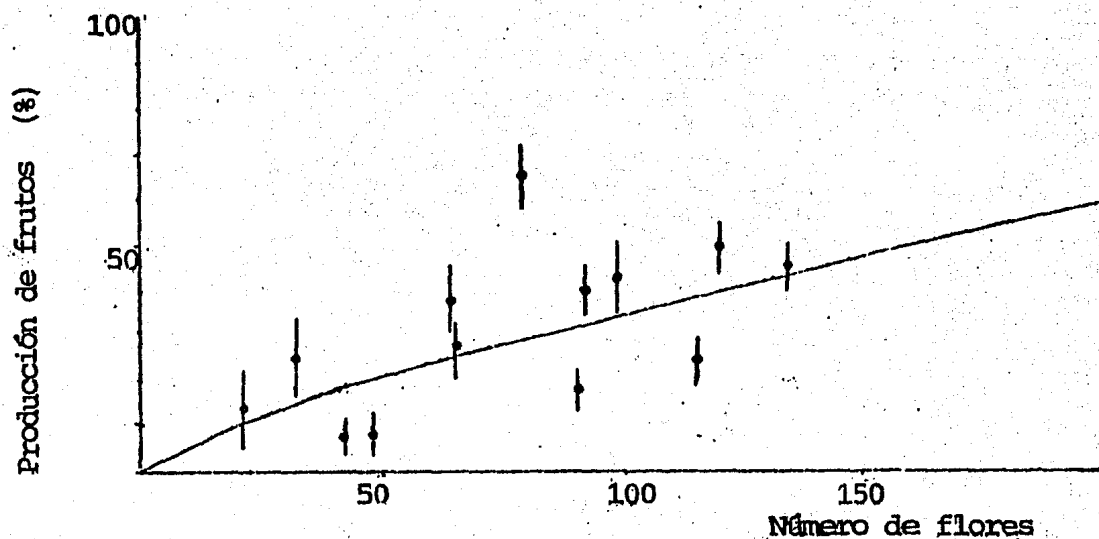
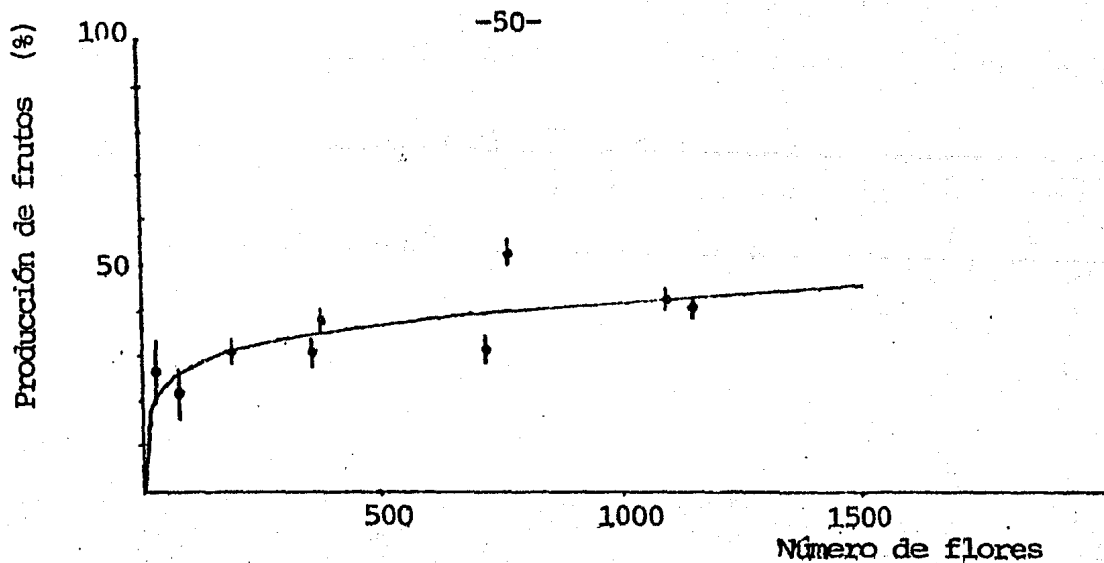


Figura 21: Producción de frutos contra densidad de flores. La producción de frutos se encuentra en porcentaje, evaluado como el número de frutos producidos en una fecha dada entre el número de flores, por cien. Las barras verticales representan un error estandar.

a) Sitio FC, $N=9$, $y = \bar{x} \exp .19 / 8.85$, $r=0.82$, $P<.005$

b) Sitio JB, $N=13$, $y = \bar{x} \exp .77 / 100.5$, $r=0.62$, $P<.01$

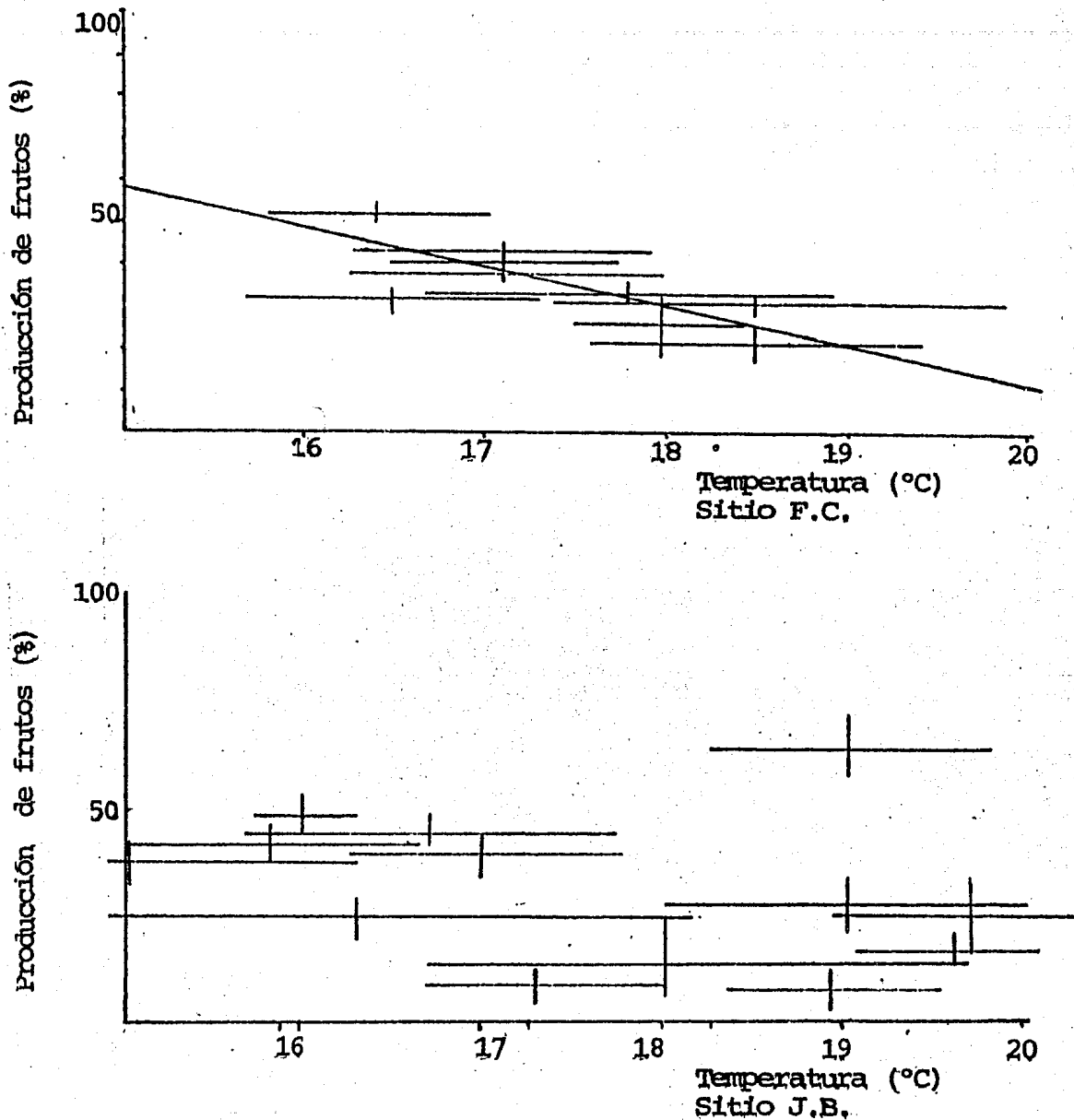


Figura 22: Producción de frutos contra temperatura al comienzo de la noche. Las temperaturas son el promedio de la temperatura a las 20.00, 21.00 22.00 y 23.00 horas en los días en que abrieron las flores que originaron los frutos.
a) Sitio FC, N=9, $y = -.093x + 1.97$, $r = -.76$, $P < .005$
b) Sitio JB, N=13, $P > .05$

