

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**POLINIZACIÓN DE Solanum rostratum DUNAL (SOLANACEAS)
EN EL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL, D. F. MÉXICO**

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

Ma. DEL ROSARIO GARCIA PEÑA

México, D. F.

1976

A MI FAMILIA



U. R. E. D.
OFICINA DE EXAMENES
PROFESIONALES
Y GRADOS

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer por este conducto al Dr. Carlos R. Beutelspacher B. por su asesoría en la realización de éste trabajo. Y al M. en C. Victor Manuel Toledo Manzur y al Biól. Alfonso O. Delgado Salinas por su colaboración en la elaboración del trabajo. A los miembros del jurado Dr. Carlos R. Beutelspacher B., M. en C. Manuel F. Rico Bernal, M. en C. Victor Manuel Toledo M., Biól. Rodolfo Dirzo Minjarez y M. en C. Pilar Fernández Ortuño, por la revisión del manuscrito y por sus atinadas sugerencias. Al Sr. Armando Butanda C. por la revisión bibliográfica del trabajo.

CONTENIDO

- I. Introducción
- II. El área de estudio
- III. Metodología
- IV. Datos generales sobre Solanum rostratum Dunal
- V. Morfología de la flor
- VI. Fenología
- VII. Polinización
 - i. Visitantes y métodos de obtención de polen
 - ii. Polinización
 - iii. Otras plantas visitadas por Ptiloglossa mexicana (Cresson).
 - iv. Grupo de polinizadores y visitantes de Solanum rostratum en 2 localidades a diferentes latitudes.
- VIII. Discusión
- IX. Resumen
- X. Literatura citada

I. Introducción

Han sido varios los autores que han estudiado la polinización de Solanum rostratum Dunal, sin embargo las observaciones han sido llevadas a cabo desde diferentes puntos de vista y los resultados difieren de un autor a otro.

Harris y Kuchs, en 1902, publican un trabajo sobre la polinización de S. rostratum, en el cual no señalan el proceso de polinización en sí, es decir, no se menciona el hecho de que ciertos insectos que visitan la flor, vibran para provocar la salida del polen de las antenas, describiendo únicamente el método de mordisqueo y compresión de las mismas.

Timberlake, citado por Linsley (1962), hace observaciones sobre la polinización de S. rostratum, en algunas localidades del sur de Estados Unidos.

Linsley (1962); Linsley y Cazier (1963), estudian la polinización de la misma planta, y describen el método de vibración, utilizado por ciertas abejas para obtener polen.

Existen varios estudios sobre la polinización en otras especies del género Solanum, éstos pueden ser útiles para entender con más claridad, la relación que generalmente tiene el género con sus polinizadores.

En el cuadro I, se muestra una relación de algunos trabajos llevados a cabo por varios autores. En estos trabajos, todos los insectos -

CUADRO 1. Trabajos sobre la Polinización de algunas especies del género Solanum

REFERENCIA	PLANTA	POLINIZADOR	LOCALIDAD
Knuth, 1898-99 citado por Linsley, 1962.	<u>Solanum nigrum</u> L.	<u>Bombus</u> , <u>Apis</u> y <u>Anthophora</u> .	Europa
Harris y Kuchs, 1902	<u>Solanum rostratum</u> Dunal	<u>Bombus virginicus</u> <u>B. pennsylvanicus</u> <u>B. scutellaris</u>	Texas
Timberlake, citado por Linsley, 1962.	<u>Solanum rostratum</u> Dunal	<u>Protoxaea gloriosa</u> (Fox) <u>Psaenythia mexicanorum</u> (Cockerell) <u>Nomia tetrazonata</u> (Cockerell).	Sonorita, Creek, cerca de Patagonia Arizona
Linsley, 1962	<u>Solanum elaeagnifolium</u> Cav.	<u>Ptiloglossa arizonensis</u> Timberlake	South Western Research Station Portal, Arizona.
Linsley y Cazier, 1963	<u>Solanum rostratum</u> Dunal <u>S. eleagnifolium</u> Cav.	<u>Ptiloglossa ionesi</u> Timberlake. <u>Caupolicana yarrowi</u> (Cresson). <u>Protoxaea gloriosa</u> (Fox) <u>Centris caesalpiniae</u> C. <u>atripes</u> . <u>C. rhodopus</u> - <u>Psaenythia mexicanorum</u> (Cockerell) <u>Nomia mellisensis</u> <u>Bombus sonorus</u> . Say.	South Western Research Station Portal Arizona.
Michener, 1962	<u>Solanum wendlandii</u> Hook	<u>Chilicola</u> y <u>Lasioglossum</u>	
Batra, 1967	<u>Solanum melongena</u> L.	<u>Xylocopa fenestrata</u> <u>Ameiropa delicata</u> <u>A. subcruentata</u> <u>Nomia callichlora</u> <u>N. oxybeloides</u> <u>Lasioglossum cattulum</u>	Ludhiana, India
Eickwort, G. 1967	<u>Solanum nigrum</u> L. <u>S. umbellatum</u> Mil. <u>S. wendlandii</u> Hook	<u>Chilicola ashmeadi</u> (Crawford)	Costa Rica, San Pedro

nombrados como polinizadores y visitantes son abejas. También es notorio que las localidades en las que se estudió Solanum rostratum, pertenecen a zonas desérticas.

Los objetivos principales de este trabajo son los siguientes: conocer la polinización de Solanum rostratum Dunal, en el Pedregal de San - Angel, y observar el comportamiento de sus polinizadores, de sus visitantes y las relaciones de éstos con otras plantas de la misma zona. Así mismo comparar las observaciones de Linsley (1962); Linsley y Cazier - (1963), sobre la polinización de S. rostratum en Arizona, Estados Unidos los resultados obtenidos con este trabajo. Tratándose de dos localidades situadas a diferentes latitudes, en donde existe S. rostratum, es interesante conocer si existe o no similitud entre los polinizadores y visitantes de S. rostratum.

II. El área de estudio

El Pedregal de San Angel se sitúa al suroeste de la Cuenca del Valle de México, y al sur de la ciudad de México. El área actual aproximada, que ocupa el Pedregal de San Angel es de 80 km. La zona colinda al sur con el Maciso Central del Ajusco, hacia el oeste está limitado por la Sierra de las Cruces, en el norte colinda con el Cerro de la Estrella, la Sierra de Santa Catarina y el Cerro del Pino y hacia el este colinda con la Sierra Nevada (Rzedowski, 1954; Diego, 1970).

La edad del Pedregal de San Angel se estima aproximadamente en 2500 años según Arnold y Libby en 1950, citado por (Rzedowski, 1954). Los materiales que lo forman son principalmente roca ígnea basáltica, arena volcánica y material piroclástico.

El Pedregal de San Angel por estar situado dentro del Valle de México, participa de sus rasgos climáticos. En la figura se representa el diagrama de la variación anual de dos factores climáticos, precipitación y temperatura, según datos registrados en la Estación de Villa Obregón, en 25 años. El tipo de clima es C(w)I(w)b(i'). Es decir que el clima es templado subhúmedo, con lluvias en verano, con verano fresco largo, con bajo porcentaje de lluvia invernal y con poca oscilación térmica. (Carcía, 1973).

Los suelos, se hallan por encima de la capa de lava y son principalmente, de origen eólico y orgánico. El suelo se acumula en las fisuras y en las pequeñas depresiones, formando una capa de unos cuantos centí-

DIAGRAMA DE LA VARIACION ANUAL DE DOS FACTORES CLIMATICO, SEGUN DATOS REGISTRADOS EN LA ESTACION DE VILLA OBREGON. 25 AÑOS.

