

0038124³



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE *Agave macroacantha*
ZUCC. EN TEHUACAN, PUEBLA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
(B I O L O G I A)

P R E S E N T A :
JOSE SANTIAGO ARIZAGA PEREZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. EXEQUIEL EZCURRA REAL DE AZUA.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1998 267748



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

PAGINACIÓN

DISCONTINUA

A la memoria de mis Abuelos Ildefonso y Felipita
con amor y respeto

A mis padres Salvador y Carmen
con admiración y cariño
por su apoyo y sacrificios para sacar a delante su familia

A mis hermanos como una muestra de unión entre nosotros

A mi esposa Guadalupe con amor y gratitud
por apoyarme en todo momento para sacar a delante este trabajo

A mis hijos Ildefonso y Maricela,
que nacieron durante el desarrollo de este trabajo

AGRADECIMIENTOS

Por este medio quiero hacer un reconocimiento a todas aquellas personas que de alguna manera tuvieron que ver en la realización de esta tesis. Particularmente, agradezco al Dr. Ezequiel Ezcurrea, quien dirigió este trabajo y por brindarme su amistad, confianza, apoyo, y sobre todo, por estimularme para superarme académicamente, al brindarme las facilidades para ello, y ser el modelo de investigador a seguir, aunque difícil de lograr.

De igual manera, agradezco a los integrantes de mi Comité Tutorial: Dr. Luis Equiarte y Dr. Miguel Franco, por su apoyo en el desarrollo de la investigación y en el análisis de datos. También deseo agradecer a la M. en C. Irene Pisanly por sus valiosos comentarios durante el inicio de la tesis, al participar inicialmente como integrante del Comité Tutorial cuando el proyecto de tesis formaba parte del Plan de Estudios de Maestría.

A los sinodales, Dra. Ana Mendoza, Dra. Teresa Valverde, Dr. Luis Equiarte, Dr. Miguel Martínez, Dr. Miguel Franco y Dr. Carlos Montaña por la revisión de la tesis y las valiosas sugerencias al trabajo.

A los diversos profesores de la Facultad de Ciencias y del ex-Centro de Ecología de la UNAM que tuvieron que ver con mi formación.

A mis amigos del ex-Laboratorio de Ecología de Comunidades, los Biols. Cesar Rodríguez, Eduardo Peters, Carlos Martorell, Miguel Ladrón de Guevara, Fernando Ramírez de Arellano y Ernesto Vega por su amistad y por los múltiples momentos emotivos compartidos en el campo, así como su participación en algunas fases de esta tesis. Igualmente agradezco a los Biols. Nidia Pérez y Rubén Pérez por su colaboración en el campo. Al Lic. José Darga por su apoyo en las simulaciones de crecimiento de agave mediante una técnica estocástica.

Una buena parte del trabajo de campo fue apoyada por mis hermanos Daniel, Hércules y Luis, así como por mi esposa Guadalupe Bolaños, quienes sin su ayuda no habría podido concretar algunos experimentos. De vital importancia fue la ayuda de Helio Farza y Jorge Ortega quienes me asesoraron en las técnicas de colecta de los murciélagos. De igual forma, me encuentro en deuda con el Dr. Everardo Castillo, comunero de Zapotitlán Salinas, quien me respaldó cuando mis familiares y amigos no podían apoyarme.

Finalmente agradezco al Dr. Alejandro Casas por su ayuda en la traducción del resumen al inglés. Asimismo, al Dr. Hector Arita, Dr. Daniel Piñero y a los integrantes del pseudo-Consejo Departamental del DEEM-Campus Morelia, por permitirme concretar mi superación académica durante la difícil etapa posterior a mi conclusión como Técnico Académico del Dr. Ezequiel Ezcurrea.

Por último, agradezco al CoNaCyT, Programa de Apoyo a las Divisiones de Estudios de Posgrado (PADEP-UNAM, clave del proyecto 003329) por el apoyo otorgado para la realización de este trabajo.

INDICE

PRESENTACIÓN DEL TRABAJO.....	I
RESUMEN.....	II
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	
El género Agave.....	2
Sitio de estudio.....	5
CAPÍTULO II. MECANISMOS DE PROPAGACIÓN EN <i>Agave macroacantha</i>	
Introducción.....	9
Metodología.....	12
Resultados.....	20
Discusión.....	27
CAPÍTULO III. ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN	
Introducción.....	48
Metodología.....	50
Resultados.....	59
Discusión.....	66
CAPÍTULO IV. ESTIMACIÓN DE LA EDAD REPRODUCTIVA EN <i>A. macroacantha</i>	
Introducción.....	88
Metodología.....	89
Resultados.....	95
Discusión.....	99
CAPÍTULO V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....	116
BIBLIOGRAFÍA.....	143

PRESENTACIÓN DEL TRABAJO

Esta tesis presenta los resultados de un estudio en *Agave macroacantha* relacionados con la biología de la reproducción y establecimiento de propágulos de origen sexual y vegetativo. El trabajo está estructurado en cinco capítulos. En el primero se presenta una introducción al género *Agave* y se hace una descripción de la especie y del sitio de estudio.

En el segundo capítulo se cuantifican las diásporas sexuales y vegetativas que forma *Agave macroacantha* bajo condiciones naturales. En dos áreas con diferente intensidad de pastoreo, se contrastó el efecto de los chivos sobre el abatimiento de la fecundidad de los individuos reproductivos, y sobre el destino de los propágulos aéreos (bulbilos). Asimismo, se discuten los mecanismos de formación de bulbilos y el compromiso (*trade-off*) que se presenta con las estructuras reproductoras, resultados que ya fueron publicados (Arizaga y Ezcurra; *Oecologia* 101: 329-334). En este capítulo se incluyen los resultados correspondientes a la cuantificación de la dinámica de establecimiento de plántulas de origen sexual y de bulbilos, mediante técnicas demográficas.

En el capítulo tres se describen la ecología de la polinización de *A. macroacantha*, caracterizando algunos aspectos de los síndromes florales (fenología de la floración y la producción de néctar), así como el sistemas de entrecruzamiento predominante en la especie. Además, mediante una serie de observaciones y experimentos, se cuantificó la eficiencia en el éxito reproductivo de *A. macroacantha* debida a diferentes gremios de visitantes e identificando al polinizador más eficiente sobre la producción de semillas fértiles.

En el capítulo cuatro se muestran los resultados de la tasa de crecimiento bajo condiciones naturales en una muestra de individuos de diferentes estados de desarrollo, con la que se estimó la edad en la que las rosetas se reproducen. Debido a que el crecimiento es distinto de acuerdo al tipo de propágulo (sexuales y vegetativos), se cuantificó la tasa de crecimiento de las plántulas sexuales y de propágulos vegetativos para estimar la variación en la edad reproductiva entre los diferentes tipos de diásporas.

Finalmente, en el capítulo quinto se muestran las conclusiones generales del trabajo.

RESUMEN

Agave macroacantha es una especie semélpara de tamaño mediano (43 cm), endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se reproduce sexualmente mediante semillas. La multiplicación vegetativa es mediante "mecuates", propágulos rizomatosos y bulbilos, estos últimos desarrollados a nivel de la inflorescencia. Las poblaciones se presentan en forma de manchones (clones o colonias), con una media de 5 rosetas por manchón. Según observaciones realizadas entre 1992 y 1997, el periodo reproductivo se presenta desde marzo hasta noviembre. Cerca del 50% de las inflorescencias fueron consumidas por los chivos durante 1992-94, debido a que la floración se da al final de la estación seca (octubre-mayo). Las flores son hermafroditas y protándricas. La fecundación es cruzada y la realizan polillas nocturnas (Lepidoptera: Noctuidae) y murciélagos nectarívoros (Chiroptera: Phyllostomidae); éstos últimos son los polinizadores más eficientes. Esta especie desarrolla cerca de 2,800 semillas fértiles por roseta, presentando un alto porcentaje de germinación (76%) y una alta viabilidad después de 20 meses de almacenarlas (85%).

En el campo es común observar plantas con pocas cápsulas y numerosos bulbilos en la inflorescencia. Se encontró, de manera experimental, que estas plantas enfrentan un compromiso (*trade-off*) entre la reproducción sexual y la propagación vegetativa. Se observó que entre los individuos reproductivos, cuando se abatió la cantidad de cápsulas (por consumo de botones florales o abortición debido a los tratamientos de polinización), se indujo la formación de bulbilos en la inflorescencia. Al parecer este es un mecanismo que compenso la escasa reproducción exitosa del ramet, y si se presentan reclutamientos de estos ramets, se incrementa la viabilidad del genet.

El establecimiento de plántulas de origen sexual fue muy bajo. Las cohortes sembradas durante la estación seca (enero de 1992) mostraron una mayor sobrevivencia que las cohortes sembradas durante la estación de lluvias (junio de 1992), posiblemente como consecuencia de un año atípico en el que se presentó una alta frecuencia de lluvias durante la segunda mitad de la estación seca. Para cada estación, las cohortes ubicadas bajo nodrizas (que presentaron curvas de sobrevivencia del tipo III), mostraron mayor sobrevivencia que en sitios abiertos (que presentaron curvas de sobrevivencia del tipo I). La depredación fue otro factor que afectó negativamente el establecimiento de las plántulas, aunque el efecto directo de la radiación solar fue el factor más crítico en la sobrevivencia de las plántulas de *A. macroacantha*.

En contraste, los bulbilos mostraron una mayor sobrevivencia que las plántulas ubicadas bajo condiciones ecológicas similares (nodricismo y exclusión de depredadores). Entre los bulbilos no hubo diferencias significativas entre categorías de tamaño, presentando curvas de sobrevivencia del tipo III, es decir, la mortalidad de los propágulos tendió a reducirse con el tiempo. Bajo condiciones naturales, los bulbilos pueden ser depredados por insectos. Sólo una fracción de ellos (19% estimado durante 1992-1996) se dispersan de la vara floral, pero la mayoría cae encima de alguna roseta del manchón, donde mueren por desecación. Durante el periodo de 1992 se registraron algunos establecimientos exitosos que representaron sólo el 1.67% de los bulbilos producidos durante el periodo de 1992 a 1994.

En el tallo hipógeo de *A. macroacantha* es común observar el desarrollo de vástagos subterráneos de dos tipos: "mecuates" (o hijuelos) y vástagos rizomatosos. Debido a que estos propágulos se encuentran enterrados o están cubiertos por las rosetas adultas, no son visibles hasta que alcanzan un determinado tamaño. El 99% de la población analizada en su parte hipógea, mostró evidencia de haberse originaron por procesos vegetativos hipógeos, mientras que el 1% restante se originó por medios sexuales.

A. macroacantha muestra una tasa de crecimiento mayor conforme se incrementa la disponibilidad de recursos (agua y radiación), lo que parece favorecer la floración. Sin embargo, no existe certeza sobre el factor físico particular que desencadena la floración. La edad de una muestra de individuos reproductivos se estimó con base en las tasas de crecimiento individuales que mostraron, en términos de la altura, el diámetro y la cantidad de hojas fotosintéticas en pie. Los propágulos vegetativos hipógeos ("mecuates") alcanzan su fase reproductiva alrededor de los 21-24 años de edad, mientras que un bulbilo que logra establecerse, se reproducirá hasta después de 29 años. Por el contrario, una plántula de origen sexual se reproducirá, en promedio, después de los 38 años de edad.

Aunque sólo una proporción de los óvulos producidos en las flores es polinizada, *A. macroacantha* forma una gran cantidad de semillas. Sin embargo, sólo un pequeño porcentaje de estas semillas encuentran condiciones ecológicas favorables para sobrevivir e integrarse a la población (1%), lo cual parece no ser continuo sino por pulsos. Este reclutamiento de plántulas sexuales garantiza el mantenimiento de la variabilidad genética de la población y favorece la colonización de nuevos hábitats. Por el contrario, la propagación vegetativa es el mecanismo predominante de regeneración de la población (99%), aunque se presenta en menor magnitud que por procesos sexuales (2 vástagos hipógeos vs 2800 semillas/roseta). Sin embargo, con cada nuevo vástagos vegetativo (o ramet) que llegue a la fase reproductiva, se incrementa la adecuación del genotipo. Por lo tanto, los ramets representan un genotipo exitoso para un ambiente determinado.

ABSTRACT

Agave macroacantha is a semelparous species of medium size (43 cm), endemic to the Tehuacán-Cuicatlán Valley. It reproduces sexually by seeds. Vegetative propagation occurs by "mecuates", propagule of rhizome (suckering), and bulbils, these last developed on the inflorescens. Populations occur as patches (clones or colonies), with an average of 5 rosettes per patch. According to observations conducted between 1992 and 1977, the reproductive season occurs between March and November. In 1992-1994, nearly 50% of inflorescens were eaten by goats. This can be explained because the flowering season occurs at the end of the dry season which covers the period between October and May. Flowers are hermaphrodites and protandric. Breeding system is outcrossing and pollination is carried out by moths (Lepidoptera: Noctuidae) and nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae). Bats are the most efficient pollinators.

Agave macroacantha produces nearly 2,800 fertile seeds per rosette, with a high percentage of germination (76%) and a considerable viability after 20 months of storage (85%).

It is common to observe in the field plants with few capsules and numerous bulbils in the inflorescens. It was found in experiments that this plant species face a trade off between sexual reproduction and vegetative propagation. It was observed among reproductive individuals that when number of capsules decreased (due to consumption of flowering buds or their abortion in treatments of experiments to test pollination system), the production of bulbils was induced in the inflorescens. It appears that this is a mechanism that compensate the scarce successful reproduction of the ramet, but if recruitment of these ramets occur, the viability of the genet increases.

Establishment of seedlings was very low. Cohorts sown during the dry season (January 1992) presented a higher survival than cohorts sown during the rainy season (June 1992), possibly as a consequence of the atypical high frequency of rainfalls during the second half of the dry season of that year. For each season, cohorts located under plant nurses (which presented type III survival curves), shown higher survival in open sites (which presented type I survival curves). Predation was another factor that negatively affected establishment of seedlings, although the direct effect of solar radiation was the most critical factor determining the survival of *A. macroacantha* seedlings.

In contrast, bulbils had a higher survival than plants under similar ecological conditions (nurse plants and exclusion of predators). There were no significant differences among size categories of bulbils, showing type III survival curves, in other words, mortality of propagules trended to decrease with time. Under natural conditions, bulbils may be predated by insects. Only part of them (19% estimated for 1992-1996) separate from the floral peduncle, but most of them fall over another rosette of the patch, where they die by desiccation. In 1992 some successful establishments were recorded which constituted only 1.67% of the bulbils produced during the period between 1992 and 1994.

It is also common to observe that two types of propagules are produced on the subterraneous stems of *A. macroacantha*: The "mecuates" or hijuelos and the rhizome's propagules. Because these propagules are buried or covered by adult rosette, they are not visible until they reach a particular size. Nearly 99% of the population analyzed in subterraneous parts presented evidence to have originated by subterraneous vegetative processes, whereas the remaining 1% originated by sexual means.