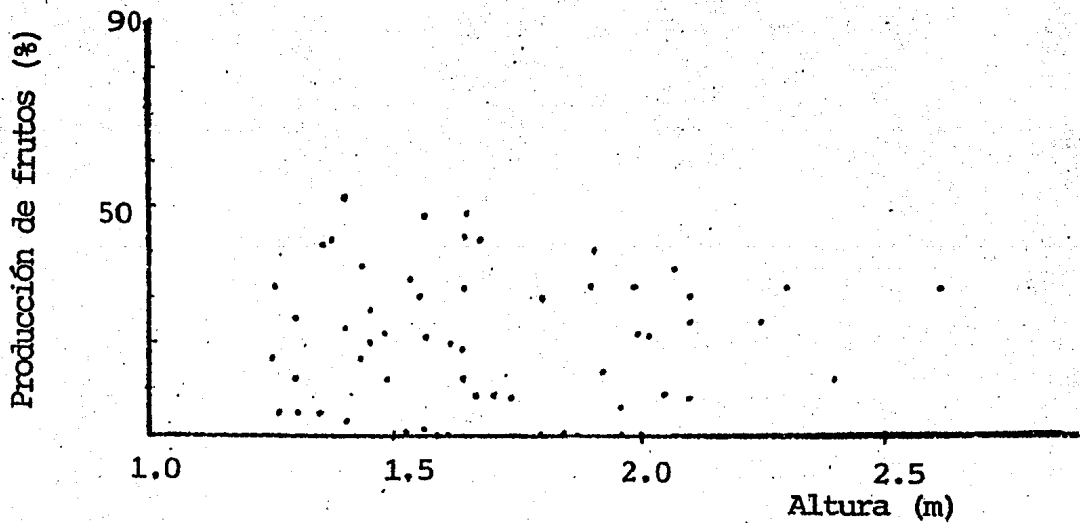
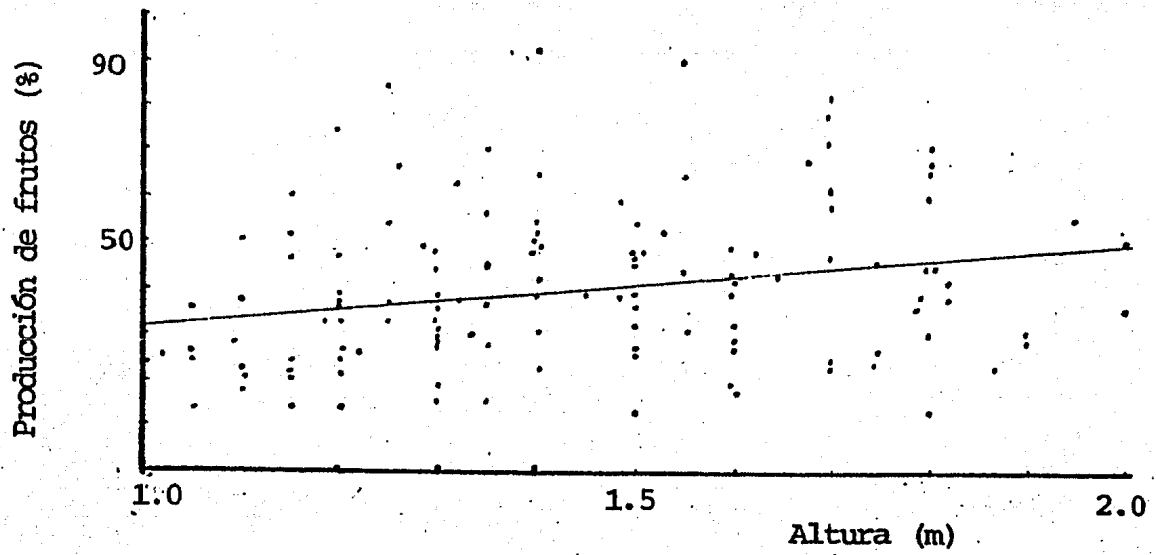


Figura 23: Producción de frutos contra altura final de la inflorescencia. (La escala en el eje de las x es diferente para las dos figuras)

a) Sitio FC, N=141, $y = .0017x + .169$, $r = .3$, $P < .005$

b) Sitio JB, N=58, $P > .05$

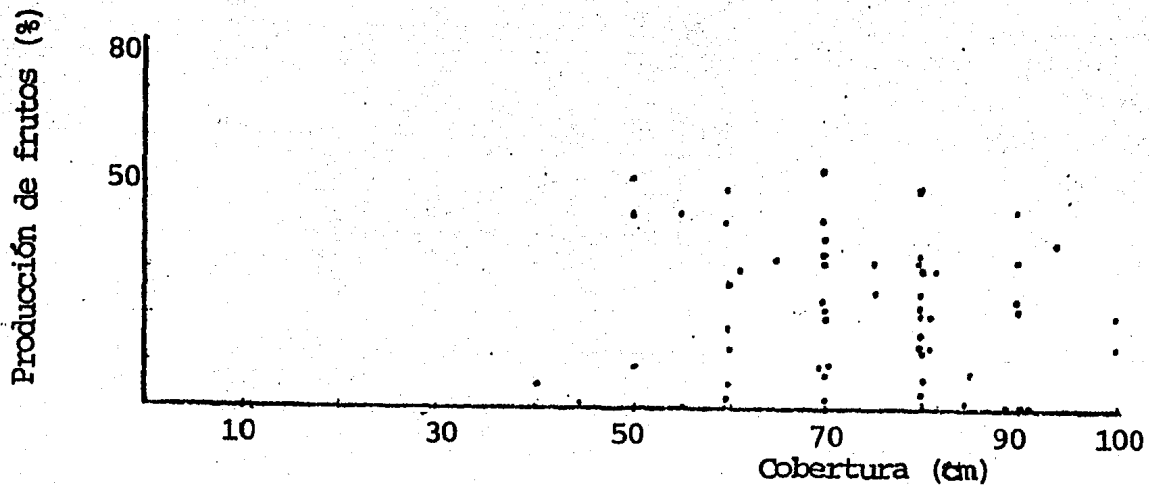
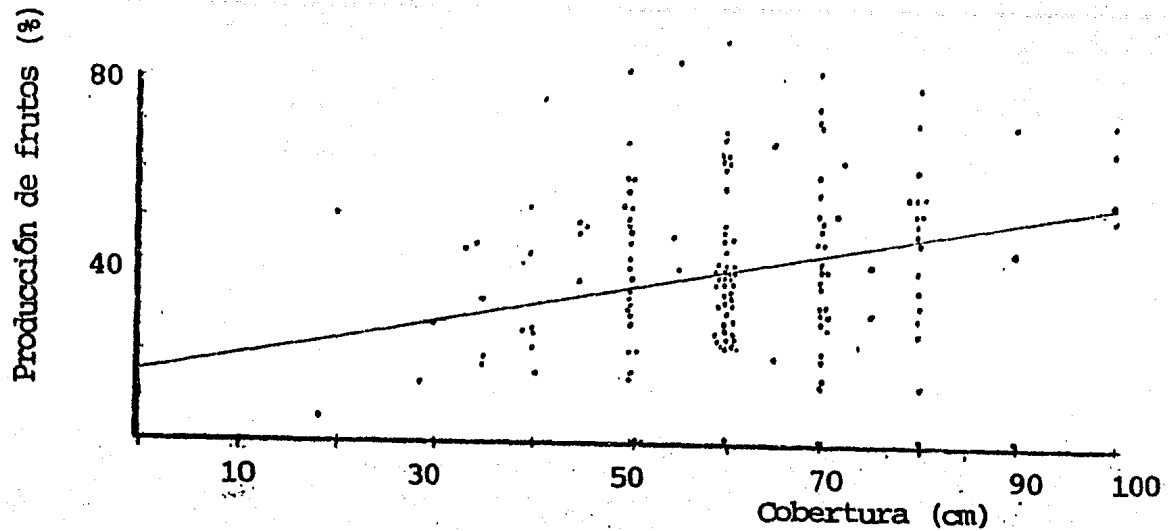