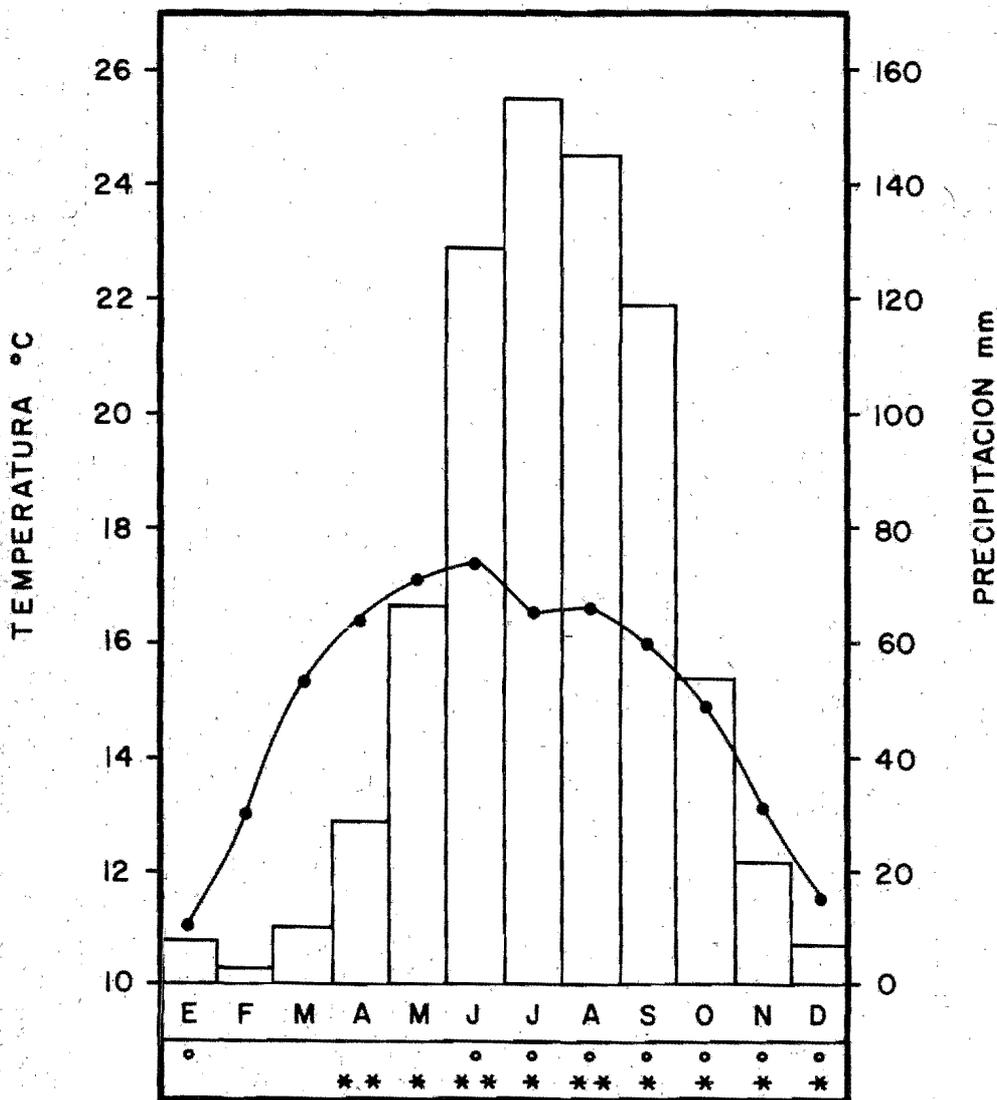


Fig. 1 Fenología de *Solanum rostratum* Dunal en el Pedregal de San Angel.

* flor ○ fruto

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

metros. Además presenta una gran cantidad de arena, material que no permite la retención de agua, ésta es una de las características que ha determinado que la vegetación sea xerófila (Rzedowski, 1954).

El Pedregal de San Angel es una localidad con gran riqueza florística. El factor principal que provoca esto es la gran diversidad de hábitats, provocada por la superficie irregular de la lava, ya que ésta al enfriarse ha sufrido fracturas, depresiones, etc. Otro factor que influye sobre la riqueza florística de la zona, es la propiedad de la roca basáltica de absorber grandes cantidades de calor, lo cual propicia en cierto modo la presencia de especies propias de tierra caliente.

La vegetación del Pedregal de San Angel no es uniforme debido a que las condiciones del clima y el sustrato varían de un lugar a otro, lo cual da lugar a que haya comunidades vegetales diferentes. Cada comunidad tiene una o varias especies dominantes, así como una serie de especies subordinadas. La asociación más extendida y característica del Pedregal de San Angel es la Asociación *Senecionetum praecocis*. Esta asociación ocupa toda la porción baja del Pedregal, pero puede elevarse hasta los 2500 metros. La asociación presenta estratos arbustivo y herbáceo. El estrato arbustivo está representado por especies como *Senecio praecox*, que es la especie típica de la asociación.

El estrato herbáceo está representado por gramíneas, como *Muhlenbergia robusta*, *Aegopogon cenchroides*, etc., se encuentran también plantas como; *Calochortus barbatus*, *Zinnia multiflora*, *Tagetes pedicularis*, *Comelina coelestis* etc. (Rzedowski, 1954).

Dentro de los límites de esta asociación *Senecionetum praecosis*, se llevó a cabo el presente trabajo.

III. Metodología

El presente trabajo se hizo principalmente en base a observaciones periódicas a distintas horas del día, durante varios días de los meses de abril, mayo, junio, agosto, septiembre y octubre. Se colectaron ejemplares de Solanum rostratum, así como de otras plantas que se consideró tenían cierta relación con el trabajo, esta relación se estableció en base a las observaciones sobre el comportamiento de los polinizadores y visitantes, punto que se trata con detalle en el capítulo VII. Todos los ejemplares han sido depositados en el Herbario Nacional (MEXU). Los insectos polinizadores y los visitantes fueron depositados en la Colección Entomológica del Instituto de Biología, U.N.A.M.

Para la identificación del polen transportado por los insectos colectados, se hicieron varias preparaciones, utilizando la técnica de azul de algodón en lactofenol (Radford, et al, 1974). Con una aguja de disección humedecida, se toma polen de las escopas del insecto, o de las anteras de la flor, según el caso, y se coloca en un portaobjetos, el cual tiene una gota de agua, se asegura que el polen no forme grumos y se procede a poner una gota de la mezcla de azul de algodón en lactofenol y se cubre. A continuación se pasa la preparación por la flama y se fija con esmalte. Al observar al microscopio si se localizan granos de polen teñidos significa que son granos viables. Con esta técnica también se puede medir el porcentaje de granos de polen de la especie en cuestión, así como el porcentaje de contaminación.

IV. Datos generales sobre Solanum rostratum Dunal.

Solanum rostratum pertenece a la familia Solanaceae, es una planta nativa del Norte de México y de las grandes planicies de los Estados Unidos. Ha sido introducida a algunas partes del Asia y de Australia (D'Arcy, 1974).

Es una planta herbacea anual; presenta pubescencia estelar tanto en el haz como en el envés de las hojas así como en el tallo; es una planta sin glándulas; las hojas son alternas y lobuladas; la planta completa - presenta espinas; las inflorescencias tienen de 5 a 10 flores, que maduran de la base al ápice de la inflorescencia; el cáliz es espinoso y no envuelve completamente el fruto; las semillas son negras y no muy comprimidas.

La forma biológica de Solanum rostratum es Therofita. En México se encuentra formando manchones en lugares con suelo somero, o bien en cultivos de maíz, en donde se presenta en forma dispersa y más o menos constante (Villegas, 1969).

Según Villegas (1969), Solanum rostratum, pertenece al grupo de - plantas de "Planicie y laderas inferiores", lo cual concuerda con las observaciones hechas en el presente trabajo, pues la mayor parte de las poblaciones de ésta en el Pedregal de San Angel se localizan en lugares - planos.

En cuanto a la forma de dispersarse de Solanum rostratum, Ridley (1930), puede ser por medio del viento, tomando en cuenta que la planta se puede comportar como una maleza rodadora (tumble-weed), es decir, que toda la infrutescencia y aún la planta cambian de lugar debido a la acción del viento.

Otra manera de dispersarse puede ser el agua, considerado como un transporte potencial debido al medio en el que habita la planta.

La presencia de espinas en el cáliz del fruto de S. rostratum, implican el hecho de que la planta pueda ser dispersada por adhesión. Es decir, que el fruto de esta planta puede adherirse al pelambre de ciertos animales, y de este modo puede ser efectivamente dispersada. Es probable que el bison americano, Bison bison hubiera sido uno de los mejores dispersores de S. rostratum en América del Norte.