A. macroacantha has a higher growth rate as availability of resources (water and radiation) increases, which also favors flowering. However, there is no certainty about the specific physic factor that determines the commencement of flowering. Age of a sample of individuals was estimated based upon individual growth rates in terms of height, diameter and amount of photosynthetic leaves. Subterraneous vegetative propagules ("mecuates") reach their reproductive age around 21-24 years old, whereas a bulbile reproduces after 29 years. For the contrary, a seedling reproduces, in average, after 38 years.

Although only part of the ovules produced in flowers are fertilized, *A. macroacantha* produces a great amount of seeds. However, only a small percentage of seeds find favorable

ecological conditions for surviving and to form part of the population (1%), which seems to be a process occurring not continually but rather by pulses. This recruitment of seedlings guarantees the maintenance of population genetic variation and favors colonization of new habitats. For the contrary, vegetative propagation is the predominant mechanism for the regeneration of the population (99%), although it occurs in a lower magnitude than sexual processes (2 subterranean propagules against 2,800 seeds per rosette). Nevertheless, with each new vegetative propagule (or ramet) reaching the reproductive stage, fitness of the genet increases. Therefore, the ramets represent a successful genotype for a particular environment.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

EL GÉNERO AGAVE

La familia *Agavaceae*, perteneciente al orden *Asparagales* cuenta con ocho géneros conteniendo alrededor de 350 especies (Dahlgren et al. 1985). El género *Agave*, conocido comúnmente como "maguey", representa un taxon muy complejo con un genoma extraordinariamente variable, lo que se refleja en su taxonomía (Gómez-Pompa 1963, Gentry 1982, 1983). Berger en 1915 reconoció 256 especies, mientras que en 1920 Trelease describió 170 especies (Gómez-Pompa 1963, McVaugh 1989). Más recientemente, Gentry (1982) reconoció 136 especies, mientras que McVaugh (1989) considera que el género tiene más de 200. Para México, García-Mendoza (1995) reconoce 125 especies de agaves. El género *Agave* se divide en dos subgéneros: *Littaea* y *Agave*, los cuales se diferencian esencialmente a nivel de la inflorescencia (Gentry 1982, McVaugh 1989; ver Diagrama 1, pag 11). En el subgénero *Agave* las inflorescencias son grandes racimos compuestos (paniculas), con una estructura monopodial en su eje principal y ramas laterales de tipo umbeliforme por acortamiento de los entrenudos de las ramificaciones de segundo orden en adelante, lo que resulta en un amontonamiento de las flores (Álvarez 1986). Los magueyes del subgénero *Littaea* forman grandes paniculas con densos racimos espigados (Álvarez 1986), dando el aspecto de una densa espiga cilíndrica de flores (McVaugh 1989).

Los agaves son plantas xerófilas suculentas, generalmente acaules, con excepción de *A. karwinski* y *A. decipiens*, que presentan formas arborescentes (Gómez-Pompa 1962, Gentry 1982). Las hojas o "pencas" tienen forma de espada con una espina terminal, generalmente son gruesas y muy suculentas conteniendo un parénquima esponjoso que le permite almacenar agua y una cubierta cerosa que impide, a su vez, la pérdida de la misma. Los bordes frecuentemente están cubiertos por espinas en forma de dientes. Sus hojas, una vez desarrolladas, comienzan a desdoblarse hacia afuera en un arreglo espiral para dar origen a la roseta, la cual constituye la forma característica de los agaves. Esta disposición de las pencas determina, a su vez, un mecanismo de defensa contra herbívoros y, por otro lado, hace más eficiente la captación de agua de lluvia (Gentry 1982, Robert et al. 1992, Ramírez de Arellano 1996). El tamaño y la forma de la roseta varía de pequeñas, compactas y globosas (*A. parryi*), hasta plantas gigantes (*A. mapisaga*; Robert et al. 1992).

Los agaves desarrollan una inflorescencia terminal después de varios años de inactividad cuyo tamaño oscila de unos cuantos decímetros a varios metros de altura según la especie y siempre mucho mayores en altura que las dimensiones de las rosetas que los originan (Gentry 1982, Robert et al. 1992). De la parte media superior emergen los racimos florales, con cuyo néctar atraen, según la especie, aves, insectos y murciélagos, que constituyen sus polinizadores naturales (Schaffer y Schaffer 1977, Howell y Roth 1981, Gentry 1982, Freeman y Reid 1985, Martínez del Río y Eguiarte 1987). Estas inflorescencias son conocidas entre los campesinos de nuestro país como "quiotes". Al parecer, todas las especies del género *Agave* son monocárpicas, caracterizadas por un sólo evento reproductivo, al final del cual la roseta muere (Gómez-Pompa 1962, Gentry 1982).

Los magüeyes, junto con los cactus, constituyen las suculentas más características de los desiertos de Norteamérica; estas plantas han desarrollado de manera individual una serie de adaptaciones para sobrevivir en ambientes xéricos. Poseen una ruta fotosintética de tipo CAM y una baja tasa de crecimiento (Solbrig et al. 1977, Nobel 1977, 1985, Jordan y Nobel 1979), por lo cual estas plantas suelen vivir durante muchos años.

Las Agaváceas son exclusivas del continente Americano (Gentry 1982, Álvarez 1989, García-Mendoza 1995, García-Mendoza y Galván 1995). Se localizan entre los 40° de latitud norte y los 20° de latitud sur, abarcando desde la parte sur de Norteamérica hasta la parte norte de Sudamérica (Álvarez 1989). Presentan una distribución Neotropical, concentradas principalmente en México (Álvarez 1989, García-Mendoza 1995, García-Mendoza y Galván 1995), y su centro de dispersión se localiza en el Altiplano Mexicano (Rzedowski 1962). Su distribución natural se encuentra asociada principalmente a las zonas áridas y semiáridas del Centro de México, mientras que en las áreas circunvecinas paulatinamente van decreciendo en diversidad, lo que señala a México como el centro de origen de la familia (Gómez-Pompa 1963, Álvarez 1989, Rzedowski 1991). En general, las agaváceas muestran altas tasas de evolución morfológica en las zonas áridas de Norteamérica lo que deriva en un intenso proceso de especiación (Eguiarte 1995). Rzedowski (1978) considera que los climas actuales de México quedaron definidos durante el Cenozoico, lo que hace suponer que la especialización de las Agaváceas a las condiciones de aridez se dio en este territorio, coincidiendo a su vez con su actual centro de distribución y diversidad (Álvarez 1989). La presencia de algunas especies de agaváceas en Centroamérica y Sudamérica se debe a

migraciones posteriores a partir de su centro de origen, una vez que se conectaron Norteamérica y Sudamérica durante el Eoceno (Álvarez 1989).

El ancestro de las agavaceas parece ser *Hosta* (Funkiaceae), mientras que el género *Agave* parece haber derivado de *Yucca* (Bogler 1995, Eguiarte 1995, Hernández 1995). Mediante métodos moleculares se encuentra que *Manfreda* y *Agave* son los géneros más evolucionados de la familia agavaceae (Bogler 1995, Eguiarte 1995), mientras que los métodos cladísticos señalan a *Polyantes* y *Pseudobravia* como taxa más recientes que derivaron de *Manfreda*, el cual, a su vez, evolucionó de *Agave* (Hernández 1995). Gentry (1983) considera que la hibridación puede ser un mecanismo de especiación entre algunas especies, como parece darse con *A. arizonica* (DeLameter y Hodgson 1986). Sharma y Battacharyya (1962) han sugerido que las variaciones e irregularidades en los cromosomas somáticos dan origen a nuevas variedades durante la reproducción vegetativa. Castorena-Sánchez et al. (1991) sugieren que la especiación se da mediante procesos de rearreglos y mutaciones puntuales a nivel de los cromosomas pequeños, lo que explicaría la ocurrencia de híbridos intraespecíficos como los observados por Gentry (1972, 1982). La hibridación, la poliploidía y la multiplicación vegetativa constituyen las principales causas que han favorecido la evolución del género *Agave* (Sharma y Battacharyya 1962, Pinkava y Baker 1985).

Desde un punto de vista antropocéntrico, los magueyes han proporcionado alimento, fibras y bebidas alcohólicas al hombre desde tiempos precolombinos (Felger y Moser 1970, Gentry 1982). En nuestro país, la explotación de los magueyes ha variado en el transcurso del tiempo, y su utilización se ha realizado a escala local o regional. A nivel local, la explotación y el manejo de algunas especies de maguey han estado ligadas al desarrollo cultural y social de diversos grupos indígenas, encontrándose una utilidad muy diversificada entre las distintas culturas nativas y las partes del maguey (ver Matuda 1963, Piña 1971, MNCP 1988, Galván 1990, González y Galván 1992, Rangel y Galván 1992, Colunga-GarcíaMarín y May-Pat 1993, Colunga-García-Marín et al. 1993). Una explotación a mayor escala y que repercutió durante la primera mitad del siglo XX sobre la economía nacional consistió en emplear magueyes domesticados para la elaboración de bebidas fermentadas (pulque, mezcal y tequila) y como agaves textiles (ixtle, sisal, henequén; Gómez-Pompa 1963, Gentry 1982, MNCP 1988).

SITIO DE ESTUDIO

Este trabajo se realizó en el Jardín Botánico Helia Bravo, localizado en Zapotitlán Salinas ($18^{\circ}20'N$, $97^{\circ}28'W$), a 30 km al sur de Tehuacán, Puebla. La altitud es de 1407 msnm. La zona presenta un clima semiárido con un régimen de lluvias de verano (Zavala-Hurtado 1982). La precipitación promedio anual es de 400 mm con una sequía intraestival y una temperatura promedio anual de $21.4^{\circ}C$ (García 1987). Zapotitlán Salinas es uno de los múltiples valle que conforman la región florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y que abarca parte del estado de Puebla y Oaxaca. La Sierra Madre Oriental, conocida localmente como Sierra de Zongolica y Sierra Juárez, ejerce una barrera física para los vientos húmedos procedentes del Golfo de México. La sombra orográfica de la Sierra Madre constituye la principal causa de aridez en la zona (Smith 1965, Meyrán 1980, Villaseñor et al. 1990). El Valle de Tehuacán-Cuicatlan presenta una gran variabilidad en condiciones topográficas, geológicas y climáticas (Smith 1965, Aguilera 1970). A diferencia de otras zonas áridas y semiáridas, el Valle de Tehuacán presenta una alta predecibilidad y una marcada estacionalidad de lluvias, las cuales ocurren durante el verano, con cuatro meses definidos como lluviosos y que van de mayo a septiembre; en agosto se presenta la sequía intraestival (Valiente 1991).

Los suelos del Valle de Tehuacán son someros y pedregosos. En los valles los suelos son de tipo halomórfico, derivados de rocas sedimentarias (evaporitas), y con diferentes grados de alcalinidad y salinidad. En los lomeríos, los suelos son calcáreos de tipo rendzina, protorendzina y xerorendzina. En general, los suelos presentan una textura limosa de color claro, con un pH ligeramente alcalino, pobres en materia orgánica y con diferentes concentraciones de carbonatos, según la localidad y horizonte en cuestión (Aguilera 1970). Dada la diversidad de suelos como respuesta a su naturaleza física y química, determinan que el Valle de Tehuacán presente un mosaico de condiciones edáficas que constituyen otro factor adicional que acentúa las condiciones de aridez y, a su vez, representa un factor altamente selectivo para la distribución de las plantas (observación personal).

Desde el punto de vista geológico, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una isla ecológica que ha operado como refugio de la flora desde el Pleistoceno debido a la ausencia de eventos catastróficos y a su aislamiento geográfico (Rzedowski 1978, 1991). Debido a su carácter ecotonal entre la vegetación xerófila y tropical (Villaseñor et al. 1990), esta región se caracteriza

por presentar una gran diversidad florística con un alto porcentaje de elementos endémicos (Smith 1965, Meyrán 1980, Villaseñor et al. 1990, Rzedowski 1991, Dávila et al. 1993, 1995, García-Mendoza 1995). El Valle de Zapotitlán presenta una vegetación constituida por un matorral xerófilo (Rzedowski 1978) con la dominancia de la cactácea columnar gigante *Neobuxbaumia tetetzo*, además de otros cactus, rosetófilas, arbustos y herbáceas (Zavala-Hurtado 1982). De acuerdo con los listados florísticos, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán cuenta con 15 especies de magueyes, seis de ellos endémicos a la región, lo que lo convierte en una región de gran importancia para el género *Agave* y en general para la Familia Agavaceae (García-Mendoza 1995).

La economía de la población de Zapotitlán Salinas está basada fundamentalmente en la explotación y fabricación de artesanía del ónix, en la extracción de sal de mantos acuíferos subterráneos, y en la cría de chivos. La agricultura está muy limitada a los valles y es fundamentalmente de temporal. La colecta de frutos y otras partes de plantas silvestres es común entre los lugareños; sin embargo, su explotación es de autoconsumo (observación personal).

A. macroacantha es un especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Gentry 1982) que se encuentra principalmente en laderas poco inclinadas, formando manchones o colonias de uno a varios individuos. Generalmente las poblaciones de este maguey se encuentran distribuidas en forma agregada, localizándose en áreas relativamente pequeñas. *A. macroacantha* es una especie de tamaño mediano, conocida localmente entre muy pocos campesinos como "espadita", y sus inflorescencias son raramente consumidas por la gente. Suele usarse esporádicamente para delimitar parcelas.

Agave macroacantha constituye una suculenta que, hasta antes de esta investigación, no había sido estudiado desde ningún tipo de vista, con excepción de inventarios florísticos (Dávila et al. 1993, García-Mendoza 1995, García-Mendoza y Galván 1995). El presente trabajo se encuentra enmarcado dentro de las estrategias reproductivas en plantas clonales. El interés de investigar algunos aspectos relacionados con la biología de la reproducción en *A. macroacantha* están basados en las siguientes observaciones realizadas en el campo. Es una planta en forma de roseta que muestra una acentuada propagación vegetativa, y exhibe numerosos individuos reproductivos que producen semillas de color negro. Desde el punto de vista de las estrategias de historia de vida, este maguey es una planta semélpara, por lo tanto, era de interés cuantificar algunos aspectos sobre la ecología de la polinización, y en última instancia, realizar una medida de

la "adecuación" de la especie en términos de la producción de semillas. Asimismo, debido a la capacidad de clonación, se hipotetizó que la propagación vegetativa podría ser el proceso de propagación que predominaba sobre la reproducción sexual en la población.

En ocasiones se observan las semillas germinar durante la estación de lluvias. Además, es común observar rosetas de tamaño pequeño asociadas a arbustos, mientras que son escasas las rosetas individuales que crecen en sitios en donde la radiación solar es directa. Esto sugirió que posiblemente estaba operando un proceso de facilitamiento por parte de los arbustos en el establecimiento de plántulas sexuales, proceso conocido como nodricismo y que fue documentado en el sitio de estudio para el caso de los cactus (Valiente-Banuet 1991). Otro aspecto de la ecología de *A. macroacantha* consistió en mostrar numerosas inflorescencias que eran consumidas por el ganado doméstico, con un aparente efecto sobre la fecundidad y la inducción de propágulos vegetativos aéreos, lo que influyó a investigar el proceso que estaba operando en este sistema biológico.