Figura 24: Producción de frutos contra la cobertura de la roseta.
a) Sitio FC, N=145, $y = .0034x + .169$, $r = .3$, $P < .005$
b) Sitio JB, N=63, $P > .05$

La figura 25 muestra el número de frutos producidos contra el número de flores abiertas para los dos sitios, tratando de encontrar de esta manera un equivalente a la "respuesta funcional" (Holling, 1959) suponiendo que al aumentar el número de flores, aumenta la actividad de los polinizadores y esto se refleja en una mayor producción de frutos, hasta un momento en el que se acuesta la curva, lo que significaría que se saturó el sistema de flores y ya no hay mas polinizadores disponibles; la forma de la curva nos hablaría del tipo de respuesta de los polinizadores al cambio en densidad de flores. La regresión lineal para cada sitio y para los dos combinados da altamente significativa el ajuste a una recta, sin embargo con tan pocos puntos es muy difícil saber si otra función describiría mejor la relación.

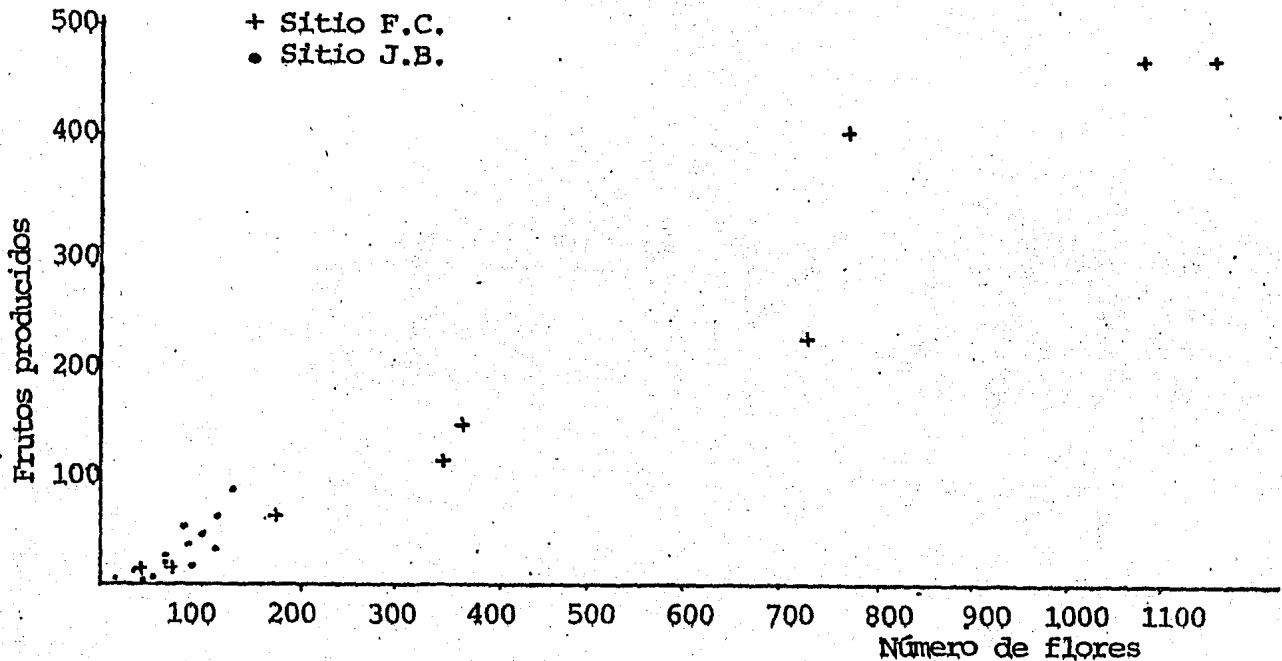


Figura 25: Número de frutos producidos contra el número de flores abiertas, para los dos sitios. Regresión ambos sitios: $y = .428x - 7.5$, $r = .98$, $P < .005$

IV) Discusión.

Las diferencias entre los dos sitios son notables a pesar de encontrarse a menos de dos kilómetros de distancia y dentro del Pedregal de San Angel. Las plantas son distintas en tamaño, fecundidad y comportamiento fenológico; las rosetas de JB son más grandes, en consecuencia sus inflorescencias son más altas, pero en términos generales la densidad de flores es menor, y producen menos frutos y por lo tanto menos semillas que las plantas de FC. En relación a estas diferencias morfológicas es posible preguntarse si tienen bases genéticas o son solamente fenotípicas, originadas por las distintas condiciones en las que se encontraban las plantas, lo mismo podemos preguntar en relación a las diferencias en los tiempos de floración, que obviamente tienen un fuerte efecto al reducir el posible flujo génico en forma de polen entre los dos sitios.

La máxima producción de frutos se da en los dos sitios antes de que se llegue a la mayor densidad de flores, esto se puede deber a varias causas: 1) a que se saturó el sistema, ya que no había suficientes polinizadores para todas las flores en el pico de floración (figura 21 y 25) o 2) al efecto de las abejas ladronas de polen, que aparentemente fueron más activas en los últimos 2/3 de la floración (cfr. Capítulo Tres), limitando el papel de los visitantes diurnos como polinizadores. El descenso en el tamaño de los frutos consideramos que indica un descenso en la producción de semillas, y esto posiblemente se deba también a los factores anteriormente señalados o a un agotamiento fisiológico a lo largo del evento reproductivo.

El potencial reproductivo en los dos sitios es similar (figura 17), pero en el sitio FC se pueden reproducir desde más chicas, haciendo en consecuencia que en este sitio las inflorescencias sean más bajas. Siendo las plantas más pequeñas que las del sitio JB en cambio dejan más frutos, esto aparentemente se debe a que uno de los factores más importantes para el paso de una flor a fruto es la actividad de los polinizadores, y que estos responden a la densidad de flores, entre más flores llegan más visitantes, aunque esta relación no necesariamente sea lineal (figura 21 y 25). En el sitio FC también juega un papel en la producción de frutos la altura de la inflorescencia y la cobertura de la planta, mientras que en el otro sitio no (figura 23 y 24) ; esto probablemente se deba a que en el sitio FC algunos reproductivos son muy pequeños, con inflorescencias muy bajas, y estas regresiones significativas indicarían que hay un límite inferior de altura de la inflorescencia para que sea visitado por los polinizadores, plantas menores de ese tamaño ya no son tan visitadas; en el sitio JB esto no sucede porque no hay plantas reproduciéndose lo suficientemente chicas para que queden debajo de este límite.