V. Morfología de la flor

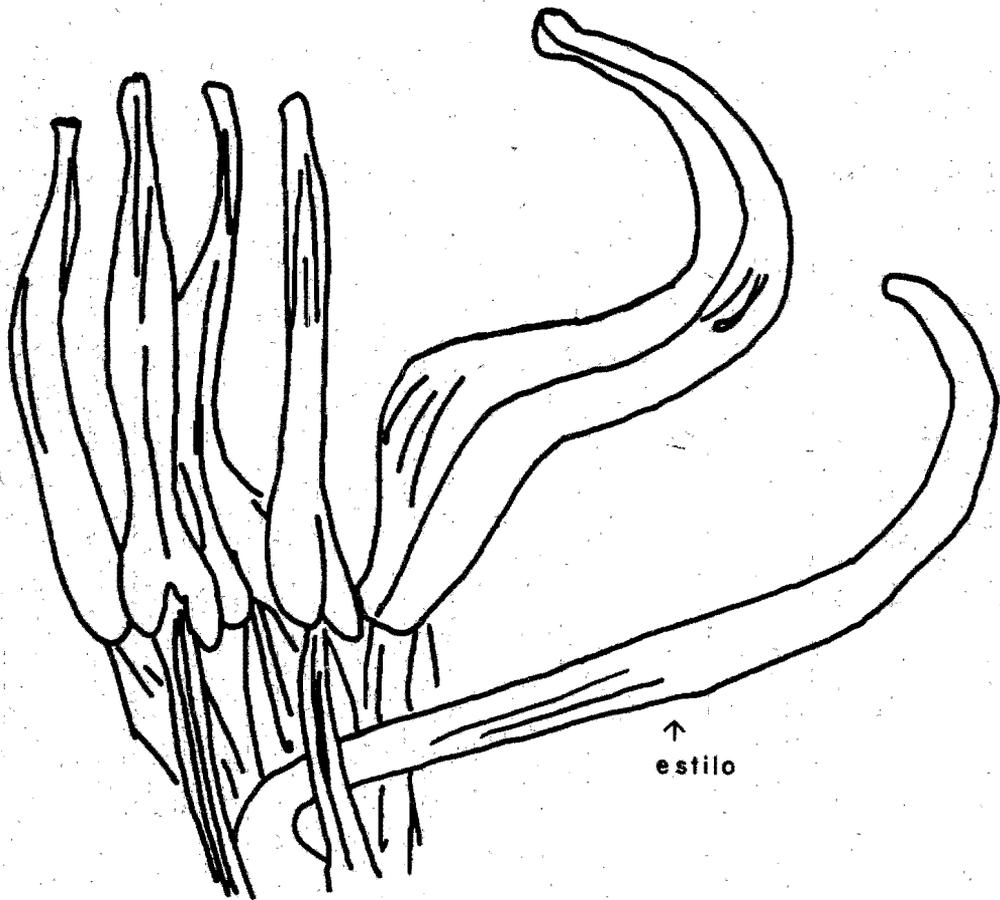
La flor de S. rostratum presenta una corola de color amarillo brillante, que mide aproximadamente de 25 a 30 mm de ancho, lobada hacia abajo. El rasgo más característico está representado por los estambres dimórficos. Uno de ellos, el más largo, mide de 12.5-16.5 mm desde el pedicelo hasta el ápice de las anteras; los otros cuatro estambres son más pequeños y miden de 6-7 mm de largo, aproximadamente. (D'Arcy, 1974).

Los cinco estambres presentan anteras coriáceas poricidas, es decir, que se encuentran poros en la porción apical de las anteras, por los cuales el polen es expulsado.

El estambre de mayor tamaño no excede en producción de polen a los cuatro pequeños, y siendo dos o cuatro veces mayor que estos, su teca está reducida a una línea de células madres por lo que resulta casi estéril. (Halstead, 1890). Sin embargo, al hacer el análisis del polen de las anteras, las pruebas resultaron positivas (Tinción de los granos con azul de algodón en lactofenol se interpreta como prueba positiva. Los granos no teñidos, se consideran como prueba negativa, o sea que los granos de polen son estériles).

El estilo es filiforme y apicalmente circinado y es casi tan largo como el estambre más largo, en cuanto a la posición que guarda dentro de la estructura total de la flor, puede presentarse a la derecha o a la izquierda de las anteras, fenómeno llamado Enantiofilia (Figura 2).

FIG. 2 ANTERAS Y ESTILO DE *Solanum rostratum* Dunal. (sin escalas)



VI. Fenología

La floración y fructificación de Solanum rostratum en el Pedregal de San Ángel, se lleva a cabo del mes de abril al mes de diciembre. La planta inicia la floración cuando las lluvias han comenzado y cubre la época del año en que la temperatura y la precipitación alcanzan su máximo, (junio julio agosto), la floración y fructificación descienden cuando la precipitación y la temperatura disminuyen (diciembre enero). (Figura 1).

En el cuadro 2, puede observarse que en cuanto al periodo de floración, la planta se comporta como la mayoría de las plantas del Pedregal que florecen al comenzar las lluvias y se mantienen floreciendo durante toda esa estación.

Para complementar los datos de fenología de S. rostratum, se hizo un cuadro, con datos de diferentes localidades de la República Mexicana, éstos se obtuvieron de los ejemplares del Herbario Nacional (MEXU) y del Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (Cuadro 3). La correspondencia de los datos de ambos cuadros es obvia, en lo que se refiere a la altitud, solo en algunos ejemplares fue proporcionado, pero los datos podrían extrapolarse y decir que las demás localidades, están dentro del rango de altitud dado. En cuanto a las fechas de floración y fructificación es posible concluir, como se dijo anteriormente, que la planta florece desde abril y la fructificación comienza en los meses de mayo y junio. En cuanto a los lugares donde S. rostratum fue colectada, todos coinciden en -

ser lugares de suelo somero, planicies, en cultivos de maíz, y nunca se encuentra aislada sino en manchones. De modo que según lo anterior, S. rostratum es una planta que se comporta siguiendo más o menos el mismo patrón en todos los lugares citados.

CUADRO 2. Fenología de Solanum rostratum en el Pedregal de San Angel

FECHA DE COLECTA	FLOR	FRUTO	HABITAT
15 enero 1975	-	X	Manchones, suelo so-
11 abril 1975	X	-	mero, en terrenos, -
20 abril 1975	X	-	asociada con plantas
17 mayo 1975	X	-	como <u>Reseda</u> , <u>Cassia</u> ,
6 junio 1975	X	-	otra especie de <u>So-</u>
19 junio 1975	X	X	<u>lanum</u>
18 julio 1975	X	X	
10 agosto 1974	X	-	
17 agosto 1974	X	X	
16 septiembre 1974	X	X	
21 octubre 1974	X	X	
22 noviembre 1974	X	X	
2 diciembre 1974	X	X	

CUADRO 3. Fenología de Solanum rostratum en varias localidades de México.

LOCALIDAD	ALTITUD	FECHA DE COLECTA	FLOR	FRUTO	HABITAT	COLECTOR
Puebla	-	2 mayo	X	-		
Km 18 carretera a S.L.P.	2000 m.	25 mayo 1975	X	X	Lado de la ca- rretera, aso- ciado con mez- quite.	Arguelles 32
San Miguel Allen- de, Guanajuato	2100 m.	21 junio 1971	X	-	Orilla de jar- dín, suelo ar- cilloso	Genelle y Fleming 816
Alrededores de la Ciudad de México	-	17 julio 1916	X	-	Lugares cultiva- dos y eriazos	C. Patoni
Molino de la flor Texcoco	2300 m.	6 agosto	X	X		Matuda 19281
Río Mimbres, Du- rango	-	17 agosto 1975	X	-	A lo largo de la carretera	Gillett y Delgado 17036
Polotitlán, Edo. de México	2400 m.	14 septiembre	X	X	Matorral, seco claro, calcári- co.	Matuda 26793
Totalco, Veracruz	-	20 septiembre	X	X	entre magueyes	Ramos 68
Labores de Santua- rio Durango (Híbrido).	-	7 octubre 1911	X	X		C. Patoni 197
Zumpango, Edo de México	2860 m.	8 octubre 1950	X	-	Orilla de des- ague	Matuda 19711
Mina, Guerrero	-		X	-	Manchón	Hinton 9711

VII. Polinización

i. Visitantes y métodos de obtención de polen

Solanum rostratum abre sus flores en la mañana, aproximadamente entre las 5 y 7 A.M., hora en la que la temperatura es relativamente baja con respecto al resto del día y la iluminación es bastante tenue.

Como se mencionó anteriormente, S. rostratum presenta estambres con anteras coriáceas poricidas, ésta no es una condición exclusiva de esta planta, sino que se presenta también en otras especies del género Solanum y en géneros de otras familias como las leguminosas.