CAPÍTULO II

MECANISMOS DE PROPAGACIÓN

EN *Agave macroacantha*

INTRODUCCIÓN

Un mecanismo que demográficamente aporta al mantenimiento y/o regeneración de las poblaciones vegetales es la propagación y consiste en dos procesos: (a) reproducción (mediante semillas sexuales o asexuales) y (b) crecimiento vegetativo o clonación (mediante vástagos vegetativos o clones; Harper 1977, 1985). Ambos procesos dan origen a un nuevo individuo, pero en la reproducción la planta se origina a partir de un cigoto, mientras que en el crecimiento clonal la planta se forma a partir de meristemos (Harper 1977). Las plantas que muestran ambos procesos son conocidas como plantas clonales, siendo muy comunes en el reino vegetal (Abrahamson 1980, Cook 1983, 1985).

Desde el punto de vista morfológico, el desarrollo de una planta puede interpretarse como una forma modular de construcción, en donde el crecimiento está determinado por la adición de unidades morfológicas o módulos. En las plantas clonales la unidad de crecimiento modular se denomina ramet y corresponde a cada uno de los individuos originados por crecimiento clonal. Del mismo modo, el genet representa todos los ramets que se originaron de un cigoto, es decir, el conjunto de plantas clonales originadas a partir de una planta parental (Harper 1977, 1985). El genet puede ocupar una área de unos centímetros hasta cientos de metros (Cook 1985).

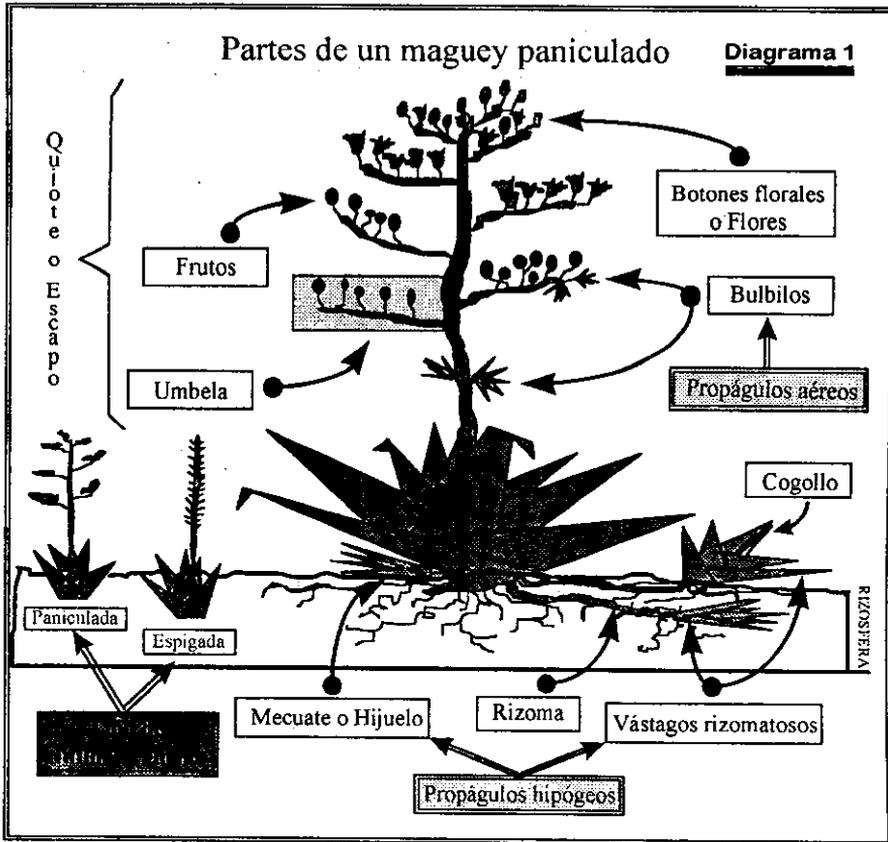
Los propágulos o diásporas (semillas sexual y vástagos vegetativos) producidas por las plantas clonales parecen operar como diferentes estrategias del ciclo de vida de la planta para establecerse y estabilizar la población en un hábitat determinado. En ambientes de incertidumbre ambiental, el crecimiento vegetativo opera como la mejor estrategia para asegurar el sitio, mientras que la reproducción sexual constituye un proceso de alto riesgo y más bien actúa como un mecanismo para colonizar nuevos ambientes (Tamm 1972, Anderson y Louck 1973, Bishop et al. 1978, Noble et al. 1979, Abrahamson 1980, Cook 1983, Silander 1985, Eriksson 1989, 1992). Sin embargo, aunque el reclutamiento de plántulas sexuales puede ocurrir en proporciones muy bajas, garantiza el mantenimiento de la variabilidad genética de la población (Silander 1985, Ellstrand y Roose 1987). Además, debido a que la mortalidad de los genets adultos es igualmente baja, se favorece la producción de nuevas diásporas sexuales durante años subsecuentes a partir de los ramets reproductivos, y a su vez, balancea los efectos de la baja tasa de reclutamiento de nuevos genets (Cook 1985).

La cantidad de diásporas producidas por una planta clonal, aunque en última instancia depende de factores genéticos, están bajo la influencia ambiental, la disponibilidad de recursos y el compromiso (*trade-off*) entre la propagación sexual y vegetativa (Willson y Price 1977, Cook 1985, Silander 1985,

Eriksson 1992, Widén 1992). La teoría de asignación de recursos predice que los recursos en una planta son limitados para las distintas estructuras y la iniciación de la reproducción provoca una reducción de recursos para el crecimiento vegetativo, presentándose una competencia entre estos dos procesos (Watson 1984). En la naturaleza se ha encontrado que en algunas plantas clonales perennes este compromiso entre la reproducción y el crecimiento clonal es tal que ambos procesos compiten por la misma reserva de recursos dentro de una misma planta, de tal forma que la asignación de recursos en un proceso ocurre a expensas del otro proceso (Harper 1977, Willson 1983).

Aunque la dispersión de las diásporas constituye parte del proceso que explica la dinámica de la población de una planta (Harper 1977, Grime 1979), el establecimiento de las plántulas sexuales en las plantas clonales parece ser un evento episódico, tanto en el tiempo como en el espacio que depende principalmente de su sobrevivencia y su crecimiento a una serie de condiciones ambientales (Cook 1985, Thomas y Dale 1975, Barkham 1980). Por el contrario, los propágulos clonales tienen la ventaja de estar integrados a la planta parental lo que les permite sobrevivir y establecerse a una variedad de ambientes (Hartnett y Bazzaz 1983, Harper 1985, Pitelka y Ashmun 1985).

Entre las plantas clonales suculentas del género *Agave*, numerosas especies presentan los dos procesos de propagación: (i) reproducción mediante semillas y (ii) clonación, que puede ser mediante propágulos aéreos (bulbillos) o propágulos hipógeos ("mecuates" y vástagos de rizoma; ver Diagrama 1; Gentry 1972, 1982, Nobel 1988, 1994). Al igual que otras plantas suculentas xerófilas, como los cactus, las plántulas son el estado más vulnerable y su establecimiento es una de las fases más difíciles de su ciclo de vida (Nobel 1984, 1988, 1994, Elheringer 1985, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Tienen una cantidad limitada de reservas, baja capacidad de absorción de agua y están expuestos a grandes variaciones de temperatura, por lo que su sobrevivencia y establecimiento están confinadas a la estación de lluvias (Niering et al. 1963, Turner et al. 1966, Gentry 1972, Nobel 1977, Jordan y Nobel 1979, 1981, Nobel 1985, 1988, Raphael y Nobel 1986). Para el caso de *Agave deserti*, una planta clonal del desierto sonorense, el establecimiento de las plántulas sexuales estuvo facilitado por las mejores condiciones microclimáticas (menor radiación y mayor disponibilidad de recursos) generadas debajo del dosel de arbustos, proceso conocido como nodricismo (Raphael y Noble 1986). En contraste, la clonación constituye un eficiente mecanismo de propagación entre estas plantas suculentas xerófilas (Bravo-Hollis 1978, Gentry 1972, 1982, Nobel 1994).



En este capítulo, se planteó de manera general, evaluar los mecanismos de propagación que presenta una población de *A. macroacantha* en Zapotilán Salinas, Puebla, y cuantificar la capacidad de establecimiento de las diásporas que desarrolla. Como objetivos particulares se plantearon: (i) determinar las características morfológicas de las rosetas de *A. macroacantha* (ii) cuantificar la producción de los diferentes tipos de diásporas (semillas, bulbilos y propágulos hipogeos), (iii) analizar el compromiso entre la reproducción y la formación de bulbilos, y (iv) evaluar el establecimiento de plántulas de origen sexual y de bulbilos en condiciones naturales.

METODOLOGÍA

Características morfológicas de las rosetas

Durante el periodo de floración (abril a noviembre) de 1992, se seleccionaron 205 manchones o colonias de *A. macroacantha* localizadas dentro del Jardín Botánico "Helia Bravo" en Zapotitlán Salinas, Puebla, y en una ladera que se orienta hacia el sureste. Se consideró una colonia como el conjunto de rosetas que pueden ser de diferentes tamaños pero que crecen juntas, incluyendo aquellas rosetas que no excedan de un metro de distancia de los individuos más externos del manchón. Por lo tanto, cada individuo del manchón constituye un ramet, mientras que el conjunto de ramets forman la colonia o el genet. Sin embargo, no puedo asegurar que cada colonia representa un genet. A cada ramet se le midió su altura y diámetro; además, en las rosetas reproductivas se registró el tamaño de la inflorescencia. Asimismo, en cada colonia se determinó el número de rosetas (ramets) que lo formaban.

Cuantificación de propágulos

Semillas

a. Producción de semillas

En el periodo comprendido entre abril y noviembre de 1992, se cuantificó la proporción de frutos desarrollados a partir del total de botones florales formados en 53 individuos reproductivos localizados en el Jardín Botánico "Helia Bravo".

Durante la fructificación (julio a noviembre), se seleccionó una muestra aleatoria de 219 cápsulas que aún no mostraban dehiscencia a partir de 38 individuos escogidos igualmente de manera aleatoria. En cada cápsulas se determinó la cantidad de semillas fértiles producidas. Con estos datos se estimó la fecundidad de los individuos en la población, como el producto del número promedio de frutos y semillas fértiles desarrolladas entre las roseta reproductiva.

Una vez maduros los frutos, las semillas son dispersadas por el viento, cayendo directamente sobre el suelo y en ocasiones son llevadas a grietas en donde las condiciones de radiación son muy pobres. Debido a lo anterior, se cuantificó la capacidad germinativa en términos del porcentaje de germinación de las semillas, en los siguientes tratamientos: (i) a partir de semillas de un mes después de haberse colectado del campo (producidas durante ese año), se colocaron 100 semillas a germinar en una placa de agar al 1% bajo condiciones de laboratorio (fotoperiodo de 12 h de luz y 12 h de obscuridad, y

una temperatura media de 23°C), realizando 15 réplicas ($n=1500$); (ii) un segundo grupo de 100 semillas de un mes de haberse colectadas en el campo fueron colocadas en obscuridad total, cubriendo las placas con papel aluminio y ubicándolas posteriormente bajo las mismas condiciones de laboratorio anteriores, realizando 5 réplicas ($n=500$); (iii) un tercer grupo de 100 semillas se colocaron bajo las mismas condiciones de laboratorio que (i), pero a partir de una muestra de semillas almacenadas durante 20 meses en una bolsa de papel a temperatura ambiente y a la sombra, realizando 8 réplicas ($n=800$).

Bulbilos

a. Producción de bulbilos.

Durante los periodos reproductivos (abril a noviembre) de 1992-96, se realizó un seguimiento de 254 rosetas reproductivas localizadas dentro del Jardín Botánico "Helia Bravo" de Zapotitlán, registrando la cantidad de rosetas cuyas inflorescencias son consumidas por los chivos y la producción de bulbilos entre las rosetas que son o no herbivoriadas por el ganado. El Jardín Botánico es una área restringido al pastoreo; sin embargo, algunos campesinos introdujeron sus hatos de chivos eventualmente. Con la finalidad de comparar el efecto de la intensidad del pastoreo sobre la producción de bulbilos por parte de las rosetas reproductivas, en 1995 y 1996 se monitoreó una subpoblación ($n=129$ rosetas) que mostró pastoreo intensivo, localizada a 0.5 km al sur de Zapotitlán.

b. Destino de los bulbilos.

Para las dos áreas con pastoreo restringido y con pastoreo intenso indicadas anteriormente, al final de la fructificación (septiembre-noviembre) se marcaron un total de 518 bulbilos producidos entre 84 rosetas reproductivas. Mensualmente fueron visitadas estos individuos reproductivos para registrar el destino de los bulbilos, en términos de cuantificar su dispersión, su mortalidad y su establecimiento a la población. Estas observaciones concluyeron con la muerte o el establecimiento de los bulbilos.

Propágulos vegetativos hipógeos

Debido a que los "mecuates" y vástagos de los rizomas son subterráneos, se empleó el método de excavación usado para el estudio de raíces (Böhm 1979), que consistió en la remoción cuidadosa de las capas superiores de suelo, para dejar al descubierto el tallo hipógeo y el sistema radicular. Esto se hizo en 10 manchones (genets) con un número variable de rosetas (ramets), incluyendo individuos aislados, y en cada roseta (ramet) se registró:

- a) Diámetro y altura de la roseta (desde su base hasta la altura del meristemo apical foliar o cogollo; ver Diagrama 1).
- b) La longitud del tallo hipógeo.
- c) El número de mecuates con su respectivo tamaño y diámetro.
- d) El número y tamaño de vástagos rizomatosos.

Compromiso entre reproducción y crecimiento vegetativo

En el Jardín Botánico "Helia Bravo" se montó el siguiente experimento para probar la existencia de un compromiso (*trade off*) entre la producción de semillas y la formación de bulbilos. Durante abril y mayo de 1991 se seleccionaron aleatoriamente 50 rosetas reproductivas, en una área de aproximadamente 2 ha, clasificándolas en tres grupos aleatorios:

- a. Testigo en donde las flores estuvieron expuestas a los polinizadores naturales ($n=26$).
- b. Exclusión de todos los polinizadores mediante una malla de organza ($n=12$), lo que no excluye la posibilidad de fertilización por medio de polen transportado por el viento.
- c. Eliminación de todos los botones florales de la inflorescencia mediante su corte ($n=12$).
- d. Consumo de inflorescencias por los chivos ($n=12$).

Aunque el último tratamiento se analizó con fines comparativos, los resultados no pueden ser considerados estrictamente como una muestra aleatoria, debido a que el forrajeo de chivos puede no ser aleatorio. Durante el experimento, los chivos redujeron la muestra de las plantas excluidas de polinizadores a nueve individuos y el testigo a diecinueve individuos. Consecuentemente, el grupo de rosetas consumidas por chivos se incrementó a 22 individuos. Entre septiembre y noviembre de 1991, se realizó el conteo de la cantidad de bulbilos y de cápsulas con semillas que se produjeron en cada escape ("quique").