Respecto a la regresión de la producción de frutos contra altura final (figura 23) Schaffer y Schaffer (1977) sugieren que en las especies de plantas en las que los polinizadores seleccionan inflorescencias altas, se producirían inflorescencias cada vez más altas; lo cual originaría que en algunas plantas, como los magueyes (Agave spp.), solo pueda haber un gran evento reproductivo en su vida (semélparos) al producir una inflorescencia enorme, que requiere de muchísimos recursos. Dado que Manfreda es iterópara, esperaríamos que los polinizadores no visitarán preferencialmente inflorescencias más altas, y por lo tanto no hubiera correlación entre la altura de la inflorescencia y la producción de frutos. Nosotros encontramos que mientras en un sitio sucede lo que la teoría predice (JB), en el otro no (FC). Esto se podría deber a que Schaffer y Schaffer asumen que la altura de la inflorescencia esta enteramente dada por factores genéticos y que no hay correlación con el ambiente, pero nosotros creemos que las diferencias en las alturas están dadas por diferencias en las coberturas, y tal vez estas diferencias se deban a causas ambientales. Por otra parte aunque la heredabilidad de la altura de la inflorescencia fuera alta, faltaría saber si la selección es lo suficientemente fuerte y como interactúan

otros factores en relación a la altura; una inflorescencia tres veces más alta cuesta unas 27 veces más (apendice II), y estos recursos podrían haber sido invertidos en otras cosas, como producir más botones. Otros factores que se deben tomar en cuenta son las relaciones alométricas (plantas más grandes-estructuras más grandes) y la dispersión (plantas más altas pueden dispersar más lejos sus semillas, Harper, 1977).

El hecho de que todas las plantas se presenten agrupadas (tabla 4) es una consecuencia de la propagación vegetativa, la cual está muy generalizada en M. brachystachya. Es necesario tener en cuenta esta agrupación ya que varias rosetas pueden ser en realidad un mismo genotipo y esto modificaría grandemente los cálculos para flujo génico y tamaños efectivos de población. Por otra parte aunque una roseta solo presente unas cuantas flores abiertas, un grupo de rosetas puede presentar muchas lo cual es muy importante porque, como ya vimos, los polinizadores responden a la densidad de flores.

Harper (1977) dice "En el transcurso de su vida cada planta deja en promedio, un descendiente, un reemplazamiento". En la figura 26 hemos graficado los datos que tenemos para los dos sitios, traducidos a semillas. Comenzamos con la cantidad máxima de semillas que podríamos obtener si todas las plantas de ambos sitios se reprodujeran y tuvieran el mejor éxito reproductivo posible, para terminar con una aproximación al número final de semillas producido. Se puede ver que comenzamos para los dos sitios con un poco más de dos millones de semillas y terminamos en el sitio FC con cerca de 200 mil (alrededor del 10%), y con 30 mil para el sitio JB (1.5%). Sin embargo todavía nos faltaría conocer el destino de estas semillas, como es la dispersión y el establecimiento.

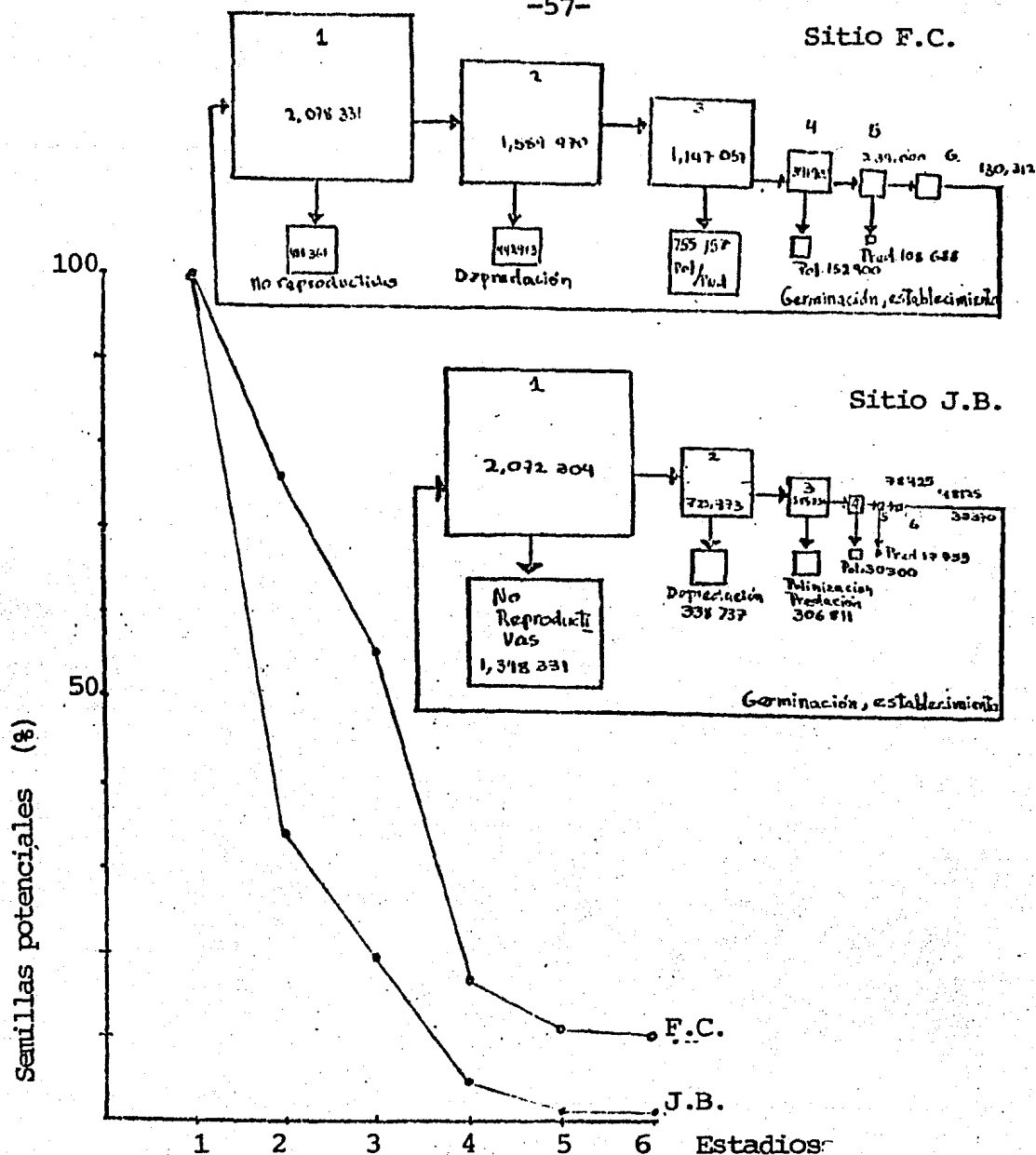


Figura 26: Diagrama de la producción de semillas para los dos sitios. En el eje de las "y's" se encuentran graficadas las semillas potenciales, esto es, la cantidad de semillas que se hubieran producido suponiendo una serie de circunstancias óptimas. El 100% es el máximo de semillas que hubieran podido producir cada uno de los sitios, un poco más de dos millones. En el eje de las "x's" y en el diagrama de flujo:

1. - Total máximo posible de semillas si todas las rosetas produjeran el máximo número posible de semillas (= número de rosetas por el promedio de botones por inflorescencia por el número promedio de botones por flor).
2. - Número de semillas si todos los posibles reproductivos dieran el máximo de semillas.
3. - Número de semillas si todos los posibles reproductivos no dañados produjeran el máximo de semillas.
4. - Si en todos los frutos producidos todos los óvulos pasaran a semillas.
5. - Son los frutos producidos por el promedio de semillas por fruto.
6. - Es una estimación de la cantidad real de semillas que maduran y caen al suelo.

En el diagrama de flujo se muestran los números y las fuentes de pérdida de cada "estadio".

Capítulo seis: Conclusiones.

La familia Agavacea fué propuesta por Hutchinson, en 1959, y México es tanto el centro de origen como el de dispersión de la familia (Berger, 1915). Sin embargo, a pesar de la importancia tanto biológica como comercial del grupo, no se conoce ningún trabajo formal que se haya hecho en México sobre la biología floral de algún miembro de la familia.