El hecho de que las anteras sean coriáceas y poricidas, implica que únicamente con la utilización de ciertos métodos, podrá obtenerse polen. Estos métodos pueden ser tres (Willie, 1963; Michener, 1962).

1. Vibración
2. Mordisqueo de las anteras
3. Colección de polen esparcido en los pétalos

El primer método consiste en tomar polen de las anteras de la flor por medio de vibración. Para esto la abeja curva el cuerpo hacia la parte terminal de las anteras y produce un sonido de alta frecuencia. Algunos autores afirman que ese sonido es producido por la vibración, probablemente de los músculos alares, y entre tanto las alas se hallan juntas

sobre el dorso del animal (Michener, 1962; Willie, 1963; Macior, 1974). Toda esta actividad hace que el polen salga por los poros apicales de las anteras en forma de nubecillas, en este momento la abeja toma el polen y en el aire lo transfiere a las escopas de las patas.

Muchas abejas además de vibrar, mordisquean las anteras, sin cortarlas, pero si provocan que al día siguiente, presenten unas manchas de oxidación, lo que probablemente indica a las abejas, que la flor ya ha sido visitada, además de que la cantidad de polen ha disminuido. Entre los insectos colectados, que utilizan este método se encuentran únicamente abejas.

Las anteras poricidas de S. rostratum no impiden la visita de otros insectos, que no utilizan la vibración, así se ha observado que pequeñas abejas y algunos coleópteros muerden las anteras y de ese modo obtienen alimento. La hora de visita de estos insectos oscila entre las 9 A.M. y las 16:30 P.M.

Cabe hacer notar que Bombus pulcher (Cuadro 4), presentó comportamientos diferentes en distintas localidades. En el Pedregal de San Angel se observó mordiendo las anteras y recogiendo polen de los pétalos. Y en Ciénaga Lerma, la misma especie utilizó la vibración (Delgado Salinas, comunicación personal).

La explicación a esta conducta distinta podría ser el hecho de que B. pulcher, en Ciénaga Lerma, se observó a las 10:30 A.M., hora en la que hay gran cantidad de polen en las anteras. En el Pedregal de San Angel

la hora de observación fue las 3:30 P.M. de tal modo que Bombus pulcher no vibra por no haber suficiente polen en las anteras. Es posible que el animal modifique su conducta, debido a que "reconoce" cuando la antera ha sido utilizada, por cambios en la morfología de ésta, lo cual le indica que la antera está aún llena de polen, o se encuentra vacía.

Cuando las flores de S. rostratum han sido visitadas por abejas vibradoras y por insectos que muerden las anteras, queda polen en la superficie de los pétalos de la flor, este polen es aprovechado por algunos pequeños coleópteros y algunos dípteros. Su horario de visita oscila entre las 9 A.M. y las 16.30 P.M.

Los datos sobre todas las observaciones anteriores se encuentran contenidos en el Cuadro 4.

ii. Polinización

El hecho de que las anteras de S. rostratum, sean coriáceas y pori-
cidas, hasta cierto punto implica que sus polinizadores deberían utili-
zar el método de vibración para obtener el polen, pero aunado a esta ca-
racterística, se requiere que la abeja cumpla con los requerimientos mor-
fológicos con los cuales, es posible que el área estigmática esté en con-
tacto con la parte del animal que lleva el polen. Esto dá como resulta-
do que entre la estructura y la disposición de las anteras de S. rostra-
tum y la morfología y la conducta del animal exista un fenómeno de con-
vergencia.

La abeja identificada como polinizador de S. rostratum en el Pedre-
gal de San Angel es Ptiloglossa mexicana (Cresson).

La abeja llega a la población de la planta aproximadamente a las 5
A.M., cuando las flores están recién abiertas, ya que por lo general no
visita las flores abiertas el día anterior. Esto puede deberse al hecho
de que las anteras visitadas, están maltratadas y presentan manchas de
oxidación, debido a la acción de las mandíbulas de los visitantes del -
día anterior. Además la flor visitada está invertida, debido al peso de
las abejas que tomaron polen (Linsley, 1962).

Después de la conducta antes descrita, la abeja se sujeta de las an-
teras pequeñas, dobla el abdomen hacia éstas, y al mismo tiempo, vibra,
dando como resultado la salida del polen en gran cantidad. El polen lo
recoge en las escopas de las patas, en las mandíbulas y con el abdomen.

Por su parte ventral, a continuación el animal se levanta ligeramente y lleva el polen de todo el cuerpo a las escopas, colocadas en las patas traseras y dirigidas hacia el vientre. Es en este momento en que el área estigmática se pone en contacto con la escopa izquierda o la derecha, dependiendo de la posición del estilo de cada flor (Figura 3).

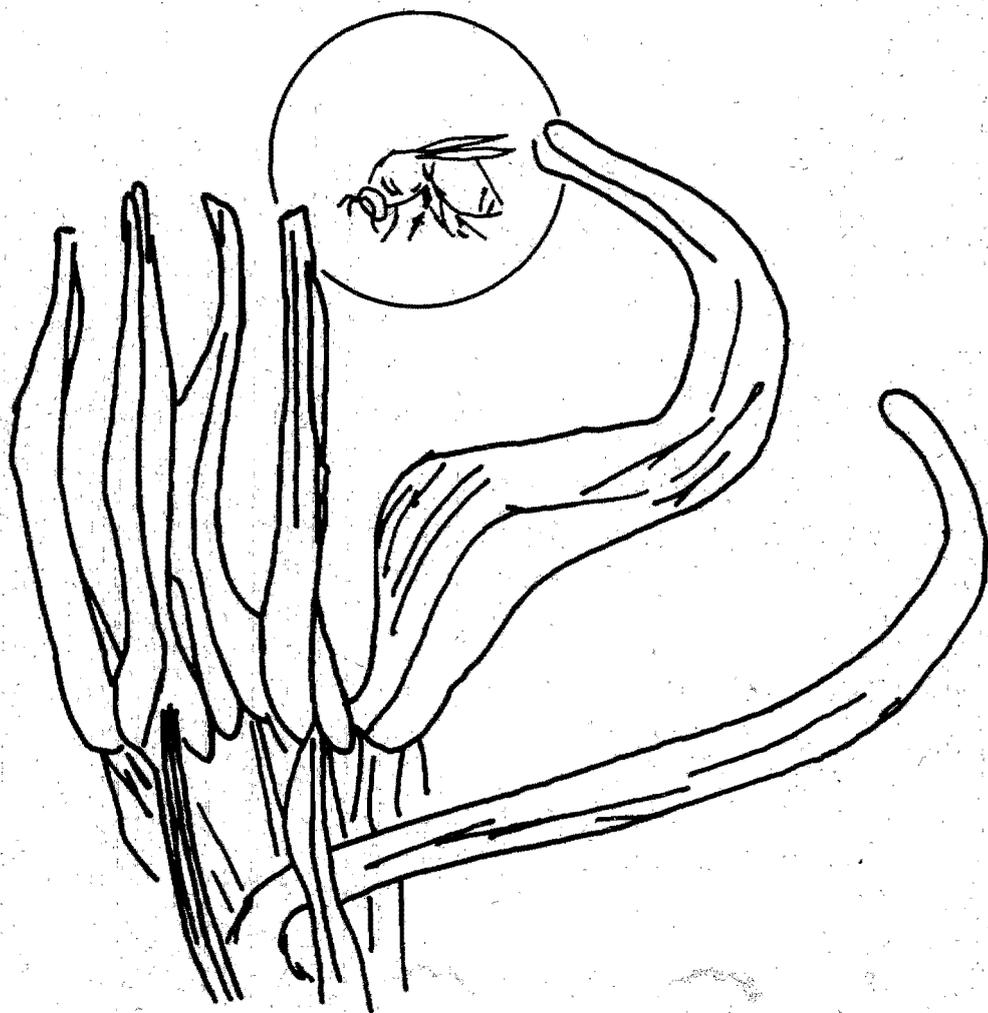
Sobre el funcionamiento de la antera grande, se puede decir que aunado al hecho de que provee el polen, es utilizada como soporte por la abeja polinizadora.

Ptiloglossa también toma polen por mordisqueo de las anteras, esto es la causa de las "manchas de uso" en las anteras.

El hecho de que la flor visitada presente características que hacen detectar su cantidad de polen, no implica que la abeja no se acerque a la flor, de hecho la toca, pero al "descubrir" que no tiene polen, no utiliza la vibración y es cuando se dirige hacia otra flor.