Como la variable dependiente fue, en todos los casos, la frecuencia (es decir, conteo de plantas, cápsulas o bulbilos), se usaron modelos log-lineales para analizar el efecto de los tratamientos (McCullagh y Nelder 1983). En estos modelos, la medida de la devianza (es decir, la diferencia cuadrática entre el valor observado y el valor esperado bajo la hipótesis nula) es el estadístico G , el cual se distribuye como una χ^2 , y es la medida apropiada de dispersión para datos de frecuencia. Para evitar el sesgo introducido por bajos valores esperados, se agruparon las categorías en las cuales estos valores fueron inferiores a cuatro, agregándolos a las clases contiguas (Sokal y Rohlf 1981).

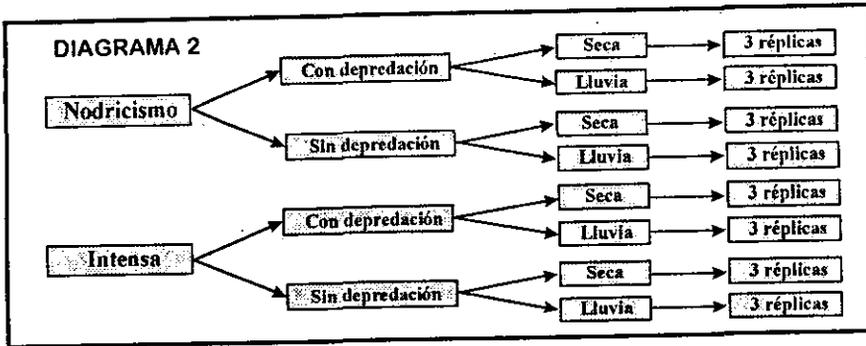
La relación entre la producción de semillas y la producción de bulbilos fue evaluada por medio de una regresión por ejes principales (Sokal y Rohlf 1981) y dado que ambas variables estuvieron igualmente sujetas a error de muestreo, no fue posible definir cuál debe ser considerada la variable dependiente. El grupo de rosetas rotas no fue incluido en este análisis debido a que: (i) no es un tratamiento aleatorio, y (ii) un ANDEVA de los residuales de la línea de ejes principales (calculada como el segundo componente del eje) mostró que las rosetas rotas difieren significativamente del resto cuando se incluyen los cuatro tratamientos juntos, mostrando que el grupo dañado por los chivos difiere significativamente del resto ($P < 0.0001$), mientras que los tres tratamientos aleatorios no difieren significativamente en la distribución de sus residuales. Además, la inclusión de las rosetas ramoneadas produce que los residuales pierdan homocedasticidad, imposibilitando la realización de la prueba de "outliers" y correlación serial (Draper y Smith 1981). De esta manera, la línea de ejes principales se calculó sólo para los tres tratamientos aleatorios.

Dinámica de establecimiento de diásporas

Establecimiento de plántulas

Se realizó un diseño factorial con dos niveles de radiación (intensa y baja -o con nodricismo-), dos niveles de depredación (con y sin depredación), dos estaciones de siembra (seca y lluviosa) dando un total de ocho tratamientos y utilizando tres réplicas para cada tratamiento (Diagrama 2).

Las semillas se colectaron durante el periodo reproductivo de 1991 y una semana después de germinarse en agar al 1% y 25°C, las cohortes de plántulas a las que se les aplicó el tratamiento de nodricismo se colocaron por debajo de tres arbustos de *Mimosa luisana* (uno por réplica) que presentaban coberturas semejantes y mayores a 0.235 m² (valor estimado como promotor en el



establecimiento de cactus en la zona; Flores-Martínez 1994), en parcelas de 30×30 cm y al norte del tallo de las nodrizas. Las cohortes de plántulas a las que se les aplicó el tratamiento de radiación intensa, se colocaron 30 cm al norte de tres roseta de *A. macroacantha* (uno por réplica) que no estaban asociadas a otras plantas a un metro a su alrededor.

La exclusión de depredadores (vertebrados e insectos) se realizó cubriendo las parcelas con una malla de gallinero de 12 mm de abertura y aplicando en su perímetro un insecticida de contacto (Clordano) cada semana durante los primeros 70 días.

Las plántulas fueron sembradas en dos periodos: (i) a mediados de la estación seca (cohortes de 1991) y (ii) al inicio de la estación de lluvias (cohortes de 1992). Las cohortes de 1991 fueron sembradas en diciembre de 1991 y se realizó una aclimatación de las plántulas una vez en el campo, consistente en riegos diarios durante la primera semana y posteriormente cada cuatro días en tres ocasiones. Las cohortes de 1992 se sembraron en junio de 1992, realizando riegos diarios durante una semana. Debido a la poca disponibilidad de plantas nodrizas como resultado de su uso para otros experimentos, la escasez de plantas en la misma ladera con características morfológicas similares y adecuadas para el experimento o por su asociación con otros arbustos, determinó que las cohortes de plántulas de 1992 se sembraran en las mismas nodrizas utilizadas en las cohortes de 1991. Las plántulas de las cohortes de 1992 se sembraron en las mismas parcelas cuando las plántulas de 1991 ya habían desaparecido, en caso contrario, se colocaron al noroeste de la nodriza experimental.

Para tener el mismo número inicial de plántulas en las réplica de cada cohorte, se eliminaron aquellas plántulas que mostraran indicios de languidez. De esta manera, el número

inicial de plántulas fue de 75 y 100, para las cohortes de 1991 y 1992, respectivamente. Posteriormente se registró periódicamente la sobrevivencia de las plántulas, a intervalos de tiempo cada vez más amplios (1, 2, 5 y 10 semanas) durante 2 años. Este diseño experimental se realizó en una ladera que se orienta hacia el sur (sitio en donde las condiciones microclimáticas son más benignas para el establecimiento de plántulas; Peters 1993), con una inclinación de 14°. Para caracterizar las condiciones ecológicas en esta ladera, se colocaron dos colectores de lluvia y un termómetro de máxima y mínima, realizando mediciones mensuales de precipitación y temperatura.

Establecimiento de bulbilos

Se emplearon los bulbilos producidos durante la floración de 1991 y debido a su baja cantidad, se cuantificó su sobrevivencia en función del tamaño, agrupándose en tres categorías: chicos (< 4.0 cm, $n=48$), medianos (4.0-5.9 cm, $n=30$) y grandes (≥ 6 cm, $n=21$). Los bulbilos se colocaron bajo tres nodrizas de *Acacia coulteri* similares en tamaño, excluyendo los depredadores con una malla de gallinero de 12 mm. Se realizan tres réplicas.

Los bulbilos se colocaron en una parcela de 40 × 40 cm y a 30 cm al norte del tallo principal de la nodriza, en una ladera orientada al este, debido a que en la ladera sur ya no se encontraron plantas nodrizas para este montaje. La disposición de los bulbilos, en cada parcela experimental consistió en hileras paralelas con el siguiente arreglo: filas 1 y 4 con 8 bulbilos chicos cada una, filas 2 y 5 con 5 bulbilos medianos, y filas 3 y 6 con 4 bulbilos grandes, respectivamente (Diagrama 3). El monitoreo de la sobrevivencia inició a mediados de noviembre de 1991, realizando registros periódicos durante cerca de 2.5 años. El efecto del tamaño entre las tres categorías de bulbilos fue analizado mediante un modelo log-lineal con devianza χ^2 (Crawley 1993).

Integrando las ecuaciones anteriores, obtenemos la función de sobrevivencia:

$$n_t = n_0 \exp\left[-\frac{k_0}{b} (\exp(bt) - 1)\right]$$

donde:

t = tiempo

n_t = número de sobrevivientes al tiempo t ,

n_0 = número de individuos iniciales (al tiempo $t = 0$),

k_0 = tasa de mortalidad inicial (al tiempo $t = 0$),

b = parámetro que define la forma de la curva.

Con los datos de sobrevivencia de las plántulas o los bulbilos, se realizó el ajuste no lineal de los mismos a la función de sobrevivencia que describe la dinámica de la sobrevivencia de las diásporas. Los valores de k_0 y b fueron obtenidos al ajustar el modelo a los datos reales de sobrevivencia. Una vez que se obtuvieron los parámetros de sobrevivencia k_0 y b para los distintos tratamientos, éstos se compararon mediante el estadístico t de Student a un nivel de significancia de $P \leq 0.05$. Otro estadístico empleado fue la prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson 1986), que permitió la comparación de las tasas de sobrevivencia de las curvas respectivas entre las diferentes cohortes, independientemente de que la cantidad inicial de individuos fuera diferente. Esto permitió comparar las curvas entre las diferentes estaciones de siembra, así como entre las cohortes y los bulbilos.

RESULTADOS

Características morfológicas de las rosetas

En promedio, las rosetas de *Agave macroacantha* en su fase de crecimiento, presentaron un tamaño de 25.3 (± 0.28) cm de altura ($n=1092$) con 29.4 (± 0.31) cm de diámetro; mientras que las rosetas reproductivas mostraron un tamaño medio de 33.6 (± 1.75) cm de altura ($n=15$) con un diámetro de 41.53 (± 1.87) cm y desarrollaron una vara floral paniculada de 2.14 (± 0.13) m con una inflorescencia de 70 (± 7.0) cm de longitud. En promedio, una inflorescencia formó 12.47 (± 0.533) ramas florales o umbelas ($n=53$) localizadas en la parte media superior y con una distribución helicoidal lo largo de la inflorescencia.

Los manchones o colonias de agave están constituidos por un número variable de individuos oscilando de 1 hasta 47 ramets, con una moda de 1 y una media de 5 ramets por manchón (Fig. 2.1)

Cuantificación de propágulos

Semillas

a. Producción de semillas. Las inflorescencias de *A. macroacantha* formaron en promedio 170 botones florales (± 15.83 , $n=53$); algunos de ellos fueron consumidos por el ganado doméstico (chivos y vacas) o por insectos (orugas de microlepidópteros), o bien, fueron abortados. Esto ocasionó que sólo 24 (± 3.72) cápsulas maduraran en cada inflorescencia, constituyendo el 13.99% del total de botones florales producidos. Las cápsulas ($n=219$) mostraron cantidades variables de semillas, y en promedio, produjeron 117 (± 4.21) semillas fértiles por fruto con un característico color negro. Las semillas infértiles fueron de color blanco. Por lo tanto, la fecundidad en *A. macroacantha* fue de 2808 semillas (24 cápsulas \times 117 semillas fértiles) por individuo reproductivo.

b. Germinación. La capacidad germinativa de las semillas recién colectadas fue del 76% (± 1.82 ; $n=1500$) a los cinco días sembradas en agar bajo un fotoperiodo alterno de luz y oscuridad (en condiciones de laboratorio). En completa oscuridad, las semillas recién colectadas mostraron una capacidad germinativa del 70% (± 1.72 ; $n=500$) al cuarto día, alcanzando hasta el 80% (± 1.02) a los ocho días. Entre las semillas almacenadas durante 20 meses, la germinación fue del 59% (± 2.23 ; $n=800$) a los cuatro días, pero este valor se incrementó al 85% (± 1.41) para el octavo día. Las

diferencias encontradas entre los valores más altos de germinación para los tres tratamientos fueron significativas ($\chi^2=18.39$, $g.l.=2$, $P=0.0001$).

Bulbilos

a. *Producción de bulbilos*. Durante el periodo reproductivo (abril a noviembre) de 1992-94, en promedio, alcanzaron la fase reproductiva 67 individuos cada año en el Jardín Botánico "Helia Bravo", que correspondió al área con pastoreo restringido (Cuadro 2.1a). El 48% de las inflorescencias fueron consumidas en forma total o parcial por el ganado doméstico, de las cuales cerca de la mitad (21% del total) formaron bulbilos. Por el contrario, del 52% de la población reproductiva que no fue dañada (35 rosetas/año), sólo un individuo (2% del total) formó bulbilos. Fue común que las inflorescencias consumidas parcialmente por el ganado regeneraran nuevas umbelas, las cuales podían nuevamente ser ramoneadas. Durante este periodo, en promedio, se produjeron 80 bulbilos por año, independientemente de si las rosetas fueron o no dañadas (Cuadro 2.1b). Para el periodo reproductivo de 1996, los individuos reproductivos del Jardín Botánico mostraron un abatimiento considerable (4% del total) en la herbivoría de las inflorescencias y casi no se formaron bulbilos. Los pocos bulbilos producidos se originaron a partir de dos rosetas sin daño (Cuadro 2.1a). Por lo tanto, en este ambiente con pastoreo limitado, en promedio, se produjeron cinco bulbilos por individuo (Cuadro 2.1b).

En cambio, para el área con pastoreo intenso y durante el periodo reproductivo de 1995-96, el 85% de los individuos reproductivos (55 rosetas/año) fueron consumidas totalmente las inflorescencias por el ganado doméstico (Cuadro 2.1a). El 29% de los individuos reproductivos (38 rosetas, tres de ellas no fueron dañadas por los chivos) formaron bulbilos (Cuadro 2.1a). Durante este periodo reproductivo, en promedio, se formaron 140 bulbilos/año entre las rosetas reproductivas (Cuadro 2.1b). Por consiguiente, en el área con pastoreo intensivo se produjeron, en promedio, siete bulbilos/individuo (Cuadro 2.1b).

El marcado descenso de la herbivoría de las inflorescencias en el área protegida durante los periodos reproductivos de 1992-94 y 1996 (48% vs 4% -sólo dos rosetas de 50 fueron herbivoriadas-; Cuadro 2.1a), al parecer fue debido a que durante 1996 el Valle de Tehuacán, que incluye el sitio de estudio, estaba siendo propuesto para ser declarado como Reserva de la Biósfera (finalmente declarada el 13 de febrero de 1998), lo que obligó a los pastores a evitar

llevar sus hatos de chivas dentro del Jardín Botánico. Debido a esta situación, los resultados obtenidos en 1996 no se promediaron con los los datos de los periodos de 1992-94.

b. Destino de los bulbilos. En condiciones naturales se observó que los bulbilos siguen diversos caminos:

1. Pueden ser depredados *in situ* por insectos (principalmente por orugas de microlepidópteros y ocasionalmente por chapulines), y en menor grado por el ganado doméstico.
2. Una proporción muy reducida de bulbilos se dispersaron (en total 78 bulbilos que corresponde al 19% de las dos áreas con diferente intensidad de pastoreo; Cuadro 2.1b), pero la mayoría cayeron encima de las hojas de la roseta parental u otras rosetas vecinas, muriendo posteriormente por desecación. Sólo el 0.77% (cuatro bulbilos) del total de bulbilos dispersados se establecieron exitosamente en la población. Estos bulbilos fueron dispersados en 1992 y cayeron debajo de los arbustos de *Mimosa luisana* y de *Jatropha neopaciflora*, lo que favoreció su establecimiento exitoso (Cuadro 2.1b).
3. La mayoría de los bulbilos (81% del total; Cuadro 2.1b) pueden permanecer fijos en el "quioté" durante más de un año de haberse producido, muriendo paulatinamente por desecación junto con el ramet parental.

Propágulos vegetativos hipógeos

Las colonias seleccionadas contenían desde 1 hasta 7 ramets (rosetas) de medianas a grandes, las cuales estaban morfológicamente bien definidas, a diferencia de los primordios originados en el tallo hipógeo que aún no estaban diferenciados. Se analizaron un total de 44 rosetas entre todas las colonias seleccionadas, mostrando en promedio 28 (± 1.45) cm de diámetro, con una altura de 22.86 (± 2.68) cm y un tallo hipógeo de 6.63 (± 0.52) cm de longitud.