La flor de Manfreda brachystachya se comporta de manera muy parecida a la de los agaves, solo que es mas pequeña, más fragil y dura menos días. Tanto M. brachystachya como los agaves parecen tener como principal polinizador a los murciélagos, sin embargo como señala Vogel (1969, en Toledo, 1975) "... la generosidad hacia visitantes ilegítimos es una propiedad generalizada entre las flores quiropterofílicas", y muchos otros visitantes pueden ser polinizadores efectivos, constituyendo por lo tanto un buen ejemplo de los sistemas combinados de reproducción nocturna propuestos por Baker (1961). Entre los otros visitantes comunes tanto para Manfreda como para los agaves tenemos a los colibríes, sin embargo su importancia como polinizadores no ha sido evaluada.

A pesar de que M. brachystachya es una planta autocompatible, como aparentemente lo son también los magueyes, se requiere de la presencia de animales para que se produzcan frutos. Estos visitantes responden a la densidad de flores, visitando más los sitios donde hay más flores y estas flores en consecuencia dejan más frutos; de esta manera se pueden explicar parcialmente los cambios de la producción de frutos en el tiempo y las diferencias entre los dos sitios.

Las flores duran aproximadamente tres días; en el primero producen una gran cantidad de néctar y ofrecen polen, comportándose como "flores masculinas", las de segundo día ofrecen menos néctar, y se comportan como "femeninas", y son muy receptivas, las de tercero producen todavía menos néctar y también son "femeninas"; por último las de cuarto día prácticamente ya no producen néctar y son muy poco receptivas. Por lo tanto tendríamos en nuestras poblaciones cuando menos dos flores femeninas por cada flor masculina. Las diferencias entre ambos sitios, a pesar de estar a menos de dos kilómetros de distancia y dentro del Pedregal de San Angel son notables. Las plantas de un sitio pueden reconocerse de las del otro a simple vista; no sabemos si estas diferencias son solo fenotípicas o tienen bases genéticas, sin embargo considerando la poca distancia entre sitios, la gran movilidad de los polinizadores y la gran carga de polen que pueden llevar es posible que estas diferencias sean principalmente fenotípicas, resultado de la respuesta a distintas características del lugar y a diferentes niveles de perturbación.

La altura de la inflorescencia es un factor interesante, ya que si bien algunos autores la consideran muy importante en relación a la polinización (Waddington, 1979; Schaffer y Schaffer, 1977) solo nos resulta significativa para un sitio, con una dispersión de los datos muy grande. Creemos que esto se debe a que se están reproduciendo en ese sitio plantas muy pequeñas, ya que las condiciones edáficas y de competencia aparentemente afectan la edad de reproducción.

Es importante tener en cuenta que las poblaciones estudiadas representan casos de elevada densidad de inflorescencias, faltaría analizar poblaciones menos densas.

No sabemos de que se alimenten o donde vivan los murciélagos polinizadores de M. brachystachya en la temporada de secas, donde no hay mas que unos cuantos magueyes floreciendo en los alrededores. Sin embargo son poblaciones muy móviles, que realizan migraciones estacionales.

Según los datos existentes, la floración en el año de 1982 fue atípica ya que los ejemplares del herbario presentan flores de agosto a octubre y nuestros sitios lo hicieron de finales de junio a septiembre. Posiblemente se deba que ese año las lluvias se adelantaron.

Hemos visto que para producir unas cuantas semillas es necesario invertir muchos recursos en escapos, flores, polen, óvulos, néctar, frutos, etc. Falta evaluar todavía el destino de estas semillas, lo que les sucede a las plantas en el tiempo y los balances entre reproducción sexual y asexual, sin embargo no sabemos si se podrán seguir estudios de este tipo dentro del Pedregal de San Angel ya que la destrucción del mismo avanza a grandes pasos. En el momento de escribir la presente página, el sitio FC ya no existe, ha sido sustituido por un edificio. Las construcciones, caminos, basureros y plantas invasoras amenazan con la pronta e irreversible destrucción del Pedregal de San Angel. Dada la escasez de zonas verdes dentro de la Ciudad de México y su importancia como lugar de docencia e investigación, sugerimos fuertemente que se impulsen todo tipo de medidas y movimientos tendientes a la conservación del Pedregal de San Angel.

Apéndice I: Energética de los visitantes.

Las relaciones entre la polinización de las flores y los requerimientos energéticos de los polinizadores han sido ampliamente discutidos por varios autores (Heinrich, 1975, 1981; Heinrich y Raven, 1972). Un primer paso para conocer esto es saber los requerimientos energéticos globales del visitante, esto es, su presupuesto energético. No existe hasta el momento ningún presupuesto energético experimental para murciélagos nectarívoros. Scogin (1980) publicó una aproximación teórica, pero como vamos a ver presenta varios errores. Vamos a tratar primeramente de obtener una aproximación de la energía que necesita en sus diversas actividades un murciélago nectarívoro para mantenerse vivo:

a) Gasto energético en reposo: Krutzch (1955, en Scogin, 1980) propone nueve horas diarias de sueño, y si conocemos el peso del murciélago podemos encontrar la tasa de metabolismo basal, con la fórmula (Schmidt-Nielsen, 1979) $V O_2 = 0.676 M_b^{0.75}$, donde M_b es la masa del cuerpo en kilogramos, usando el peso promedio de Leptonycteris verbabuenae de 20 gramos, obtenemos un $V O_2 = 0.0346 \text{ l } O_2 / \text{h}$, y si tomamos el valor de que un litro de oxígeno metaboliza 5.0 kcal de carbohidrato, nos da una tasa de metabolismo basal de 0.179 kcal/h. Esta tasa corresponde bastante bien con la obtenida por McNab (1969, en Scogin, 1980) para murciélagos nectarívoros de 0.19 kcal/h. Scogin propone que el gasto energético durante el sueño es tres veces el metabolismo basal, McNab (1978 en McFarland et al., 1979) lo encuentra experimentalmente para vampiros, y fue 3.8 ml $O_2 / \text{g h}$. Usando este dato obtendríamos para L. verbabuenae en reposo 0.380 kcal/h, que es poco menos que la tasa de metabolismo basal por dos.

Por todo lo anterior, el gasto energético durante el sueño diario de L. verbabuenae sería entre $0.380 \times 9 \text{ horas} = 3.420 \text{ kcal}$ y $0.179 \times 3 \times 9 = 4.855 \text{ kcal}$.

b) Gasto energético durante el vuelo: Gould trabajando en Malasia (1978) encuentra que los murciélagos nectarívoros vuelan unas 6 horas diariamente, lo mismo encuentra Krutzch (1975 en Scogin, 1980) para murciélagos insectívoros. Sin embargo no todo el vuelo es igual de costoso ya que a veces revolotean y esta actividad requiere de mucha energía. Scogin propone que pasan 75% del tiempo en vuelo normal y el resto revoloteando. Mc Nab (1973, en McFarland et al., 1979) dice que el vuelo del vampiro es unas seis veces la tasa metabólica basal, pero Thomas encuentra para Phyllostomus hastatus (1971, en Scogin, 1980) para el vuelo normal 12 veces la tasa metabólica basal, y para el revoloteo 18 veces.

Por lo tanto usando 6 veces para el vuelo normal y 18 para el revoloteo obtenemos 9.504 kcal, usando 12 para el vuelo normal y 18 para el revoloteo nos da 14.500 kcal.

c) Gasto energético en otras actividades: las 9 horas restantes son utilizadas en actividades ligeras como vocalizaciones, movimientos, etc., y unas 5 veces la tasa metabólica basal parece ser una aproximación adecuada (Scogin, 1980) por lo que el gasto energético sería de 8.055 kcal.

El gasto energético diario total sería entonces la suma de los otros tres, que iría desde 20.1 kcal como mínimo hasta 22.741 kcal como máximo. Scogin obtiene 58 kcal diarias, el doble de lo aquí obtenido, al usar para calcular la actividad en reposo y en actividad ligera a un murciélago con un peso de 20g, pero para el vuelo a uno de 100g.