Si una abeja no cumple con los requerimientos morfológicos por medio de los cuales puede estar en contacto directo con el área estigmática, aunque vibre no es necesariamente el polinizador, quizá eventualmente lo sea, pero no en forma constante, aunque bien podría la eventualidad interpretarse como potencialidad, este es precisamente el caso de la pequeña abeja de la subfamilia Anthophorinae observada en el Pedregal de San Angel, y las abejas del género Colletes colectadas y observadas en Río Mimbres, Durango (Delgado S. comunicación personal).

FIG. 3 POSICION DE LA ABEJA EN LA FLOR DE *Solanum rostratum*
Dunal (sin escalas)



La conducta de polinización que se ha descrito, es la misma en el caso de Bombus pulcher, en Ciénaga Lerma (Delgado S. comunicación personal).

Según lo que se ha visto, la flor de Solanum rostratum utiliza mecanismos de aislamiento como son: el tamaño pequeño de la abeja o insecto y la ausencia de vibración, para evitar que la posibilidad de polinización efectiva, se vea minimizada. Es decir, que en el caso de abejas como Colletes o como la abeja de la subfamilia Anthophorinae, las cuales a pesar de poder vibrar, no tienen el tamaño adecuado para tocar el área estigmática. El caso contrario sería el del coleóptero Euphoria basalis, que a pesar de sus dimensiones, podría tocar el estigma, no lo hace por la manera como toma el polen. De modo que la planta está asegurando con el tamaño y la conducta de Ptiloglossa mexicana, que la polinización sea efectiva.

Solanum rostratum no produce néctar, esto provoca que sus polinizadores y visitantes busquen fuentes de energía en otro tipo de plantas. Como posiblemente sea el caso de una Sapindaceae, Cardiospermum halicababum L.

Las abejas polinizadoras de Solanum rostratum son hembras.

El término visitante fue aplicado al insecto que toma polen de S. rostratum por cualquiera de los tres métodos mencionados, pero sin estar en contacto con el área estigmática. Y el término polinizador, se aplicó a la abeja que toma polen de S. rostratum por el método de vibra

ción y que además tiene el tamaño adecuado para estar en contacto con el área estigmática y dar lugar a la polinización.

Los datos contenidos en el cuadro 4, que se refieren a la frecuencia en un día de observación, así como datos de frecuencia de varios meses, fueron utilizados para hacer las siguientes gráficas:

Gráfica A. Frecuencia de visitas a Solanum rostratum en el Pedregal de San Angel (Figura 4).

Gráfica B. Estacionalidad de las visitas de Ptiloglossa mexicana - (Figura 5).

La gráfica A, muestra la frecuencia de visitas a S. rostratum, en ésta la actividad de los visitantes y polinizador en un día completo de observación está representada por una línea seguida, y las líneas punteadas representan los resultados de varios días de observación.

Se puede decir que tanto la línea seguida como la línea punteada siguen el mismo patrón. Así las flores comienzan a abrir entre las 4 y 5 A.M. y la abeja que llega primero es Ptiloglossa mexicana. Según se ve en la gráfica podría pensarse en una segregación de "forrajeo" eficiente, ya que los picos de intensidad de visita están separados en tiempo, el momento en el que el siguiente visitante llega no coincide con el pico de mayor actividad del anterior. De modo que podría decirse que hay una sucesión en las visitas a S. rostratum. Pero lo importante de esta secuencia es que el visitante más efectivo, o sea el polinizador, es

quien visita primero las flores, dejando por lo tanto menos cantidad de polen para los siguientes visitantes. Así que estos hechos dan lugar a pensar en una posible convergencia entre la planta y el polinizador cuyo rango de actividad coincide con el tiempo en que las flores abren.

Por otro lado, el hecho de que Anthophorinae llegue a la planta tan frecuentemente como Ptiloglossa, no implica de ninguna manera que sea el polinizador, pues debido a la hora de llegada tan temprana de Ptiloglossa, así como la frecuencia, hacen pensar que existe un alto porcentaje de flores polinizadas, a la hora en la que Anthophorinae comienza a llegar a la planta. El hecho también puede interpretarse como competencia por alimento, de modo que el competidor más efectivo llega primero a la planta y los menos efectivos llegan después, es decir sería una competencia interespecífica. En realidad ésta competencia interespecífica existiría entre todos los visitantes y el polinizador de Solanum rostratum.

Aproximadamente a las 11.29 A.M. se percibe un aroma característico que proviene de las flores de S. rostratum, y que ha dado origen al nombre vulgar con el que se le conoce de "duraznillo". En este período no fue observada ninguna abeja, pero sí fueron observados coleópteros como Euphoria basalis G. y P. y algunos curculiónidos. E. basalis es un animal que se alimenta principalmente de polen, así que su presencia en la flor de S. rostratum es explicable por este hecho, es un animal lo suficientemente pesado como para maltratar la flor, además de la actividad de sus mandíbulas que prácticamente destroza la flor. La actividad de este insecto disminuye al momento en que la flor ha cesado de emitir el aroma.

Los curculiónidos mencionados, eran tan pequeños que se perdían en la flor, se observó que además de coleccionar polen varios de estos animales estaban copulando en la flor.

Las flores quedan entrecerradas a las 17.29 P.M. y cierran por completo a las 18.29 P.M. Cuando éstas cierran adoptan una forma tubular por lo que podría pensarse en la existencia de algún insecto que pudiese visitarla en la noche, sin embargo, las observaciones nocturnas que se efectuaron no arrojaron resultados positivos.

En la gráfico B, "Estacionalidad de las visitas de Ptiloglossa mexicana", muestra la disminución y el aumento de actividad de la abeja con respecto a las condiciones climáticas y al avance de los días a través del año. Así se observa que por ejemplo los días 22 de julio y 21 de agosto, días en los que el sol no estaba cubierto por nubes habiendo por lo tanto un mayor calentamiento, la frecuencia es bastante alta, en comparación con los días nublados como el 25 y 26 de julio, en los cuales la frecuencia fue cero. Los hechos anteriores son fenómenos generalizados en cualquier proceso de polinización. El hecho de que la frecuencia disminuya hacia septiembre y octubre se debe probablemente a que la floración de la planta está terminando.

Para complementar los datos del cuadro 4 y de las gráficas A y B, y utilizando la técnica de azul de algodón en lactofenol, se hicieron varias preparaciones del polen que contenían varios ejemplares de las abejas coleccionadas. En estas preparaciones se hizo un conteo del número de granos de polen viables de Solanum rostratum; los cuales fueron iden

tificados en base a preparaciones de polen contenido en las anteras de la flor; así como el conteo de granos de polen contaminantes, es decir todos los granos que no fueran de S. rostratum, entre estos se encontraban granos de S. fontanesianum y Mentzelia hispida, ambas especies en un grado muy bajo. Todos los datos anteriores se agruparon en el cuadro 5. Este indica los resultados de los análisis efectuados, se escogió a Ptiloglossa mexicana por ser considerado el polinizador efectivo y a Anthophorinae por ser su principal competidor.

En general las abejas del género Ptiloglossa, presentan un alto porcentaje de granos de polen viables, de Solanum rostratum, lo cual indica que hay una probabilidad alta de polinización efectiva.

La abeja de la subfamilia Anthophorinae, también lleva en sus escopas un alto porcentaje de granos de polen de S. rostratum, con esta prueba podría considerarse a esta abeja como competidora de Ptiloglossa.

En cuanto a la presencia de granos de polen de otras especies es explicable, por el hecho de que S. rostratum no presenta nectar, así que sus polinizadores y visitantes se ven precisados a buscar fuentes de energía en flores de otras plantas.