Entre los diez genets (colonias) analizadas se encontró un total de 80 rizomas que mostraron un sistema radicular pobre. La longitud de los rizomas fue variable, registrando una longitud máxima de 78 cm, aunque la mayoría presentaron longitudes menores cuya magnitud fue muy difícil de cuantificar dada su fragilidad o por la carencia de ciertas porciones. A nivel de la unión del rizoma con la roseta parental, el diámetro promedio de los rizomas fue de 0.91 (± 0.07 , $n=64$ rizomas) cm y con excepción de uno de ellos, no presentaron ramificaciones. De los 80 rizomas analizados, 18 estaban desarrollando

vástagos vegetativos (nuevos ramets) en su parte terminal de 3.0 a 6.0 cm de longitud, los cuales aún se encontraban enterrados o comenzaban a emerger del suelo, pero siempre cubierto por las hojas de la roseta parental o de las rosetas vecinas.

Asimismo, entre las 44 rosetas analizadas se encontraron 47 mecuaetes (o hijuelos que corresponden a nuevos ramets) con un diámetro promedio de 8.90 (± 2.4) cm, una altura de 5.79 (± 1) cm y en ocasiones, con un pequeño tallo que los unía a la roseta madre. Estos propágulos siempre se ubicaron por debajo de las hojas más inferiores de la roseta. En resumen, la producción de diásporas vegetativas hipógeas fue de 1.5 vástagos por ramet (47 mecuaetes + 18 vástagos rizomatosos a partir de 44 ramets). Sin embargo, el 78% de los rizomas observados ($n=62$) aún no generaban propágulos, y si asumimos que se formará un vástago por rizoma, la cantidad potencial de diásporas hipógeas se incrementa a 2.9 propágulos por roseta (127 vástagos potenciales / 44 rosetas).

Compromiso entre reproducción y crecimiento vegetativo

Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos con respecto a la proporción de plantas que produjeron cápsulas, las que produjeron bulbilos y las que no produjeron ninguna estructura de propagación aérea ($\chi^2= 28.6$, $g.l.=6$, $P<0.0001$; Fig. 2.2). El testigo presentó la más alta proporción de plantas que produjeron cápsulas y la más baja proporción de plantas que produjeron bulbilos. El tratamiento de eliminación de los botones florales mostró una baja proporción de individuos que produjeron cápsulas y la más alta proporción de plantas con bulbilos, mientras que el tratamiento de exclusión de polinizadores mostró una respuesta intermedia. En las plantas consumidas por los chivos, una gran proporción (45%) fallaron para producir estructuras de propagación después de que el "quiote" fue consumido, mientras que la otra mitad de las rosetas produjeron bulbilos a partir de los meristemos de las brácteas de los escapos. Muy pocas rosetas regeneraron nuevas umbelas que no fueron depredadas, produciendo algunas cápsulas.

Una tendencia similar a la descrita en el párrafo anterior para las plantas completas fue observada para el número promedio de estructuras por planta (Fig. 2.3a). En promedio, las plantas testigo desarrollaron la mayor cantidad de cápsulas y la menor cantidad de bulbilos formados. El tratamiento de eliminación de botones florales desarrollaron un bajo número de cápsulas y el mayor número de bulbilos, mientras que el tratamiento de exclusión de polinizadores mostró una respuesta intermedia. Los tratamientos difirieron significativamente, tanto en el número de cápsulas ($\chi^2= 34.8$,

$g.l.=6, P<0.0001$), como en el número de bulbilos ($\chi^2=14.0, g.l.=6, P=0.03$). Estos tres tratamientos definieron una línea significativa ($P<0.0001$) de ejes principal, mostrando que estas estructuras tienen alguna equivalencia funcional y pueden reemplazarse una por otra (Fig. 2.3b).

Un análisis de residuales mostró que las plantas consumidas por cabras se encontraron significativamente por debajo de la línea de ejes principal definida por los otros tres tratamientos. Su producción de cápsulas y bulbilos fue menor que en cualquier otro tratamiento, debido a la eliminación de parte del "quioté" que provocó, a su vez, la reducción tanto de biomasa como de meristemas potenciales para producir las estructuras de propagación.

Dinámica de establecimiento de diásporas

Establecimiento de plántulas

1.- Cohortes de 1991

El monitoreo se inició a principios de enero de 1992 cuando las plántulas tenían 3 semanas de edad, y concluyó 29 meses después, cuando las plántulas sobrevivientes alcanzaron 910 días de edad. Las plántulas ubicadas en ambientes con radiación intensa, experimentaron una mortalidad acentuada y ninguno sobrevivió después de 245 días, siendo más rápida la mortalidad en el tratamiento sin exclusión a depredadores (Figs. 2.4a y b). Por el contrario, las plántulas sembradas a la sombra de una nodriza (con nodricismo) experimentaron una mortalidad paulatina, observando algunos individuos sobrevivientes para el final del periodo de monitoreo, y siendo más intensa la mortalidad entre las cohortes excluidas de depredadores (Figs. 2.4c y d).

Con respecto a los parámetros de sobrevivencia, se encontró que en los tratamientos con nodricismo, la tasa de mortalidad (k_0) fue mayor que en los tratamientos con radiación intensa, pero el parámetro b , que define la forma de la curva, fue negativo, haciendo que la mortalidad disminuya con el tiempo, lo cual determinó una curva del tipo I. Entre las plántulas sin nodricismo, el parámetro b fue mayor a cero, provocando que la tasa de mortalidad aumentara con el tiempo, y determinando una curva de tipo III (Cuadro 2.2a).

Las pruebas de t de Student no mostraron diferencias estadísticas en las tasas de mortalidad (k_0) entre las diferentes combinaciones de las cohortes de 1991 (Cuadro 2.3a, triángulo superior). Entre tanto, la forma de las curvas de sobrevivencia (b ; Fig. 2.4a-d) fueron iguales entre

las plántulas con nodricismo y los dos niveles de exclusión, mientras que las demás combinaciones mostraron diferencias significativas (Cuadro 2.3a triángulo inferior).

2.- Cohortes de 1992

El monitoreo de las plántulas de una semana de edad inició en junio de 1992 y concluyó 22 meses después. Las curvas de sobrevivencia de los diferentes tratamientos mostraron tendencias similares que las cohortes de 1991: los tratamientos con nodricismo mostraron curvas del tipo I y los tratamientos con radiación intensa mostraron curvas de sobrevivencia del tipo III (Fig. 2.5).

Los tratamientos con radiación intensa presentaron un valor mayor en sus tasas de mortalidad (k_0) que los tratamientos con nodricismo; además, los valores de b fueron positivos, lo que determinó la acentuada mortalidad de las plántulas (Cuadro 2.2a). Por el contrario, los tratamientos con nodricismo presentaron una tasa de mortalidad (k_0) menor que con radiación intensa y el valor de b fue negativo, lo que determinó que la mortalidad fuera reduciéndose con el tiempo (Cuadro 2.2a)

Al contrastar los parámetros de sobrevivencia, se encontró que las tasas de mortalidad inicial y la forma de la curva fueron similares entre: (i) los tratamientos con nodricismo y los dos niveles de exclusión, y (ii) los tratamientos con radiación intensa y los dos niveles de exclusión; mientras que las demás combinaciones mostraron diferencias significativas (Cuadro 2.3b, triángulo superior e inferior, respectivamente).

3.- Comparación entre Cohortes

Entre los tratamientos con radiación intensa, las cohortes de 1992 que se sembraron en la estación lluviosa, mostraron un periodo promedio de sobrevivencia menor (67 días; Fig. 2.5a y b) que las cohortes de 1991 (177 días; Fig. 2.4a y b) que se sembraron en la estación seca. Las plántulas de las cohortes de 1991 con nodricismo y exclusión, mostraron valores mayores en su tasa de mortalidad (k_0) pero menores en el parámetro b que los correspondientes a las cohortes de 1992 (Cuadro 2.2), haciendo que la sobrevivencia fuera menor en el primer caso (en promedio con un individuo sobreviviente; Fig. 2.4d), que las cohortes de 1992 (con siete individuos sobrevivientes; Fig. 2.5d) durante el periodo de muestreo. Estos patrones de sobrevivencia, posiblemente fueron debidos a las condiciones climáticas relativamente benignas ocasionadas por

el patrón de precipitación atípico que se dio en ese periodo (Fig. 2.6). Un comportamiento opuesto se presentó entre las cohortes con nodricismo pero sin exclusión. Las cohortes de 1991, para el final del monitoreo, mostraron un mayor número de plántulas sobrevivientes (en promedio ocho individuos) que las cohortes de 1992 (dos individuos).

De manera global se observó que durante este periodo, de enero de 1992 a julio de 1994, las plántulas sólo sobreviven bajo las nodrizas. Asimismo, las plántulas exhiben una baja probabilidad de sobrevivencia, siendo ligeramente mayor entre las plántulas que logran germinar y mantenerse durante los meses secos pero con eventos atípicos de precipitación importantes. La depredación parece tener un efecto negativo menos importante sobre la sobrevivencia de plántulas que la radiación solar. Independientemente de los efectos de los factores bióticos o abióticos, la sobrevivencia de las plántulas durante estos 2.5 años de monitoreo fue de 3% (en promedio 3 plántulas sobrevivientes de 75 para las cohortes de 1991 y 1.8 plántulas de 100 para las cohortes de 1992), lo que refleja la baja probabilidad de éxito para reclutarse a la población, aún durante años lluviosos.

Al comparar las curvas de sobrevivencia entre las cohortes del mismo tratamiento pero de diferentes estaciones de siembra (Cohortes de 1991 y Cohortes de 1992), mediante la prueba de Peto y Peto, se encontraron diferencias altamente significativas ($P < 0.0001$) entre las plántulas con radiación intensa, independientemente del nivel de herbivoría. Por el contrario, las curvas de sobrevivencia de las cohortes con nodricismo y sus respectivos niveles de herbivoría, no resultaron estadísticamente diferentes, es decir, mostraron un patrón de sobrevivencia similar y la depredación parece ser menos importante sobre la dinámica de sobrevivencia que el efecto de la radiación directa (Cuadro 2.4).

Establecimiento de bulbilos

El monitoreo de los bulbilos se realizó durante 130 semanas (910 días). Los bulbilos chicos mostraron la mayor mortalidad ($51\% \pm 3$), los bulbilos medianos la menor mortalidad ($37\% \pm 8$), mientras que los bulbilos grandes mostraron una respuesta intermedia ($42\% \pm 7$). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre estas categorías de tamaño y la posición que guardaron dentro de la parcela. Al analizar las curvas de sobrevivencia de las tres categorías de tamaños mediante la prueba de Peto y Peto, no se encontraron diferencias significativas, siendo

consistente con el resultado anterior. En consecuencia, las tres clases de tamaño fueron agrupadas, obteniendo una única curva con los parámetros de sobrevivencia respectivos que la definen (Fig. 2.7 y Cuadro 2.2b).

La tasa de mortalidad (k_0) fue positiva pero menor a la unidad, mientras que el parámetro b fue ligeramente negativo, lo cual determinó que la tasa de mortalidad de los bulbilos fuera reduciéndose con el tiempo (Cuadro 2.2b), y definiendo una curva del tipo III (Fig. 2.7).

Al comparar la curva de sobrevivencia de los bulbilos con las correspondientes de las cohortes de 1991 y 1992, se encontraron diferencias altamente significativas entre las diferentes combinaciones (Cuadro 2.4b), es decir, la dinámica de sobrevivencia observada bajo condiciones naturales entre las plántulas para los diferentes tratamientos, fue muy diferente a la observada para los bulbilos. La sobrevivencia de los bulbilos fue mayor (en promedio 56%) que en las plántulas con nodricismo (en promedio del 4% y del 1.8% para las cohortes de 1991 y 1992, respectivamente), lo cual sugiere que los bulbilos muestran mayores probabilidades de éxito para reclutarse a la población que las plántulas.

DISCUSIÓN

Propágulos sexuales y vegetativos

Un patrón común que se presenta en las plantas durante la floración, consiste en que sólo una fracción de las flores llegan a convertirse en frutos como consecuencia del efecto de los factores bióticos y/o abióticos sobre el proceso de formación de frutos, entre los que destaca la florivoría (Bertin 1982, Herrera 1987, para una revisión ver Stephenson 1981), lo que puede conllevar a reducir la fecundidad de los individuos y en última instancia su adecuación.

Una roseta de *A. macroacantha* podría producir potencialmente cerca de 20,000 semillas (170 botones florales/individuo \times 117 semillas fértiles/fruto). Sin embargo, dada la fuerte reducción a la que están sujetas las estructuras reproductoras, la fecundidad estimada fue de 2,800 semillas fértiles por individuo (24 cápsulas maduras/roseta \times 117 semillas/fruto), lo que representa el 14% de la eficiencia reproductiva. Esta producción de semillas es muy baja cuando se contrasta con otras especies de agave paniculados: una roseta reproductiva de *A. deserti* produjo 65,000 semillas (Nobel 1977), *A. palmeri* produjo 38,000 semillas, aunque con ausencia de polinizadores

la producción fue de 1,600 (Howell y Roth 1981), mientras que un maguey espigado como *A. chrysoglossa* puede producir de 500,000 a 750,000 semillas (Gentry 1972). Tomando en cuenta que las semillas de *A. macroacantha* son producidas al inicio de la estación seca, la cantidad que sobrevive hasta la siguiente temporada de lluvias, cuando pueden germinar, debe reducirse debido a la depredación pre-dispersión y post-dispersión, así como a la mortalidad del embrión bajo condiciones naturales inadecuadas, lo cual no fue evaluado en este estudio.

La baja fecundidad que mostró *A. macroacantha* fue consecuencia de: (i) una fuerte eliminación de las estructuras reproductoras ("quiote", umbelas, florales, semillas) en sus diferentes estados fenológicos, por herbívoros tanto insectos (principalmente microlepidópteros) como vertebrados (sobre todo chivos). Durante los periodos reproductivos (abril a noviembre) de 1992-94, los chivos consumieron el 48% de las inflorescencias en una área protegida, mientras que en el área con pastoreo intenso, el consumo fue del 85% durante 1995-96 (Cuadro 2.1a). Los chivos han sido reportados como una de las principales causas de degradación ambiental en la región (Smith 1965, Meyrán 1980). Gentry (1982) reconoce varias especies de agave en las que los escapos y/o las flores son consumidas por el hombre y/o su ganado (Cuadro 4.4). (ii) Efecto de factores abióticos, como el viento, que ejerce una acción mecánica entre la inflorescencia y el follaje de los arbustos adyacentes, provocando el desprendimiento de botones florales de las umbelas. (iii) La escasa fecundación de las flores debido a bajas frecuencias de polinizadores, la cuál es realizada principalmente por murciélagos (ver Capítulo 3), al igual que en *A. palmeri* (Howell y Roth 1981) y *Manfreda brachystachya* (Eguiarte y Búrquez 1987). A pesar de esto, *A. macroacantha* produce suficientes semillas por individuo (cerca de 2, 800) que no son consumido por el ganado doméstico, lo que puede favorecer la regeneración de la población vía sexual, mantener la diversidad genética y potencialmente permitir la colonización de nuevas áreas. Observaciones minuciosas de campo realizadas recientemente durante 1997, demostraron la existencia de 16 rosetas juveniles que insinúan un origen por medio de semillas sexuales.