Este cálculo es supuestamente para la energía mínima que necesita un murciélago para permanecer vivo. Generalmente necesitará un poco más ya que no toda la energía puede ser utilizada, a veces se almacena parte o se invierte en otra actividad, como crecimiento, cambio de pelaje o reproducción.

Para calcular el presupuesto energético de los otros visitantes, los colibríes, podemos hacer una aproximación similar a la anterior, pero dado que su conducta y fisiología están muy bien estudiadas, se pueden usar una serie de regresiones, como la de King (en Montgomerie y Gass, 1981), el gasto energético de un colibrí sería igual a $2.24 W^{0.75}$ kcal/día, donde W es el peso del colibrí en gramos. Usando un peso de 5 gramos, que es lo que pesa Cyananthus latirostris, obtenemos un gasto diario de 7.600 kcal, una tercera parte de lo que requiere un murciélago.

Ahora podemos proceder a calcular cuántas calorías ofrece un flor promedio. El valor energético va a ser igual a $0.16 S^{1.04} J$ /micromoles, donde S es la concentración de azúcares en %, y J es un joule y si $1 \text{ cal} = 4.184 \text{ J}$ y la concentración promedio del néctar de M. brachystachya es de 16.9 % de azúcar, obtenemos la cantidad de 0.673 kcal/ml de néctar. Tomando en cuenta todas las categorías de flores podemos considerar que una flor rara vez va a tener más de 0.120 ml de néctar, por lo que una flor daría unas 80.07 calorías.

Por lo tanto un murciélago del peso de L. verbabuenae para permanecer vivo deberá visitar cuando menos 249 flores y un colibrí del peso de C. latirostris 95 flores diarias. Si se toma en cuenta que generalmente una inflorescencia presenta una sola flor abierta, cuando mucho tres, un murciélago deberá visitar inflorescencias de cuando menos 83 rosetas distintas y como L. verbabuenae generalmente forrajea en grupos (Howell, 1979), estos grupos deben visitar todavía un número mayor de inflorescencias. Tomando en cuenta la gran carga de polen que pueden llevar los murciélagos, su movilidad y el gran número de flores que deben de visitar, podemos suponer que causan un gran flujo de polen, manteniendo tamaños de población de Manfreda brachystachya bastante grandes.

Apéndice II: Costo de la altura de la inflorescencia.

Entre los diferentes factores que intervienen en el paso de óvulos a semillas, se ha propuesto que tal vez la altura de la inflorescencia sea un factor importante al atraer polinizadores (Waddington, 1979; Schaffer y Schaffer, 1977). En el presente apéndice se trata de resolver cuanto más le cuesta a una planta producir una inflorescencia más alta.

Para evaluar esto se colectaron 19 tallos de inflorescencias ya secos, después de terminada la floración, en frente del sitio FC, los frutos que presentaban se cortaron, se midió la longitud total y el peso de cada uno de los tallos, considerándose que el peso de los tallos secos nos daría una idea de la inversión que hace cada roseta en su inflorescencia.

Los resultados se encuentran graficados en la figura II. 1, como se observa pequeños incrementos en la altura ocasionan grandes aumentos en el peso de la inflorescencia, y en consecuencia de la inversión que realiza la planta.

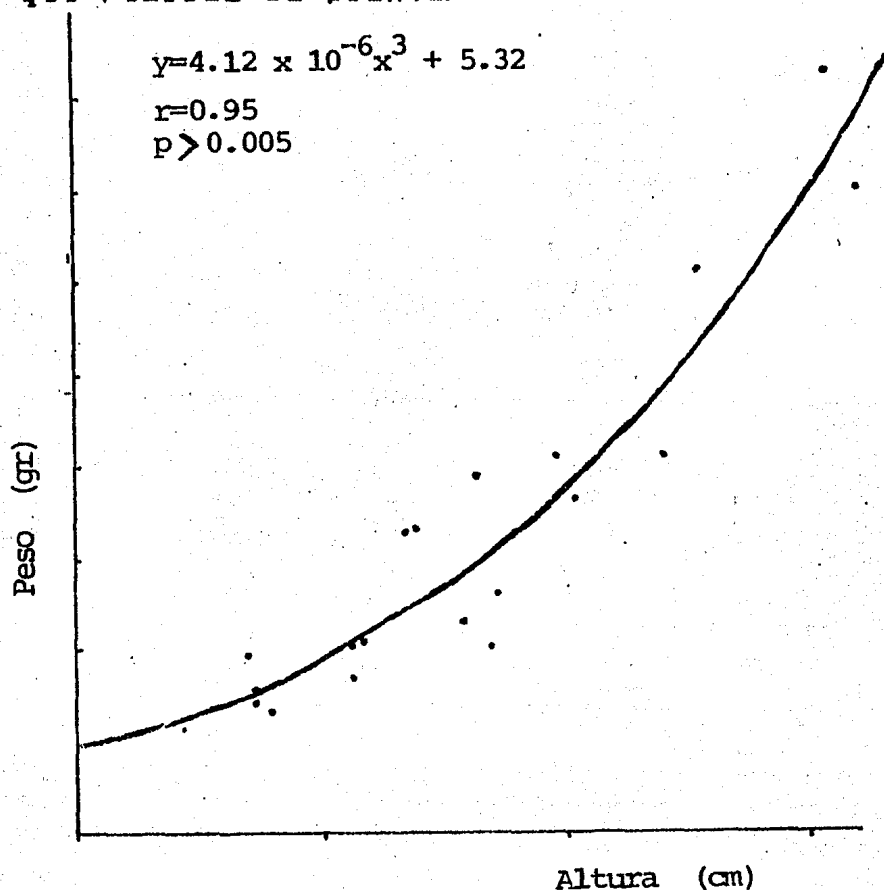
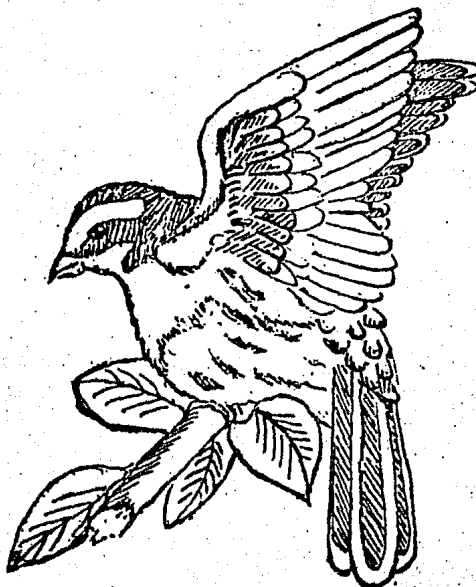


Figura II. 1: Peso fresco de la inflorescencia contra la altura final. Cada punto representa una inflorescencia.

Apéndice III: Los Visitantes.



Leptonycteris verbabuena (L. sanborni)



Victoria S. 41

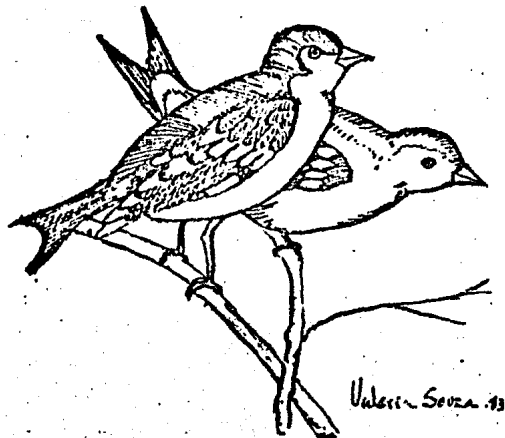
Carpodacus mexicanus (Gorrion de pecho rojo)



Eugenes fulgens (Colibrí negro) (Arriba), Hylocharis leucotis (Colibrí de pico rojo) (Abajo)



Cynanthus latirostris (Colibrí de pico ancho)



Spinus psaltria (Gorrioncito amarillo) (Macho y hembra)

Apéndice IV: Glosario.