FIG 4, GRAFICA A

FRECUENCIA DE VISITAS A *Solanum rostratum* Dunal

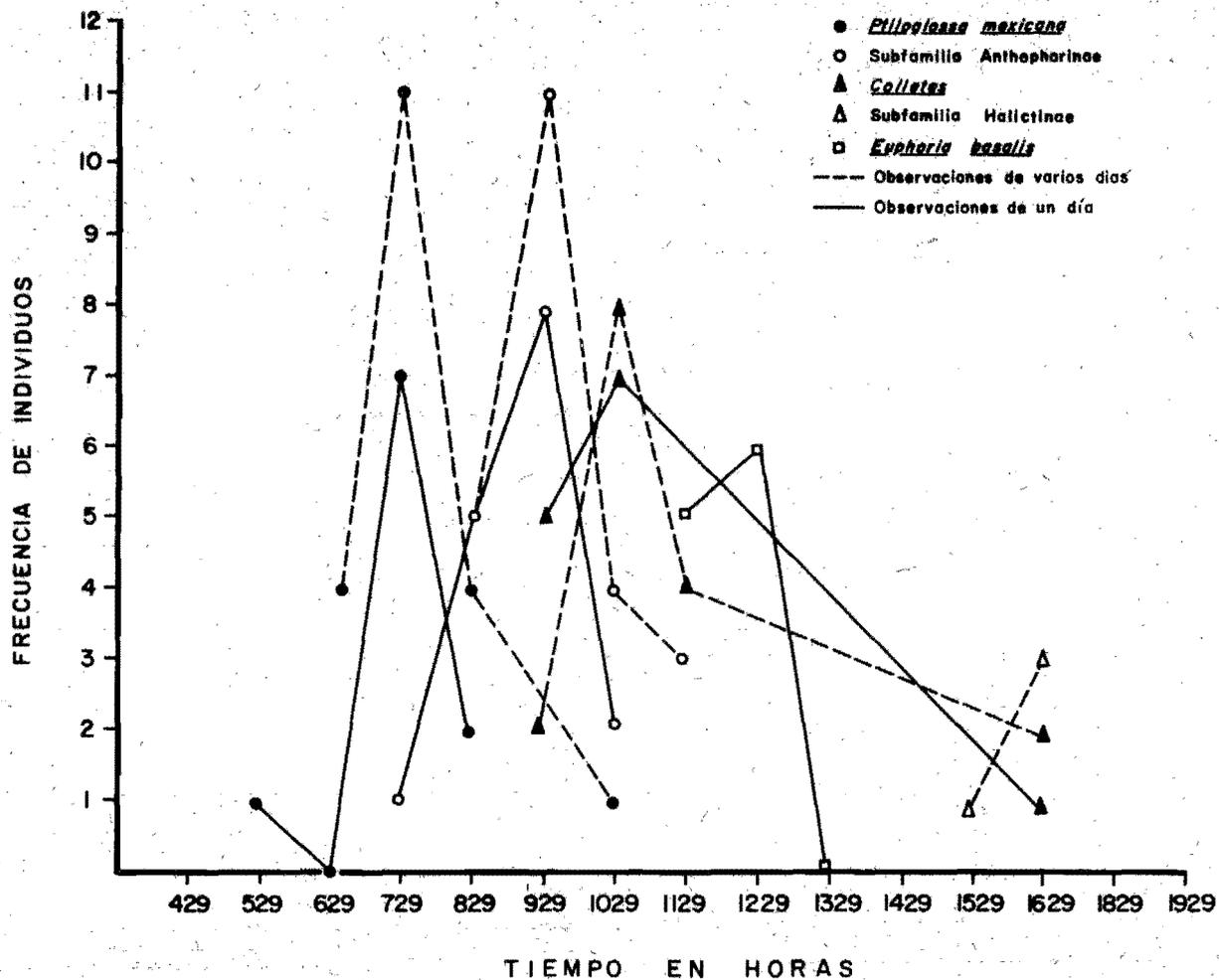
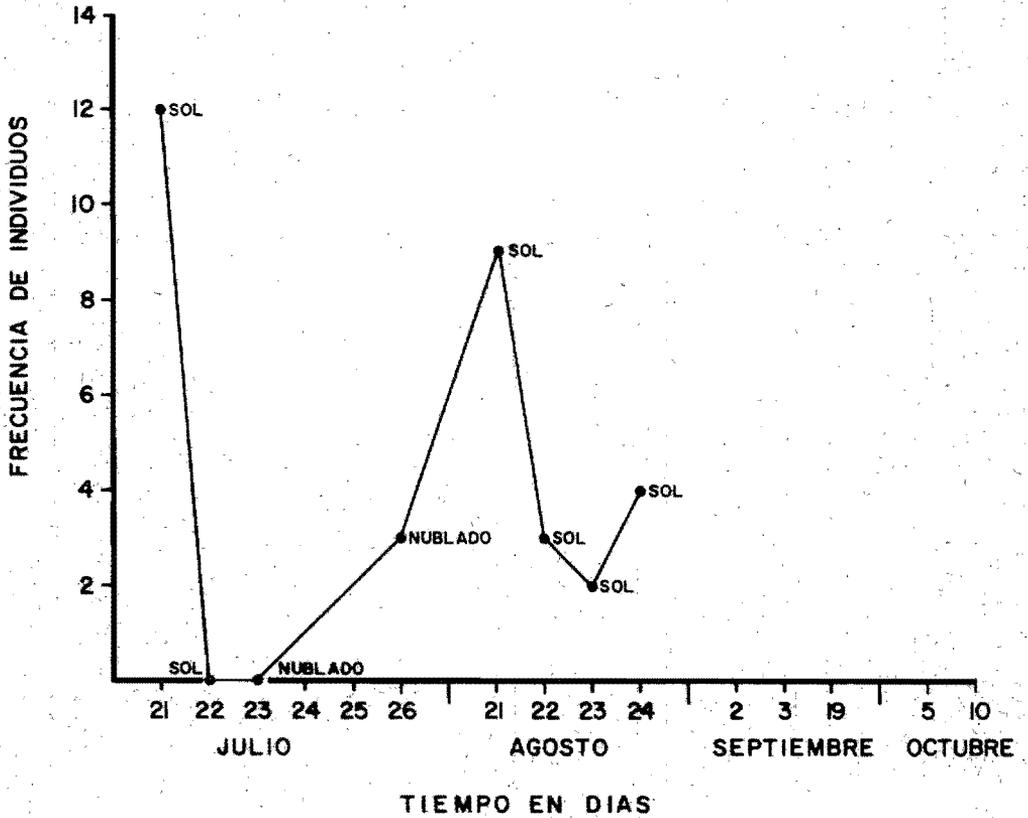


FIG. 5, GRAFICA B
ESTACIONALIDAD DE LAS VISITAS DE *Priloglossá mexicana* (Cresson)



CUADRO 5. Análisis de polen

INSECTO	POLEN DESCONOCIDO	SOLANUM ROSTRATUM	SOLANUM FONTANESIANUM	MENTZELIA HISPIDA	CASSIA LAEVICATA
<u>Ptiloglossa</u> <u>mexicana</u>	-	90 %	-	-	10 %
<u>Ptiloglossa</u> <u>mexicana</u>	-	92 %	-	-	8 %
<u>Ptiloglossa</u> <u>mexicana</u>	-	69 %	-	21 %	10 %
<u>Ptiloglossa</u> <u>mexicana</u>	25 %	80 %	5 %	-	-
<u>Ptiloglossa</u> <u>mexicana</u>	10 %	85 %	5 %	-	-
Subfamilia: Anthophorinae	20 %	80 %	-	-	-
Subfamilia: Anthophorinae	30 %	70 %	-	-	-
Subfamilia: Anthophorinae	10 %	90 %	-	-	-

iii. Otras plantas visitadas por Ptiloglossa mexicana (Cresson)

Fueron observados varios ejemplares de Ptiloglossa visitando Mentzelia hispida Willd (Familia Loasaceae), incluso uno de estos fue coleccionado en la planta. Al llegar a la flor el animal continúa con la conducta de vibración, de modo que se llena por completo de polen, tomando en cuenta que la flor de M. hispida no tiene las anteras coriáceas, se diría que la abeja no debería de utilizar la vibración en una flor en la que no es necesario utilizarla. Esta conducta también fue observada por Linsley (1963), pero con la diferencia de que no es Ptiloglossa, sino Bombus, Gaupolicana, Centris, las abejas observadas por Linsley. Además el autor aclara que Ptiloglossa, nunca visitó M. hispida, durante las observaciones efectuadas por él.

La hembra de Ptiloglossa fue vista y colectada en Cassia laevigata L. (Familia Leguminosae), esta planta, al igual que S. rostratum presenta estambres con anteras coriáceas poricidas, así que se puede pensar que la visita de Ptiloglossa, sea probablemente efectiva para la polinización de C. laevigata dada la morfología de su flor. Pero con respecto a S. rostratum, existiría una diferencia que es el modo de llevar el polen, ya que en S. rostratum la abeja lleva el polen ventralmente (Sternotribico), y en C. laevigata, se lleva dorsalmente (Nototribico) (Mancior, 1974).