Las semillas de *A. macroacantha* comenzaron a germinar a las 48 horas de colocarse en un ambiente húmedo a 25° C, mostrando un alto porcentaje de germinación, tanto con un fotoperiodo alterno de luz (76%), como en completa obscuridad (80%). Esto indica que las semillas no presentan ningún mecanismo de latencia y que pueden germinar bien, tanto en la superficie como al estar enterradas, a diferencia de lo reportado para *A. virginica* en donde se requiere de una

alternancia de temperaturas (estratificación a 5°C, 18°C y 28°C) para romper la latencia y promover la germinación, aunque esta agaveacea se desarrolla en ambientes templados (Baskin y Baskin 1971). Entre las especies de ambientes áridos se ha reportado, bajo condiciones semejantes de iluminación y temperatura como las utilizadas en este trabajo, un porcentaje de germinación similar en *A. lechuguilla* y *A. parryi* (Freeman 1973, 1975), mientras que en *A. deserti*, el porcentaje más alta de germinación (92%) se alcanzó a los seis días (Jordan y Nobel 1979). La alta capacidad germinativa (85%) que mostraron las semillas de *A. macroacantha* después de 20 meses de haberse producido, también sugiere que las semillas presentan una alta longevidad. Sin embargo, bajo condiciones naturales, están expuestas a fuertes variaciones de temperatura y gradientes de humedad, modificando seguramente estos resultados. En *A. virginica*, la germinación de semillas almacenadas bajo condiciones de laboratorio fue del 3.3% y 6% a las 10 semanas y 16 meses de almacenamiento, respectivamente; mientras que, al colocarlas durante seis semanas a bajas temperaturas, la germinación se ve estimulada, sugiriendo la existencia de mecanismos de latencia en las semillas (Baskin y Baskin 1971).

Otra consecuencia del abatimiento de la fecundidad en *A. macroacantha*, es la inducción de propágulos vegetativos aéreos (bulbilos) a partir de la activación de algunos meristemos ubicados en las axilas de las brácteas de los pedicelos y de la vara floral. A diferencia de otras especies que producen muchos bulbilos, como *A. angustifolia*, *A. fourcroydes*, *A. sisalana*, entre otras (Gentry 1982, Álvarez 1987, Granados 1993, ver Cuadro 5.3), *A. macroacantha* produjo muy pocos bulbilos. Para el área con pastoreo restringido, la producción fue de 5 (± 1) bulbilos por roseta, mientras que en el área con pastoreo intenso se produjeron 7 (± 1) bulbilos por roseta (Cuadro 2.1b).

Por el contrario, la mayoría de las rosetas o ramets analizadas (98%) de *A. macroacantha*, presentaron de uno a varios propágulos vegetativos hipógeos (mecuates y vástagos rizomatosos) con diferentes estados de desarrollo. Su producción fue baja, en promedio 3 vástagos por individuo. Por otro lado, los mismos ramets que estaban produciendo nuevas diásporas vegetativas, mostraron indicios de haberse originado por este mismo mecanismo, al presentar un tallo hipógeo en forma de embudo como consecuencia de la existencia de un rizoma, incluso, en la mayoría de ellos aún mostraban parte del rizoma que lo originó. Sólo un pequeño individuo de 8 cm de diámetro, localizado en la base del

tallo de un cacto columnar de *Neobuxbaumia tetetzo*, mostró un tallo hipógeo redondeado y sin fragmentos de rizomas, lo que indica que no se originó por medios vegetativos.

Numerosas especies de interés comercial (*A. fourcroydes*, *A. salmiana*, *A. tequilana*) son propagadas a partir de las estructuras hipógeas, aprovechando su alta capacidad de producción de bulbilos (Gentry 1982, Martínez-Morales y Meyer 1985, Granados 1993, Valenzuela 1994, ver Cuadros 5.3 y 5.5). *A. fourcroydes* puede producir de 5-8 vástagos hipógeos por planta (Benítez 1965), mientras que *A. angustifolia* produce 8-15 hijuelos (Granados 1993). De igual forma, la propagación vegetativa hipógea ha sido observada en numerosas especies silvestres como una forma de colonización más frecuente que la reproducción (Gentry 1972, 1982, Freeman y Reid 1985, Raphael y Nobel 1986, Nobel 1994, ver Cuadro 5.4 y 5.5). Con base en la producción de ramets hipógeos y el origen de los ramets adultos que constituyen las colonias o genets, se concluye en este estudio que la producción de propágulos vegetativos hipógeos en *A. macroacantha* es la causa del patrón de crecimiento clonal observado, y dada la baja producción de ramets, los genets están constituidos por pocos ramets, en promedio, con cinco ramets por manchón (Fig. 2.1).

Compromiso entre reproducción y crecimiento vegetativo

Uno de los principales riesgos demográficos en la historia de vida de las plantas semélparas de vida larga, es la amenaza del fracaso reproductivo inducido por condiciones ambientales azarosas, ausencia de polinizadores o consumo excesivo de flores; además, la reproducción lleva inevitablemente a la muerte del ramet. Sin embargo, muchas plantas semélparas pueden multiplicarse vegetativamente por rizomas y brotes basales. Así, el ramet individual puede ser semélparo, pero el genet completo es iteróparo. De esta manera la clonación puede actuar como un mecanismo de inversión propagativa segura contra el fracaso de la reproducción sexual (Arizaga y Ezcurra 1995).

Resulta evidente que si la reproducción falla, el genet puede sobrevivir a través de brotes basales o de rizomas. En *Agave*, los bulbilos parecen ser una respuesta adaptativa a este problema: cuando la producción de semillas es muy baja, el qurote puede producir algún vástago vegetativo, que permitirá la permanencia del genet. Este proceso ha sido observado en *A. murpheyi* (Hodgson et al. 1989) y *A. tequilana* (Valenzuela 1994), pero al parecer, en *A. macroacantha* ha sido cuantificado (Arizaga y Ezcurra 1995).

En *A. macroacantha*, aunque la producción de bulbilos (en promedio de cinco a siete por "quiotte" según la intensidad de pastoreo en el sitio) no tiene comparación con la cantidad de semillas (2,800) que produce un individuo reproductivo con fecundidad normal, su producción fue ligeramente mayor que los vástagos vegetativos hipógeos (2 por individuo). Bajo condiciones naturales, estos bulbilos pueden desprenderse del "quiotte", pero cerca del 1% de estos propágulos producidos durante 5 años se establecieron bajo condiciones naturales en el sitio de estudio (Cuadro 2.1b); en contraste, no se han observado establecimientos exitosos de plántulas sexuales durante el curso de esta investigación. Esto indica que los bulbilos pueden constituir una fuente de colonización importante que se da por pulsos en el tiempo y en el espacio. Al parecer, el mayor tamaño de los bulbilos los hace menor vulnerables para morir en el momento de la dispersión, lo que aumenta las probabilidades de establecimientos.

La formación de bulbilos en *A. macroacantha* sugiere que una vez que la vara floral ha sido inducida y la subsecuente muerte de la roseta es irreversible (aunque daños severos en la inflorescencia pueden prolongar la vida de la planta; Nobel 1988), la producción de los bulbilos puede actuar como un mecanismo seguro que recupera recursos metabólicos que han sido movilizados e incrementa la probabilidad de la propagación exitosa del genotipo.

Dinámica de establecimiento de diásporas

Las plántulas de las cohortes de 1991 (monitoreadas durante la estación seca) y las cohortes de 1992 (monitoreadas durante la estación lluviosa), mostraron diferencias muy marcadas tanto en sus tasas de mortalidad (k_0) como en la dinámica de su sobrevivencia en el tiempo (la forma de la curva o b), debido a las condiciones ecológicas y a los tratamientos a que se sometieron. La mortalidad fue del 100% entre las plántulas ubicadas en espacios abiertos con radiación solar intensa, mostrando una máxima sobrevivencia de 245 días para las cohortes de 1991, y de 75 días para las cohortes de 1992. En condiciones microclimáticas más benignas, las plántulas con nodricismo, independientemente del grado de herbivoría, mostraron una mortalidad alta (97%), con ocho plántulas sobrevivientes, en promedio, para las cohortes de 1991 y cuatro plántulas para las cohortes de 1992. En el desierto Sonorense, se ha reportado igualmente una alta

mortalidad de plántulas de *A. deserti* que fueron sembradas y que no excedieron los 63 días (Nobel 1977, Jordan y Nobel 1979).

La depredación, principalmente por hormigas, fue un factor que incidió en cierto grado sobre la mortalidad de las plántulas. La sobrevivencia fue mayor en las plántulas ubicadas debajo de plantas nodrizas y con exclusión de depredadores (cuatro plántulas), que en los tratamientos con nodricismo y sin exclusión (dos plántulas). La depredación fue mayor en las cohortes de 1991 (en promedio con una plántula sobreviviente) que en las cohortes de 1992 (con tres plántulas sobrevivientes). Sin embargo, su efecto está enmascarado por la menor disponibilidad de follaje para los herbívoros durante la época de secas, y las condiciones ecológicas menos benignas para las plántulas. Las cohortes de plántulas sujetas a herbivoría, en general mostraron pocos individuos con evidencia directa de daño, mostrado diferentes grados de consumo, y en algunas de ellas cuyas hojas fueron consumidas completamente, los tallos hipógeos regeneraron nuevas hojas bajo condiciones adecuadas de humedad. Por el contrario, numerosas plántulas murieron durante los periodos secos debido a la falta de agua.

Estos resultados indican que: (i) en espacios abiertos la radiación tiene un efecto letal para las plántulas al desecarlas, y/o indirectamente al reducir paulatinamente la disponibilidad de agua en el suelo; (ii) durante la estación seca de 1992, los patrones atípicos de precipitación contribuyeron a una buena disponibilidad de agua para las plántulas, favoreciendo su crecimiento, pero una vez que la humedad disminuyó en la siguiente temporada seca y se volvió un recurso limitante (enero-mayo 1993; Fig. 2.7), las plántulas comenzaron a morir, sobre todo en aquellas que no la almacenaron en cantidades adecuadas; (iii) este patrón anormal de precipitación igualmente contribuyó a la producción de follaje entre las plantas nodrizas, lo que repercutió en la creación temprana de condiciones microclimáticas más benignas para las plántulas; (iv) las plantas nodrizas contribuyeron a disminuir la mortalidad de las plántulas durante la temporada de crecimiento, esencialmente al reducir la radiación, amortiguar los cambios de temperaturas a lo largo del día y manteniendo por mayor tiempo el agua en el suelo, pero una vez que perdieron su follaje, las condiciones microclimáticas se volvieron menos benignas; (v) la depredación incidió en la sobrevivencia de las plántulas de *A. macroacantha*, pero mostró menos importancia que la radiación y disponibilidad de agua. Por lo tanto, durante los primeros meses de vida de las plántulas de *A. macroacantha*, los factores bióticos (nodricismo, depredación) y abióticos

(patrones de precipitación y temperatura) son determinantes en su dinámica de sobrevivencia de las diásporas.

En un muestreo realizado casi cinco años después (mayo de 1997), se encontró que el número de plántulas de las cohortes de 1991 decrecieron a la mitad (de ocho a cuatro plántulas), mientras que las plántulas de las cohortes de 1992 se mantuvieron igual (con cuatro plántulas). Por lo tanto, el 4.6% de las plántulas (8 plántulas sobrevivientes de 175 sembradas inicialmente) colocadas bajo nodrizas prácticamente se han establecido, aunque este valor está sobrestimado debido a que se partió de plántulas de una a tres semanas de edad (cohortes de 1992 y 1991, respectivamente) y con una fase de aclimatación. Sin embargo, los datos demuestran la baja capacidad de reclutamiento de nuevos individuos por procesos sexuales. Diversos autores (Gentry 1972, Nobel 1977, Raphael y Nobel 1986) han establecido que el reclutamiento de individuos de *Agave* procedentes de semillas, es un evento muy raro en ambientes áridos. Jordan y Nobel (1979) han encontrado una fuerte correlación entre años atípicos lluviosos que dieron lugar a un periodo de lluvias más prolongado, y el establecimiento de plántulas de *A. deserti*, que además estuvo facilitado por plantas nodrizas, encontrando un patrón de establecimiento de agave por pulsos. El efecto de nodricismo ha sido reconocido como un factor importante en la sobrevivencia y el establecimiento de plántulas de suculentas en zonas áridas (Turner et al. 1966, Steenberg y Lowe 1969, Jordan y Nobel 1979, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet 1991, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Flores-Martínez 1994).

Cabe mencionar que desde 1991 a 1997 no se ha observado ninguna plántula procedente de semilla de *A. macroacantha* que se haya establecido de manera natural en el sitio de estudio. Un muestreo preliminar realizado en diciembre de 1997, reveló la presencia de 16 plantas juveniles en una área 500 m² aproximadamente, que no mostraron indicios de ser propágulos vegetativos hipógeos (los tallos hipógeos no mostraron la típica forma de embudo), ni se observó ningún manchón cercano que revelara un origen por bulbilos. Estas plantas se localizaron debajo de numerosos arbustos de *Mimosa luisana* muy próximos a su tallo, lo que sugiere un origen por semillas. En promedio, las plantas mostraron un diámetro de 7.88 (± 0.79) cm, una altura de 5.28 (± 0.60) cm y 8.38 (± 1.9) hojas fotosintéticas. En base a un modelo determinístico desarrollado para estimar la velocidad de crecimiento de las plántulas (Cap. 4, Fig. 4.7), la edad estimada de estos individuos juveniles es, en promedio de 9 años con una oscilación

de 6.5-14 años. Dada las condiciones ecológicas en las que se han desarrollado, la edad debe de estar por arriba del valor promedio.

En contraposición a lo anterior, los bulbilos mostraron una tasa de mortalidad menor que las plántulas (44% contra 95.3%), a pesar de no haber recibido una fase de aclimatación con riegos, y sembrarse en una ladera menos benigna (la ladera sur es la más favorable desde el punto de vista meteorológico, Peters 1993). Esta diferencia en la capacidad de sobrevivencia, al parecer es consecuencia del desarrollo precoz de los bulbilos que para el caso de las plántulas. Esto sugiere que los bulbilos se encuentran morfológica y fisiológicamente aptos para desarrollarse bajo situaciones xéricas, y lo único que les falta por desarrollar es un sistema radicular (en bioensayos de laboratorio, las raíces se forman en 4 días). Este estado de desarrollo precoz es resultado de la translocación de recursos de la roseta parental que, bajo condiciones normales, son empleados para la formación de frutos y semillas. Sin embargo, aunque los bulbilos pueden establecerse con facilidad, el filtro principal es la dispersión a sitios adecuados. Para el área no protegida y fuertemente depredada, la producción promedio fue de 140 bulbilos por año durante 1995-96, de los cuales el 4% (11 bulbilos) se dispersaron y ninguno sobrevivió. En contraste, para el área protegida, se produjeron en promedio 80 bulbilos al año durante el periodo de 1992-94, con una dispersión del 42% (34 bulbilos) cada temporada reproductiva, y una sobrevivencia del 1.67% del total (cuatro bulbilos en tres años; Cuadro 2.1b). La fuerte diferencia en la cantidad de bulbilos inducidos entre las dos áreas con diferentes grado de pastoreo fue resultado de la composición florística de las dos áreas. A diferencia del sitio con pastoreo restringido, en el sitio con pastoreo intenso la vegetación fue más pobre en elementos arbustivos y herbáceos como resultado de su alteración por el hombre (tala, conversión a campos agrícolas, etc.), lo que se tradujo en menos recursos para el ganado doméstico. Esto ocasionó que la mayoría de las inflorescencias de los agaves fueran consumidas por los chivos, lo que induce, a su vez, la formación de los bulbilos. Asimismo, la abundancia de arbustos en el área protegida parece que contribuyó de manera importante en: (i) el proceso de dispersión de bulbilos por la acción mecánica del follaje de los arbustos sobre las inflorescencias; y (ii) en la generación de condiciones microclimáticas favorables para facilitar el establecimiento de los propágulos e incrementar las probabilidades de reclutamiento exitoso.