- Antecología:** Sinónimo de biología floral y de ecología de la polinización.
- Anteras:** Estructura de una flor que produce y contiene al polen.
- Antesis:** Es el periodo en el cual las anteras y estigmas se exponen a los polinizadores.
- Apomixia:** Es una forma particular de propagación vegetativa, en la cual se producen semillas sin que el óvulo sea fertilizado.
- Autocompatibilidad:** Significa que el polen de la misma planta puede germinar producir semillas en igual proporción que el polen ajeno.
- Autoincompatibilidad:** Que el polen de la misma planta no germina en sus propios estigmas, o si germina no llega a fecundar el óvulo.
- Autopolinización:** Es la transferencia de polen de la antera al estigma de la misma flor o al de otra flor de la misma planta.
- Biología floral:** Es el estudio de las flores, del desarrollo de sus gametos, de los mecanismos de polinización y los patrones de cruce.
- Dehiscencia:** Apertura espontanea de una estructura vegetal madura, para liberar sus contenidos, puede presentarse en frutos, anteras, etc.
- Dicogamia:** Separación temporal de las funciones de una flor hermafrodita, así pueden ser protándricas (primero se libera el polen y después el estigma es receptivo) o protogínica (el estigma es receptivo antes de que se libere el polen).
- Estambre:** Parte masculina de una flor, esta formada por una antera y un filamento.
- Estigma:** Es la superficie apical del pistilo, que puede ser áspera o pegajosa y esta destinada a la recepción del polen.
- Estilo:** Es la porción de un pistilo que conecta al estigma con el ovario.
- Fenología:** Estudio de los fenómenos rítmicos de las plantas y la vegetación, como por ejemplo períodos de fructificación, floración, defoliación, etc.
- Iteróparo:** Organismo que presenta más de un evento reproductivo en su vida.
- Ladrón:** Animal que visita las flores y toma polen, néctar o ambos y no efectua la polinización.
- Movimientos florales:** Todos los cambios que sufre una flor durante su existencia como tal.
- Polinización:** Es el acto de transferir el polen de las anteras al estigma.

- Polinización cruzada:** Polinización entre dos plantas diferente.
- Polinizador:** Animal que transfiere polen de las anteras al estigma, y cuya acción produce, al menos potencialmente, semilla.
- Polinizador mayor:** Visitante para el cual hay evidencias que lo señalan como uno de los principales agentes polinizadores del sistema.
- Polinizador menor:** Visitante que por sus costumbres o número no es uno de los principales agentes polinizadores del sistema.
- Pistilo:** Es la estructura que contiene a los óvulos en las angiospermas, esta formado por un ovario, un estilo y un estigma.
- Protándrica:** Con respecto a una flor, que primero sucede la dehiscencia de las anteras, y después el estigma se vuelve receptivo (ver Dicogamia).
- Producción de frutos(fruit set):** Es el porcentaje de flores que originan frutos.
- Producción de semillas(seed set):** Es el porcentaje de óvulos en flores polinizadas que origina frutos.
- Respuesta funcional:** Es el cambio en la tasa de explotación de una especie de presa por el depredador, en relación a cambios en la densidad de la presa.
- Receptividad del estigma:** Es el período durante el cual el polen depositado en un estigma germina y produce semilla.
- Revolotear (hover):** Modo especial de vuelo, en el cual el animal permanece inmóvil en el aire, es característico de los colibríes, esfingidos y murciélagos nectarívoros.
- Semélparos:** Organismos que presentan un solo evento reproductivo en su vida, como la mayoría de las plantas del género Agave.
- Síndrome:** Conjunto de características similares que presentan las flores polinizadas por ciertos grupos de animales, así podemos hablar del síndrome de ornitofilia (polinizadas por pájaros), del síndrome de quiropterofilia (por murciélagos), etc.
- Visitante:** Todo animal que interactúa con la flor, ya sea ladrón o polinizador.
- Visita legítima:** Aquella que se realiza a la flor por la abertura de la corola.
- Visita ilegítima:** Aquella que se realiza a la flor por medio de un orificio practicado, generalmente, en su base.
- Xenógama:** Planta cuyas flores son generalmente polinizadas por plantas genéticamente distintas a ella.

LITERATURA CITADA

- Alcorn, S. E., S. E. McGregor y G. Olin. (1961) Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats, and honey bees. *Science*, 133: 1594-1595.
- Alvarez, S. F. J., J. L. Carabias, J. Meave del Castillo, P. Moreno C. D. Nava F., F. Rodriguez F., C. Tovar G., A. Valiente B. (1982) Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel, Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Baker, H. G. (1961) The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quart. Rev. Biol.*, 36: 64-73.
- Baker, H. G. (1970) Two cases of bat pollination in Central America. *Rev. Biol. Trop.* 17: 187-197.
- Baker, H. G. (1973) Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African Tropical Forests, en Meggers, B. J., E. S. Aryensu y W. D. Duckworth eds. *Tropical Forest Ecosystems of Africa and South America*, Smithsonian Institution Press, Washington.
- Baker, H. G. (1978) Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics, en Tomlinson P. B. y H. H. Zimmerman, *Tropical trees as living systems*, Cambridge Univ. press.
- Baker, H. G. (1979) Anthecology: Old testament, New testament, Apocrypha. *New Zealand J. of Bot.*, 17: 431-440.
- Baker, H. G. y I. Baker (1975) Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution, en Gilbert L. E. y P. H. Raven, *Animal and Plant Coevolution*, Texas Univ. press, Austin.
- Baker, H. G., R. W. Cruden y I. Baker (1971) Minor parasitism in pollination biology and its community function in the case of Ceiba acuminata. *Bioscience*, 21: 1127-1129.
- Bawa K. S. y J. H. Beach (1981) Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 68: 254-274.
- Berger, A. (1915) *Dei Agaven*. Jena, Verlag von Gustav Fischer.
- Butanda-Cervera, A., C. Vazquez-Yanes, L. Trejo (1978) La polinización quiropterofílica: Una revisión bibliográfica. *Biótica*, 3: 29-35.
- Cockrum, E. L. y Hayward (1962) Hummingbird bat. *Natural History*, 71: 38-43.
- Cruden, R. W. (1976a) Fecundity as a function of nectar production and pollen ovule ratios, en Burley, J., y B. T. Styles, eds. *Variation breeding and conservation of tropical forest trees*, Academic Press, New York.

Cruden, R. W. (1976b) Pollen-ovule ratios and pollination biology (manuscrito).

Cruden R. W., S. M. Herman, S. Peterson (1983) Patterns of nectar production and plant pollinator coevolution, en B. Bentley y T. Elias eds., Columbia U. p., New York.

Diego P. N. (1970) Contribuciones a la flora silvestre de los alrededores del Jardín Botánico de la UNAM. Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Enciclopedia de México (1977) Editorial Enciclopedia de México, México, Tomo I.

Faegri K. y L. Van der Pijl (1966) (1971) (1979) The principles of pollination ecology. 1^a, 2^a y 3^a ed., Pergamon press, Oxford.

Feinsinger P. (1976) Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. Ecol. Monogr. 46: 257-291.

Frankel R. y E. Galun (1977) Pollination Mechanism, Reproduction and Plant Breeding, Springer-Verlag, Berlin.

Frankie, G. W. (1975) Tropical forest phenology and pollinator-plant coevolution, en Gilbert G. E., y P. Raven ed., Coevolution of animals and plants, Texas Univ. press, Austin.

Free, J. B. (1970) Insect pollination of crops. Academic Press, New York.

Freeman C. E., W. H. Reid y J. W. Zaun (1983) Nectar amino acid in four species of Agave (Agavaceae). The Southwestern Naturalist, 28: 112-115.

Futuyma D. J. (1979) Evolutionary Biology, Sinauer, Massachusetts.

García Peña M. R. (1976) Polinización de Solanum rostratum Dunal (Solanaceae) en el Pedregal de San Angel, D. F. Mexico, Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Gentry, M. S. (1972) The Agave Family in Sonora. Handbook #399, U. S. Department of Agriculture, Washington, D. C.