De gran interés es Solanum fontanesianum Dunal (Familia Solanaceae) una planta herbácea que al igual que S. rostratum, florece aproximadamente en la misma época. Fisiológicamente es muy parecida a S. rostratum, sin embargo presenta algunas diferencias como:

Solanum rostratum Dunal

Solanum fontanesianum Dunal

4 estambres pequeños

Todos los estambres del mismo

1 estambre grande

tamaño

Estilo conspicuo

Estilo inconspicuo

Pubescencia estelar

Pubescencia estelar

Espinas rectas

Espinas curvas

Semillas grandes

Semillas pequeñas

Por supuesto que éstas no son todas las diferencias pero si son las que más rápidamente se pueden observar.

Según tres trabajos revisados sobre plantas del Pedregal de San Angel, (Rzedowski, 1954; Villegas; 1964; Diego, 1970), Solanum fontanesianum, no aparece en las listas de ejemplares colectados. Al parecer ninguno de los autores citados se había percatado de la presencia de esta planta en el Pedregal de San Angel, muy probablemente debido a su gran parecido con S. rostratum (J. Rzedowski, comunicación personal).

Ptiloglossa mexicana visita en forma indiscriminada tanto a S. rostratum como a S. fontanesianum, utilizando también el método de mordisqueo así como la vibración. Ambas plantas fueron encontradas mezcladas en la misma población. Además de las visitas de Ptiloglossa, fueron observadas pequeñas abejas como Colletes sp.

iv. Grupo de polinizadores y visitantes de Solanum rostratum en dos localidades a diferentes latitudes.

Al comparar los grupos (lista del Cuadro 6) se ve que hay una relación entre ellos, a pesar de tratarse de latitudes diferentes. El polinizador principal en ambos grupos está representado por dos especies sumamente parecidas, Ptiloglossa jonesi y P. mexicana, el parecido es tanto morfológico como taxonómico (Timberlake, 1946), están clasificadas dentro de la misma tribu. En cuanto a los polinizadores ocasionales y los visitantes existen también representantes cercanamente relacionados en ambos grupos. Además si se tomara en cuenta los datos de localidades intermedias como Río Mimbres, Durango (Delgado Salinas comunicación personal), estarían también representados miembros de la Familia Andrenidae y probablemente si se hicieran más observaciones se encontrarían miembros de la Familia Oxaeidae. El grupo del cual no se encuentran representantes en Portal, Arizona, es el orden Coleóptera, aunque parece ser que la especie nombrada, Euphoria basalis, solo existe en México.

El hecho de que en dos localidades a diferente latitud, existan representantes de las mismas familias de insectos, aún los mismos géneros, como visitantes y polinizadores de Solanum rostratum, conduce a pensar en una posible coevolución entre la planta y los insectos. Es decir que la planta a través del tiempo ha evolucionado a la par que las abejas que la visitan, dando lugar a una relación en la que tanto la planta como los insectos se adaptaron mutuamente, por ejemplo, en cuanto a la forma de las flores de tener el polen y el modo en que los insectos lo obtienen. Además entre los mismos grupos de insectos, por ejemplo, entre

la Familia Colletidae y Anthophoridae las abejas representantes tienen la posibilidad de vibrar o sea que convergen en cuanto a esa característica a pesar de ser miembros de diferentes familias.

CUADRO 6. Lista del grupo de polinizadores y visitantes de Solanum
rostratum en dos localidades a diferentes latitudes.

South Western Research
Station, Portal, Arizona
Linsley, 1962
Linsley y Cazier, 1963.

Pedregal de San Angel,
D. F. México
Autor, 1974-1975

Familia: Colletidae
Tribu: Caupolicanini
Ptiloglossa jonesi Timberlake
Caupolicana yarrowi (Cresson)
Tribu: Colletini

Familia: Colletidae
Tribu: Caupolicanini
Ptiloglossa mexicana (Cresson)

Tribu: Colletini
Colletes sp.

Familia: Halictidae
Nomia tetrazonata Cockerell
N. mellisensis

Familia: Halictidae

Subfamilia: Halictinae

Familia: Andrenidae
Psaenythia mexicanum (Cockerell)

Familia: Andrenidae

Familia: Oxaeidae
Protoxaea gloriosa (Fox)

Familia: Oxaeidae

Familia: Anthophoridae
Subfamilia: Anthophorinae
Centris

Familia: Anthophoridae
Subfamilia: Anthophorinae
Ejemplar no identificado

Orden Coleoptera

Orden Coleoptera
Euphoria basalis G. y P.

VIII. Discusión

Solanum rostratum es una maleza que tiene una gran capacidad de producción de semillas, es probable que este hecho lleve a pensar que la planta puede autopolinizarse, como es el caso de muchas malezas. Pero sucede que S. rostratum cuenta con un efectivo polinizador, esto se comprueba con la alta producción de frutos (datos no cuantificados, la afirmación anterior está basada únicamente en la observación).

La autopolinización queda prácticamente descartada como posibilidad de producción de frutos, debido a la posición de los estambres y el estilo de la flor de S. rostratum, sin embargo la autopolinización puede ser potencial.

Como pudo observarse los polinizadores de S. rostratum son Hymenópteros, específicamente abejas, uno de los más importantes grupos de polinizadores, ya que su alimentación es a base de polen y néctar de las flores, este hecho involucra la llamada "especificidad floral" (Baker y Hurd, 1968). La especificidad floral incluye, la selección de la flor de la cual la hembra sustraerá el polen para alimentar a las larvas. Involucra también, seleccionar la flor de la cual, la hembra y el macho tomarán néctar para alimentarse.

La especificidad floral no implica que la actividad de la abeja se efectúe en una sola especie de planta, sino que según su capacidad, sus requerimientos energéticos y su comportamiento puede tomar polen y/o el néctar de las plantas con flores cuya estructura y funcionamiento son -

similares. Así, Ptiloglossa, no solo toma polen de S. rostratum, sino que también lo hace de plantas con características similares a la flor de Solanum, como Solanum fontanesianum y Cassia laevigata, que tienen en común la presencia de anteras coriáceas poricidas, que dejan en libertad los granos de polen, por medio de ondas de alta frecuencia provocadas por la vibración de la abeja.

Ptiloglossa visita varias plantas de Solanum rostratum, de modo que promueve el entrecruzamiento en las poblaciones de la planta.

Un hecho importante en la relación polinizador-flor es la "constancia floral" (Baker y Hurd, 1968), y Ptiloglossa tiene una constancia floral que contribuye a que la planta de S. rostratum tenga una elevada producción de frutos (ver cuadro 5). La constancia floral es una ventaja selectiva, pues hace que la abeja sea más eficiente, lo que promueve una mayor colección de polen y por lo tanto se asegura la alimentación para las larvas.

Durante el tiempo en que se realiza la polinización de S. rostratum, la temperatura es relativamente baja con respecto a la temperatura del resto del día. Por lo cual parece ser que la temperatura es un factor limitante, haciendo que solo cierto tipo de abejas pueda ser polinizadora de S. rostratum, puesto que no todas éstas vuelan a horas en las que la temperatura es muy baja.

Heinrich y Raven (1972), afirman en términos energéticos, que la producción de calor para regular la temperatura es igual al incremento

de la distancia de vuelo entre las flores. Por lo tanto las flores que son polinizadas a bajas temperaturas deberían de proveer más recompensa calórica, que las que son polinizadas a altas temperaturas. Por recompensa calórica, los autores se refieren a la cantidad de néctar que la flor produce. Tomando en cuenta que la flor de S. rostratum no produce néctar es lógico pensar que no ofrece recompensa calórica a sus polinizadores, pero la explicación a ello consiste en que las flores están situadas muy cerca una de la otra, así que la abeja puede coleccionar polen ahorrando energía. De tal modo que la abeja en menos tiempo, visita más flores y obtiene más polen. Por otro lado es probable que la abeja se provea de energía en otras plantas cuyas flores produce néctar. De hecho visita una Sapindaceae, Cardiospermum que produce néctar.

En general los insectos que polinizan flores de regiones templadas, como es el caso de S. rostratum, son generalmente capaces de regular la temperatura y estar activos aunque ésta sea baja (Heinrich y Raven, 1972).