Aunque no se evaluó el establecimiento de propágulos hipógeos en *A. macroacantha*, los resultados de su cuantificación revelaron que este mecanismo es el más importante desde el punto de vista demográfico (99% de los individuos observados fueron generados por este proceso, y el resto, al parecer por semillas) cuando se contrasta con los bulbilos y las semillas, ya que su capacidad de establecimiento no tiene comparación con los anteriores, debido a que estos propágulos hipógeos se separan de la roseta parental después de haberse vuelto independientes fisiológicamente de la misma. En *A. salmiana*, la propagación hipógea es el mecanismo principal de propagación de la población, sin embargo, el sobrepastoreo, es la causa principal de mortalidad de estos propágulos (Martínez-Morales y Meyer 1985). Este comportamiento de "cuidado materno", que incrementa la probabilidad de sobrevivencia y asegura una elevada proporción de establecimiento del vástagos vegetativos, es muy común en otras especies de agave (Gentry 1982, Raphael y Nobel 1986, ver Cuadros 5.1a y 5.1b) y en general entre las plantas clonales (Cook 1979, Callaghan 1984, Pitelka y Ashmun 1985, Landa et al. 1992), siendo más importante que el establecimiento por semillas cuando las condiciones climáticas no las favorecen para reclutarse (Cook 1983, Callaghan 1984, Pitelka 1984, Eriksson 1989, 1992).

Cuadro 2.1. (a) Cuantificación de individuos reproductivos en Zapotitán Salinas, Puebla, y la proporción de inflorescencias que fueron consumidas por el ganado doméstico, para una área protegida (APR) y una área con pastoreo intenso (API). (b) Cantidad de bulbilos producidos por año, proporción de dispersión y porcentajes de bulbilos que se establecieron bajo condiciones naturales para las dos áreas con diferentes grados de herbivoría Zapotitlán. El guión representa valores que no se obtuvieron. El promedio del periodo reproductivo de 1992-94 del APR no incluye los valores de 1996, debido a un patrón atípico en el pastoreo (ver texto en resultados).

		INDIVIDUOS REPRODUCTIVOS			ROSETAS QUE FORMAN BULBILOS	
		n	CON HERBIVORIA	SIN HERBIVORIA	CON HERBIVORIA	SIN HERBIVORIA
JARDIN BOTANCO AREA CON PASTOREO RESTRINGIDO (APR)	1992	79	23	56	14	2
	1993	70	39	31	17	1
	1994	53	34	19	11	1
	1996	52	2	50	0	2
	PROMEDIO 1992-94	67.33	32 (47.53%)	35.3 (52.47%)	14 (20.79%)	1.33 (1.98%)
TOTAL		n=202	n=96	n=106	n=42	n=4
AREA CON PASTOREO INTENSO (API)	1995	49	43	6	13	0
	1996	80	67	13	22	3
	PROMEDIO 1995-96	64.5	55 (85.27%)	9.5 (14.72%)	17.5 (27.15%)	1.5 (2.33%)
TOTAL		n=129	n=110	n=19	n=35	n=3

		INDIVIDUOS		TOTAL DE BULBILOS		
		QUE FORMARON BULBILOS	QUE TIRARON BULBILOS	FORMADOS	DESPRENDIDOS	QUE SE ESTABLECIERON
AREA PASTOREO RESTRINGIDO	1992	16	6 (7.59%)	104	33 (31.73%)	4 (3.84%)
	1993	18	6 (8.57%)	101	34 (33.66%)	0
	1994	12	-	34	-	0
	PROMEDIO		$\bar{X}=15.33$ n=46	$\bar{X}=6$ (39.14%) n=12	$\bar{X}=79.65$ n=239	$\bar{X}=33.5$ (42.05%) n=67
AREA PASTOREO INTENSO	1995	13	1 (12.5%)	76	3 (3.94%)	0
	1996	25	6 (7.5%)	203	8 (3.94%)	0
	PROMEDIO		$\bar{X}=19$ n=38	$\bar{X}=3.5$ (18.42%) n=7	$\bar{X}=139.5$ n=279	$\bar{X}=5.5$ (3.94%) n=11
GRAN TOTAL DE 1992-96		N=84	N=19 $\bar{X}=3.8$	N=518 $\bar{X}=103.6$	N=78 $\bar{X}=19.5$ (18.82%)	N=4 $\bar{X}=0.8$ (0.77%)

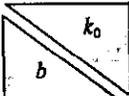
APR = $\frac{239 \text{ Bulbilos producidos}}{46 \text{ individuos que formaron bulbilos}} = 5.19 \text{ bulb./ind.}$	API = $\frac{279 \text{ Bulbilos producidos}}{38 \text{ individuos que formaron bulbilos}} = 7.34 \text{ bulb./ind.}$
---	---

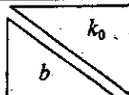
Cuadro 2.2. Parámetros del modelo de ajuste no lineal a los valores observados en *A. macroacantha* para: (a) la sobrevivencia de las plántulas ubicadas con dos niveles de radiación solar [intensa y baja (nodricismo)], dos niveles de herbivoría [sin depredación (excluido) y con depredación (no excluido)], y dos estaciones de siembra [seca (cohortes de 1991) y lluviosa (cohortes de 1992)]; y (b) Sobrevivencia de los bulbilos ubicados bajo una planta nodriza y excluidos de depredadores. k_0 = tasa de mortalidad inicial, b = forma de la curva de sobrevivencia.

Tratamiento Parámetro		INTENSA		NODRIZA	
		Excluido	No excluido	Excluido	No excluido
COHORTE DE 1991	k_0				
	e.s. (k_0)				
	b				0.17234
	e.s. (b)			0.20811	0.0098
	r^2	0.8212	0.852	0.8173	0.8799
COHORTE DE 1992	k_0	0.250	0.250	0.250	0.250
	e.s. (k_0)	0.0001	0.0001	0.0001	0.0084
	b	0.0	0.313	0.000	0.095
	e.s. (b)	0.0000	0.0064	0.000	0.0009
	r^2	0.892	0.896	0.873	0.881

Tratamiento		NODRIZA CON EXCLUSIÓN
Parámetro		
BULBILOS	k_0	0.000
	e.s. (k_0)	0.000
	b	0.000
	e.s. (b)	0.000
	r^2	0.000

Cuadro 2.3. Comparación de los parámetros de sobrevivencia del modelo determinístico de ajuste entre los diferentes tratamientos: (a) para las cohortes de 1991 sembradas durante la estación seca; y (b) para las cohortes de 1992 sembradas durante la estación lluviosa. El triángulo superior representa la tasa de mortalidad inicial (k_0), y el triángulo inferior corresponde a la forma de la curva (b). Las comparaciones se realizaron mediante pruebas de t de Student pareadas. El signo igual indica que no se presentaron diferencias estadísticas (N.S.; $P > 0.05$) entre los parámetros, mientras que el signo desigual indica diferencias significativas: un asterisco representa una significancia de $P \leq 0.05$, mientras que tres asteriscos alude una significancia de $P \leq 0.005$.

		INTENSA		NODRIZA	
		Excluido	No excluido	Excluido	No excluido
INTENSA	Excluido	= N.S.		= N.S.	= N.S.
	No excluido	≠ ***		= N.S.	= N.S.
NODRIZA	Excluido	≠ ***	≠ *****		= N.S.
	No excluido	≠ ***	≠ *****	= N.S.	

		INTENSA		NODRIZA	
		Excluido	No excluido	Excluido	No excluido
INTENSA	Excluido	= N.S.		≠ *	≠ *
	No excluido	= N.S.		≠ *	≠ *
NODRIZA	Excluido	≠ ***	≠ ***		= N.S.
	No excluido	≠ ***	≠ ***	= N.S.	

Cuadro 2.4. Comparación de las tasas de sobrevivencia: (a) entre las plántulas de las cohortes de 1991 y cohortes de 1992 para los tratamientos similares y (b) entre cada una de las dos cohortes de plántulas y los bulbilos. Los valores representan la χ^2 (que es el estimador del estadístico), obtenida mediante la prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson 1986) y en paréntesis se muestra la significancia de la prueba: N.S. indica que no se presentaron diferencias estadísticas ($P > 0.05$), mientras que los tres asteriscos sugiere una significancia de $P \leq 0.005$.

			COHORTE DE 1991			
			INTENSA		NODRIZA	
			Excluido	No excluido	Excluido	No excluido
COHORTE DE 1991	INTENSA	Excluido	181	150	120	100
		No excluido	150	150	100	100
	NODRIZA	Excluido	100	100	100	100
		No excluido	100	100	100	100
				(N.S.)	0.0002 (N.S.)	

		INTENSA		NODRIZA		
		Excluido	No excluido	Excluido	No excluido	
BULBILOS	VS	Cohorte 1991	23.04 (***)	27.02 (***)	12.75 (***)	164.05 (***)
		Cohorte 1992	38.15 (***)	32.50 (***)	39.62 (***)	123.39 (***)

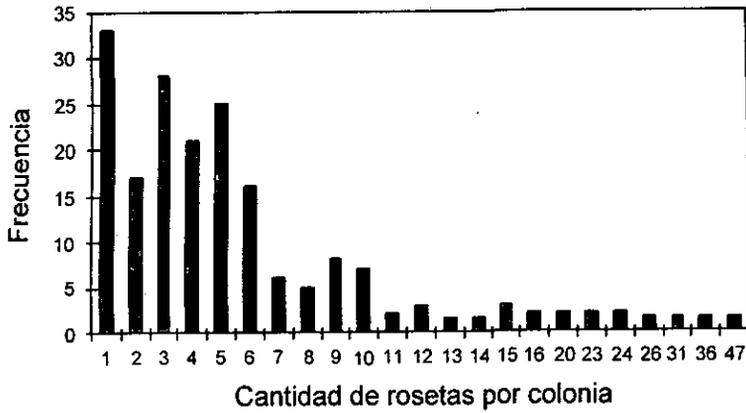


Figura 2.1. Distribución de frecuencias de la cantidad de rosetas que constituyen una colonia o manchón ($n=205$) de *A. macroacantha* en el Jardín Botánico "Helia Bravo" de Zapotitlán Salinas, Puebla. La colonia podría estar constituida por un sólo individuo.

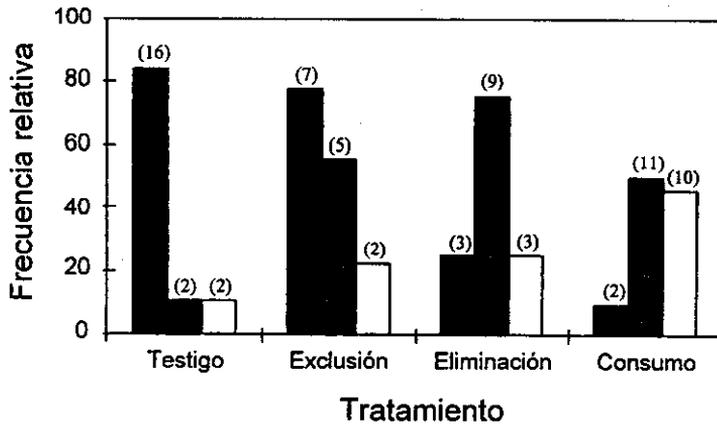


Figura 2.2. Frecuencia relativa de rosetas que formaron cápsulas (barras negras), bulbilos (barras con textura fina) y que no produjeron estructuras de propagación (barras blancas) en sus escapos para diferentes tratamientos: *Testigo* (individuos cuyas inflorescencias estuvieron abiertas a los polinizadores), *Exclusión* (plantas en las que se excluyó la inflorescencias de los polinizadores), *Eliminación* (rosetas en las que se cortaron todos los botones florales del escapo), y *Consumo* (plantas cuyas inflorescencias fueron completamente comidas por los “chivos”). Las frecuencias absolutas están dadas en paréntesis en la parte superior de cada barra.

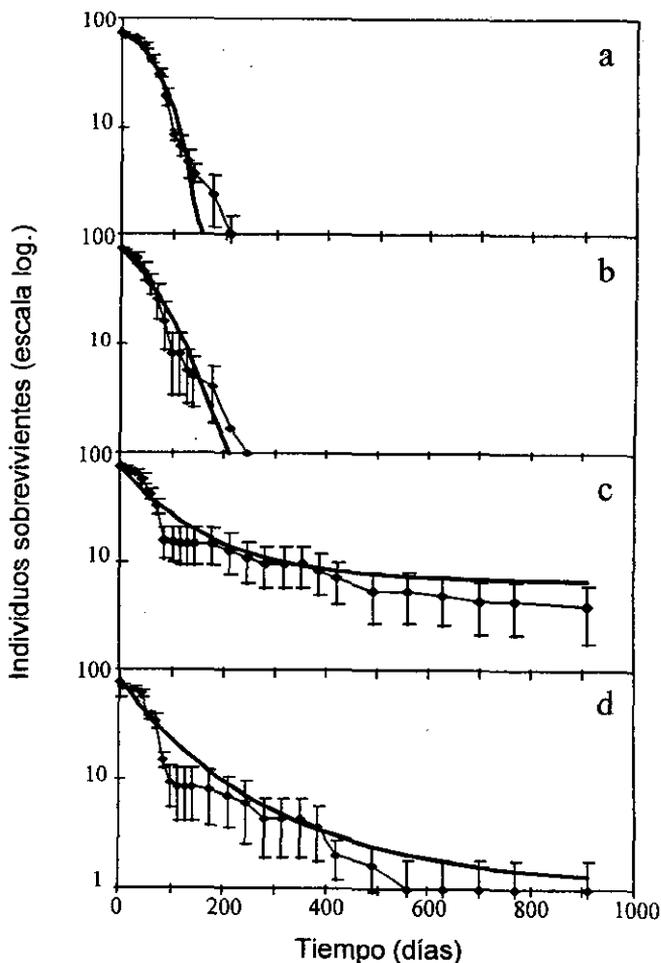


Figura 2.4. Curvas de sobrevivencia de las plántulas de *A. macroacantha* transplantadas durante la estación seca (Cohortes de 1991), y bajo diferentes tratamientos: (a) radiación intensa y sin exclusión, (b) radiación intensa y con exclusión, (c) con nodricismo y sin exclusión, y (d) con nodricismo y con exclusión. Las líneas conectadas por puntos y que muestran barras verticales (indican un error estandar), representan los valores reales observados, mientras que las curvas con línea gruesa corresponden al ajuste no lineal de los valores reales.