Gilbert, L. E. y P. H. Raven eds. (1975) Co-evolution of animals and plants. Univ. of Texas Press, Austin.

Gill, F. B. y L. L. Wolf (1975) Foraging strategies and energetics of East Africa sunbirds at mistletoe flowers. Amer. Natur., 109: 491-509.

Gould, E. (1978) Foraging behaviour of Malaysia nectar feeding bats. Biotropica, 10: 184-192.

Grant, V. (1952) Isolation and hibridization between Aquilegia formosa y A. pubescens. El Alisio 2: 337-363.

- Grant, V. (1963) The Origin of Adaptations. Columbia U. p., New York.
- Grant, K. A. and V. Grant (1968) Hummingbird and their flowers. Columbia U. p., New York.
- Harper, J. L. (1977) Population biology of plants. Academic Press, London.
- Heinrich B. (1975) Energetics of pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 139-170.
- Heinrich, B. y P. Raven (1972) Energetics and Pollination Ecology. Science, 176: 597-602.
- Heithaus, R., P. A. Opler y H. G. Baker (1974) Bat activity and pollination of Bauhinia pauletia: plant pollinator coevolution. Ecology 55: 412-419.
- Heithaus, E. R., E. Stashko y P. K. Anderson (1982) Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by Bauhinia unguolata, a neotropical legume. Ecology 63: 1294-1302.
- Holling, C. S. (1959) The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly. The Canadian Entomologist, 91: 293-320.
- Howell, D. J. (1974) Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. Comp. Bioch. Physiol., 48: 263-276.
- Howell, D. J. y B. S. Roth (1981) sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. Ecology 62: 1-7.
- Hutchinson J. (1959) The families of flowering plants. 2^{ed.}, 2vol., Oxford U. p., New York.
- Janzen, D. H. (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21: 620-637.
- Janzen, D. H. (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203-205.
- Janzen, D. H. (1980) When is it coevolution?. Evolution 34: 611-612.
- Janzen, D. H. (1981) Evolutionary physiology of personal defense, en Townsend C. R. y P. Calow, eds., Physiological Ecology, Blackwell U. P., Oxford.
- Koopman K. F. (1981) The distributional patterns of New World Nectar-feeding bats Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 352-369.

- Krebs J. L. (1978) Ecology, 2nd ed., Harper and Row, New York.
- Lack, A. (1978) The ecology of the flowers of the Savanna tree Maranthes polyandra and their visitors, with particular reference to bats. Journal of Ecology, 66: 287-295.
- Lee T. D. and F. A. Bazzaz (1982) Regulation of fruit maturation pattern in an annual legume, Cassia fasciculata. Ecology 63(5): 1374-1388.
- Leepik E. E. (1977) Floral evolution in relation to pollination ecology. Today and Tomorrow Press, New Delhi.
- Levin, D. A. (1969) Assortative mating in Lythrum. Am. J. Bot. 56: 1-5.
- Levin, D. A. (1981) Dispersal versus gene flow in plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 233-253.
- Levin, D. A. y H. W. Kerster (1974) Gene flow in seed plants. Evol. Biol. 7: 139-220.
- Lewis D. (1979) Sexual incompatibility in plants. Edward Arnold Publ., London.
- Lloyd D. G. (1980) Demographic factors and mating patterns in angiosperms, en Solbrig O. T., Demography and Evolution in Plant Populations, Blackwell U. p., Oxford.
- Martínez M. (1939) Las plantas medicinales de México. Ed. Botas, México.
- Martínez del Río y A. Búrquez (1983) Temperature dependent pollination and nectar production in Mirabilis jalapa. Biotropica (enviado a publicación).
- Matuda E. (1975) Una nueva Manfreda de Guerrero. Cact. Succ. Méx. 20: 46-48.
- Mc Farland, W. N., J. B. Heiser y F. H. Pough (1979) Origin and general characteristics of Mammals, en Mc Farland, F. H. Pough, T. J. Cade y J. B. Heiser, eds. Vertebrate Life, Macmillan Pub. co. inc., New York.
- Montgomerie, R. D. y C. L. Gass (1981) Energy limitations of hummingbirds populations in a tropical and a temperate communities. Oecologia 50: 162-165.
- Mosquin, T. (1971) Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos 22: 398-402.
- Percival M. S. (1965) Floral biology. Pergamon press, Oxford.
- Proctor M. y P. Yeo (1973) The pollination of flowers. Collins, London.
- Ramírez Pulido, J., R. Lopez W., C. Mudespacher y I. Lira (1982) Catálogo de mamíferos terrestres nativos de México, Ed. Trillas, México.

- Rose, J. N. (1903) Studies of Mexican and Central American plants, III. Contr. U. S. Nat. Herb., 8: 15-23.
- Rzedowski, J. (1954) Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F., México). An. Esc. Cien. Biol. 8: 59-129.
- Rzedowski J. (1978) La Vegetación de México. LIMUSA, Mexico.
- Salas, D. S. (1973) Una bromeliacea costaricense polinizada por murciélagos. Brenesia, 2: 5-10.
- Sanchez, S. O. (1980) La flora del Valle de México. Ed. Herrero S. A., México.
- Sazima, M. y I. Sazima (1978) Bat pollination of the passion flower Passiflora mucronata, in Southeastern Brazil. Biotropica, 10: 100-108.
- Schaffer, W. M. y Schafer M. V. (1977) The adaptative significance of variations in reproductive habit in the Agavaceae, en Stonehouse, B y C. Ferris, Evolutionary Ecology, Macmillan Co. London.
- Schmid R. (1975) Two hundred years of pollination biology. An overview. The Biologist, 57: 25-35.
- Schmidt-Nielsen K. (1979) Animal Physiology: Adaptation and environment 2" ed., Cambridge U. p., Cambridge.
- Scogin, R. (1980) Floral pigments and nectar constituents of two bat-pollinated plants. Biotropica, 12: 273-276.
- Simpson, E. B. y J. L. Neff (1981) Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. Ann. Missouri Bot. Gard., 68: 301-322.
- Smith, R. L. (1980) Ecology and Field Biology. 3"ed., Harper and Row publ., New York.
- Sokal R. R. y F. J. Rohlf (1969) Biometría. H. Blume ed., Madrid.
- Solbrig, O. T. (1976) On the relative advantage of cross and self-fertilization. Ann. Missouri Bot. Gard., 63: 262-276.
- Solbrig, O. T. (1980) Demography and natural selection, en Solbrig O. T. ed., Demography and evolution in plant populations, Blackwell S. p., Oxford.
- Start, A. N. y A. G. Marshall (1976) Nectarivorous bats as pollinators of trees in West Malaysia, en Burley J. y B. T. Styles eds. Tropical trees: variation, breeding and conservation.
- Stiles, F. G. (1977) Coadapted competitors: The flowering season of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. Science, 199: 1177-1178.

Stiles, F.G. (1981) Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central-America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 323-351.

Sussman, R.W. y P.H. Raven (1981) Pollination by lemurs and marsupials: An archaic coevolutionary system. *Science* 200: 731-736.

Toledo, V.H. (1975) Chiranthodendron pentadactylon Larreategui (Sterculiaceae): Una especie polinizada por aves percheras. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 35: 59-67.

Verhoek (1978) Huaco and amole, a survey of the uses of Manfreda and Prochyanthes. *Econ. Bot.* 32: 124-130.

Villa-R. B. (1966) Los murciélagos de México, UNAM, México.

Vuilleumier B.S. (1967) The origin and evolutionary development of Heterostyly in the Angiosperms. *Evolution* 21: 210-226.

Waddington, K.D. (1979) Divergence in inflorescence height: an evolutionary response to pollinator fidelity. *Oecologia* 40: 43-50.

Wienk, J.F. (1969) Long fiber Agaves, en Ferwerda y Wit, eds. *Outlines of Perrennial crop breeding in the tropics*, H. Vennana and Zonen, N.V. Wageningen, The Netherlands.