El hecho de que Ptiloglossa visite y polinice plantas con flores de anteras coriáceas poricidas, sin excluir por supuesto otro tipo de flores, hace pensar que de algún modo la abeja reconoce las flores de las cuales puede obtener el mayor provecho, o sea aquellas que poseen gran cantidad de polen. Es probable que las anteras de este tipo representan para la abeja una señal, aunado al color amarillo brillante de la corola, que se hace más aparente a la salida del sol. Se podría pensar que el aroma juega un papel importante como atrayente en la polinización de S. rostratum, pero no es así pues en la hora en la que las flores liberan su típico olor a durazno, las abejas no llegan a S. rostratum, solo

está presentes Coleópteros como Euphoria basalis (ver gráfica A), cuya presencia se explica por sus hábitos alimenticios, que incluyen la ingestión de polen. Por otro lado, la hora en que este se posa en la flor, cuando el sol ha producido suficiente calentamiento, implica que el coleóptero requiere gran cantidad de energía para llevar a cabo sus actividades. No se podría dar ninguna explicación lógica a esta liberación de aroma, quizá en algún momento del origen de la planta, el aroma significó un atrayente para el polinizador.

Solanum rostratum utiliza mecanismos de aislamiento como son el pequeño tamaño del insecto y la ausencia de vibración para evitar que la posibilidad de polinización efectiva se haga selectiva.

En cuanto a las visitas a S. rostratum existe una segregación de actividades, en la cual el visitante más efectivo en este caso el polinizador, es el que visita primero las flores, esto aunado al hecho del modo como obtiene el polen (vibración), se puede pensar en una posible coevolución entre la planta y el polinizador cuyo rango de actividad y la conducta coinciden con el tiempo en que las flores abren y la manera como presenta el polen (anteras coriáceas poricidas).

Los visitantes y el polinizador de S. rostratum compiten por fuentes de alimento (polen), debido a que son diferentes especies la competencia es interespecífica, en ésta el más efectivo, o sea Ptiloglossa mexicana, llega primero a la planta y los menos efectivos llegan más tarde.

Solanum rostratum presenta un alto porcentaje de granos de polen viables, de modo que la gran cantidad de polen transportado por las abejas también es altamente viable, ésto indica que hay una alta probabilidad de polinización efectiva.

Solanum rostratum y su grupo de polinizadores ha llegado a coevolucionar, es decir que la relación entre ambos ha llegado a ser tan estrecha, que se presentan en distintas localidades a diferentes latitudes - representantes de las mismas familias. Es muy probable que al estudiar con más profundidad, la polinización de S. rostratum en localidades intermedias entre Arizona y el Pedregal de San Angel, como por ejemplo Río Mimbres, Durango, la coevolución sería totalmente probada.

Como se describió en páginas anteriores, S. rostratum y S. fontanesianum son visitadas por la misma especie de Ptiloglossa mexicana, debido a lo cual existe la posibilidad de una hibridización. Esta posibilidad esta apoyada en información obtenida en el Herbario Nacional (MEXU). Se localizó un ejemplar identificado como Híbrido de Solanum rostratum y S. fontanesianum (C. Patoni oct. 7, 191 # 197). Aun cuando el colector original le dió el nombre de Solanum rostratum, este mismo espécimen fue considerado por S. M. Coles en 1972 como un híbrido.

Por otro lado Ptiloglossa tiene la posibilidad de entrar en ambas especies, y en las dos está en contacto con el área estigmática. Además la abeja tiene la capacidad de vibrar para obtener polen de las anteras coriáceas poricidas de ambas flores. Todo esto significa que la abeja no encontró ningún mecanismo, que le impidiera realizar la polinización, ya

que las estructuras de las dos plantas son muy similares. Sin embargo existe la posibilidad de que el polen de ninguna manera tenga cabida en el estigma de la flor de una y otra planta o que el estigma produzca sustancias que no permitan el desarrollo del tubo polínico o bien que el tubo polínico sea más corto que el de la especie y por lo tanto no haya fecundación. Además de todos los hechos anteriores, que definirían si puede haber una hibridización entre S. rostratum y S. fontanesianum, se podría agregar la posibilidad de poner a germinar semillas de el ejemplar determinado como híbrido y de este modo saber si el híbrido es fértil. O hibridizar artificialmente y ver si hay producción de frutos.

IX. Resumen

1. Solanum rostratum Dunal, es una planta polinizada por un Himenoptero de la Familia Colletidae, Ptiloglossa mexicana, hembra en el Pedregal de San Angel, D. F. México.
2. Los hábitos alimenticios del polinizador involucran una especificidad floral.
3. El comportamiento del polinizador, dentro de las poblaciones de Solanum rostratum, promueve la polinización cruzada.
4. El polinizador tiene una constancia floral.
5. La temperatura en la que las flores de Solanum rostratum abren, la estructura y el tamaño de las mismas y la dehiscencia de las anteras, son algunos de los factores por los cuales solo ciertas abejas pueden ser polinizadores de la planta.
6. La regulación de la temperatura del cuerpo del insecto, el tamaño y la capacidad de vibrar, entre otras cosas, indican que únicamente ciertas abejas pueden ser polinizadores de Solanum rostratum.
7. El aroma de las flores, no es un atrayente en la polinización de Solanum rostratum en el Pedregal de San Angel.
8. La hibridación entre Solanum rostratum y Solanum fontanesianum es solo una posibilidad.
9. Existe una segregación de actividades en la que el visitante más efectivo llega a temprana hora, y antes que ningún otro a la flor.
10. Hay una competencia interespecifica entre todos los visitantes y el polinizador de Solanum rostratum.
11. Existe una posible coevolución entre el grupo de visitantes y polinizadores y Solanum rostratum.

X. Literatura Citada

- Baker, H. G. y P. D., Hurd. 1968. Intrafloral Ecology. Ann. Rev. Entom. 13: 385-414.
- Batra, S. W. T. 1967. Crop pollination and the flower relationships of the wild bees of Ludhiana, India (Hymenoptera: Apoidea). J. Kansas Entomol. Soc. 40(2): 164-177.
- D'arcy, W. G. 1974. Solanum and its close relatives in Florida. Ann. - Missouri Bot. Gard. 61(3): 819-867.
- Diego P., N. 1970. Contribución a la flora de los alrededores del Jardín Botánico de la UNAM. Tesis. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología, UNAM. México 185 p.
- Eickwort, G. C. 1967. Aspects of the biology of Chilicola Ashmendi in Costa Rica. (Hymenoptera: Colletidae). J. Kansas Entomol. 40: 42-73.
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación climática de Köppen. México. UNAM. Instituto de Geografía. 246 p.
- Halstead, B. D. 1890. Notes on stamens of Solanaceae. Bot. Gaz. 15: 103-106.
- Harris, J. A. y O. M. Kuchs. 1902. Observations on the pollination of Solanum rostratum Dunal and Cassia chamaecrista L. Kansas Univ. Bull. 1: 15-41.
- Heinrich, B. y P. H. Raven. 1972. Energetics and the pollination ecology. Science. 176: 597-602.

Linsley, E. G. 1962. The colletid Ptiloglossa arizonensis Timberlake a matinal pollinator of Solanum (Hymenoptera:Apoidea). Pan Pacific Entomologist 38(2):75-82.

_____ y N. A. Cazier. 1963. Further observations on bees wich take pollen from plants of the genus Solanum (Hymenoptera:Apoidea). Pan Pacific Entomologist 39(1):1-18.

Macior, L. W. 1974. Behavioral aspects of coadaptations between flowers and Insect pollinators. Ann. Missouri Bot. Gard. 61:760-769.

Michener, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny and a classifications of the bees. (Hymenoptera). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 82:151-326.

_____ 1954. Bees of Panama. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 104: 1-175.

_____ 1962. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. Rev. Biol. Trop. 10(2):167-175.

Radford, H. E., W. C. Dickinson, J. R. Massey, y R. Bell. 1974. Vascular Plant Systematics. Harper and Row, Publishers. New York. 891 p.

Ridley, H. L. 1930. The dispersal of plants through the world. L. Ree-
ne and Co. L.T.D. Lloyds Bank Building, Ashford, Kent. 744 p.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D. F. México)
An. Esc. Nac. Cienc. Biol. México 8 (1-2):59-129.

- Timberlake, P. H. 1946. Two new species of Ptiloglossa from Arizona.
(Hymenoptera:Apoidea). Pan Pacific Entomologist 22 (4):156-158.
- Villegas, D. M. 1969. Estudio florístico y ecológico de las plantas
arvenses de la parte meridional de la Cuenca de México. An. Esc.
Nac. Cienc. Biol. México. 18:17-89.
- Willie, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting
from Cassia flowers. Rev. Biol. Trop. 2(2):205-210.