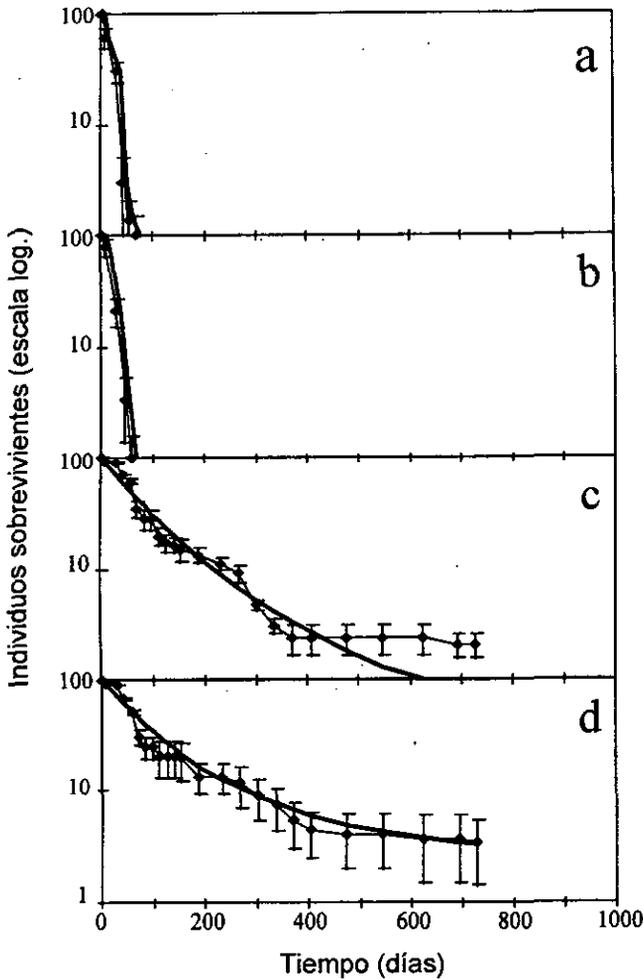


Figura 2.5. Curvas de sobrevivencia de las plántulas de *A. macroacantha* transplantadas durante la estación lluviosa (Cohortes de 1992), y bajo diferentes tratamientos: (a) radiación intensa y sin exclusión, (b) radiación intensa y con exclusión, (c) con nodricismo y sin exclusión, y (d) con nodricismo y con exclusión. Las líneas conectadas por puntos y que muestran barras verticales (indican un error estandar), representan los valores reales observados, mientras que las curvas con línea gruesa corresponden al ajuste no lineal de los valores reales.

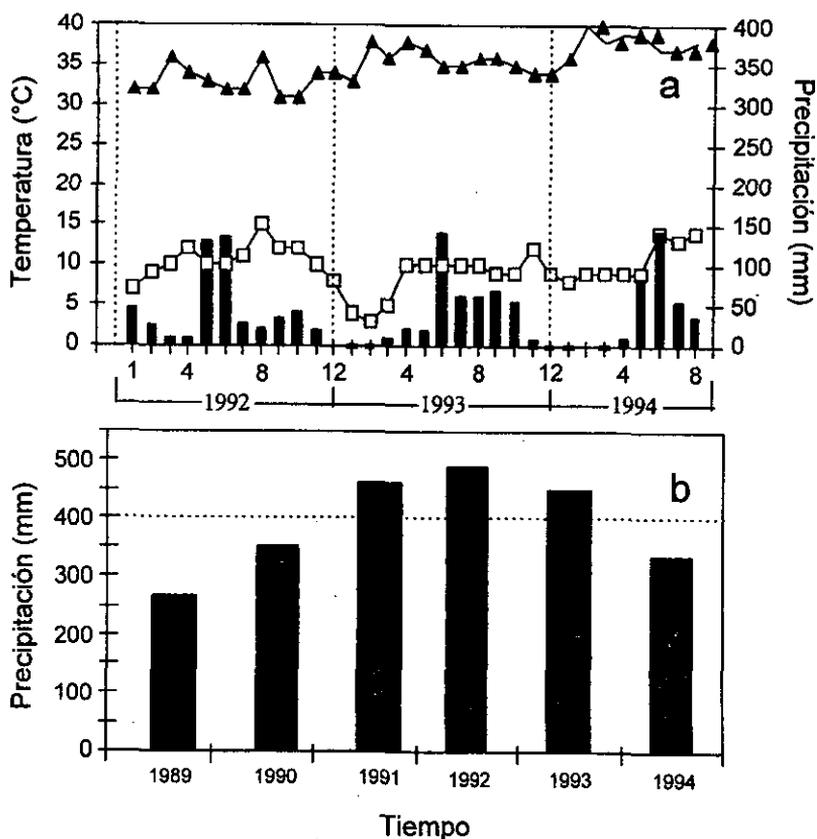


Figura 2.6. (a) Gráfica ombrotérmica de la ladera sur del Jardín Botánico “Helia Bravo” de Zapotitlán Salinas, en donde se muestra la precipitación (barras negras) y la temperatura media máxima mensual (*triángulos*) y la mínima mensual (*cuadros*). (b) Precipitación total anual del Jardín Botánico “Helia Bravo”, registrada durante 1989 a 1994. El valor promedio anual reportado para Zapotitlán es de 400 mm (García 1987, línea continua). Para 1989, el valor comprende de junio a diciembre (tomado de Peters 1993), mientras que para 1990 y 1991 los valores fueron tomados de Flores-Martínez (1994).

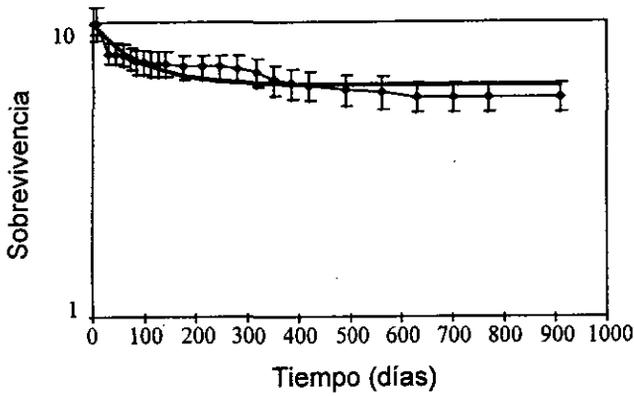


Figura 2.7. Curvas de supervivencia de los bulbillos de *A. macroacantha* ubicados debajo del dosel de arbustos de *Acacia coulteri* y excluidos de depredadores. Las líneas conectadas por puntos y que muestran barras verticales (indican un error estandar), representan los valores reales observados, mientras que las curvas con línea gruesa corresponden al ajuste no lineal de los valores reales.

CAPÍTULO III

ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN

EN *Agave macroacantha*

INTRODUCCIÓN

Las plantas del género *Agave* son monocárpicas, caracterizadas por un evento reproductivo que concluye con la muerte del ramet (Gómez-Pompa 1963, Gentry 1982, Nobel 1994). Los agaves desarrollan una inflorescencia terminal o escapo (conocido como "quiote" entre los campesinos), como resultado de la rápida elongación del meristemo apical después de varios años de crecimiento vegetativo de la roseta basal.

El género *Agave* muestra un síndrome floral que ha sido asociado con la polinización de murciélagos nectarívoros (Faegri and Van der Pijl 1979, Alcorn et al. 1962, Álvarez y González-Quintero 1970, Howell y Hodgkin 1976, Arita y Wilson 1987, Fleming et al. 1993). Sin embargo, las flores permanecen abiertas durante todo el día, atrayendo a una diversa fauna que potencialmente puede actuar como vector en el transporte de polen. Dependiendo de la especie, las flores producen abundante néctar con el que los agaves atraen a insectos, aves o murciélagos, que constituyen sus polinizadores naturales (Gentry 1972, 1982, Schaffer y Schaffer 1977, Freeman y Reid 1985, Martínez del Río y Eguiarte 1987, Slauson 1994).

Asimismo existen básicamente dos tipos de inflorescencias: (i) paniculada (inflorescencia ramificada con flores que nacen en las ramas laterales o umbelas); y (ii) espigada (inflorescencia con flores sésiles distribuidas a lo largo de una vara o pedúnculo común, Gentry 1982), las cuales parecen corresponder a diferentes síndromes florales que se relacionan con distintos polinizadores. Entre los agaves paniculados Howell (1972) postuló que el síndrome floral a coevolucionado en favor a la quiropterofilia, mientras que en los agaves espigados, Schaffer y Schaffer (1977) consideran que el síndrome floral era de tipo entomófilo. Sin embargo, son pocos los estudios sobre la biología de la polinización en *Agave* que brinden más información sobre estas hipótesis, y que además, demuestren el mutualismo entre los agaves paniculados y los murciélagos (Howell y Roth 1981). Existen numerosos trabajos que documenta el papel de los murciélagos como polinizadores de diversos taxa (ver Butanda-Cervera et al. 1978), pero en todos ellos la justificación es principalmente observacional, o bien, por evidencia indirecta del polen y restos de flores en el cuerpo o en el estómago del murciélago, o infiriendo la quiropterofilia a partir del síndrome floral y de la morfología floral. Por el contrario, los lepidópteros nocturnos ("polillas") que coexisten con los murciélagos (Howell and Roth, 1981) potencialmente pueden incidir sobre

el éxito reproductivo del agave, pero aún no ha sido documentado de manera contundente entre los agaves paniculados. Situación similar se presenta en otras agavaceas como en *Manfreda* que es polinizada por murciélagos, mientras que las polillas (principalmente los esfingidos) son consideradas como polinizadores potenciales (Cruden et al. 1976, Eguiarte y Búrquez 1987, 1988). Por el contrario, en el género *Yucca* las polillas *Tegeticula* y *Parategeticula* son los polinizadores principales (Baker 1986, Craig et al. 1993).

El conocimiento sobre la biología de la polinización del género *Agave* ha ido en aumento en los últimos años (ver Schaffer y Schaffer 1977, Howell y Hart 1980, Howell y Roth 1981, Freeman y Reid 1985, Martínez del Río y Eguiarte 1987, Slauson 1994). Desde el punto de vista de la ecología teórica, el conocimiento sobre la biología de la polinización permite comprender los mecanismos de la reproducción exitosa en las plantas, lo que a su vez explica la dinámica poblacional, la distribución de especies y su abundancia relativa en las comunidades (Dafni 1992). De igual forma, la biología de la polinización entre las plantas tiene implicaciones evolutivas, pues es mediante este proceso como se realiza el intercambio del flujo de genes (Dafni 1992). Desde el punto de vista aplicado, el entendimiento de la biología de la polinización de una planta brinda parte de las bases ecológicas para su manejo y conservación. Así por ejemplo, el manejo intenso de algunas especies de *Agave* puede provocar un efecto negativo sobre la flora y fauna asociada a ella a través de las modificaciones en la compleja serie de interacciones bióticas (Gentry 1972, 1982, Howell y Roth 1981, Waring y Smith 1987, Nabhan y Fleming 1993). De manera recíproca, algunos autores (Howell y Roth 1981, Arita y Wilson 1987, Ceballos y Navarro 1991) han documentado la declinación en las poblaciones de murciélagos nectarívoros de género *Leptonycteris* (que son polinizadores de agave) por acción del hombre, lo que pueden poner en riesgo el mantenimiento de la población de agave y/o de su diversidad genética.

En este capítulo presento una serie de observaciones y experimentos sobre algunos aspectos de la biología de la polinización en *Agave macroacantha* en el desierto intertropical de Tehuacán-Cuicatlán. Un aspecto que llamo la atención en esta especie de maguey fue su baja fecundidad (14% de los óvulos son fecundados), lo que indujo a investigar las causas de esta baja eficiencia reproductiva, así como explorar si este maguey paniculado apoya la hipótesis de Howell de exhibir un síndrome floral quiropterófilo. Los objetivos que se plantearon en este estudio

fueron: (i) evaluar algunas de las características del síndrome floral y el sistema de entrecruzamiento predominante en agave que operan como mecanismos para la producción de semillas y para el flujo de genes dentro de la población; (ii) describir los patrones temporales de visita de la fauna diurna y nocturna en las inflorescencias, y cómo inciden sobre el éxito reproductivo de la planta; (iii) entender el papel ecológico diferencial de las mariposas nocturnas (polillas) y los murciélagos sobre la polinización en agave; y (iv) evaluar el polinizador que contribuye a una mayor producción de semillas (polinizador efectivo) en *A. macroacantha*.

METODOLOGÍA

Sitio de estudio

Las observaciones sobre la biología floral y los mecanismos de polinización en *A. macroacantha* se realizaron entre mayo y septiembre de 1994, en una parcela de 4200 m facilitada al laboratorio de Zonas Áridas del Instituto de Ecología de la UNAM (que llamare en lo subsecuente como laboratorio de campo), localizado en Zapotitlán Salinas (18°20'N, 97°28'W), a 30 km al sur de Tehuacán, Puebla. El laboratorio de campo se encuentra bardeado por arbustos xerófilos y magueyes, los cuales fueron transplantados para impedir el paso del ganado. Los estudios sobre el papel ecológico de los polinizadores se realizaron en el mismo sitio, entre abril y octubre de 1996. Para una descripción más detallada del sitio de estudio ver el Capítulo I.

Debido a la escasa cantidad de rosetas reproductivas localizadas en el laboratorio de campo de Zapotitlán Salinas, Puebla, se transplantaron, a mediados de marzo de 1994, 16 rosetas que comenzaban a desarrollar el escapo, colectadas en un área de cinco kilómetros de radio y que mostraba una vegetación similar. De esta manera, contamos con 32 individuos reproductivos (16 transplantados y 16 locales), que al encontrarse dentro del laboratorio de campo, quedaron protegidos contra la herbivoría por parte de los chivos. En general, los individuos reproductivos fueron empleados en más de una ocasión para realizar observaciones que no requerían tratamiento experimental.

Para el periodo de floración de 1996, se realizó otra colecta en la misma zona, que consistió de 50 rosetas reproductivas, transplantándolas en el laboratorio de campo-UNAM.

Biología floral

Fenología floral

Para cuantificar con más detalle la fenología de las flores individuales, se seleccionaron diez flores por individuo de diez rosetas reproductivas seleccionadas al azar. Los estados fenológicos fueron previamente establecidos, definiendo diez categorías (Diagrama 3.1, Cuadro 3.1). Se escogieron las primeras flores que comenzaban a abrir en las primeras seis umbelas, y se siguió la transición de los diferentes estados fenológicos de cada una de ellas desde mayo a junio de 1994, registrando diariamente el estado fenológico de las flores cada tres horas, desde las 7:00 hasta las 19:00 h. Con estos resultados se calculó la duración media de cada estado fenológico.

Duración de la floración

A partir de una submuestra de nueve individuos reproductivos se procedió a determinar el tiempo que tarda la floración, tanto a nivel de las umbelas como de la inflorescencia completa. Para las umbelas se registró la duración de las diferentes fases de la floración en las primeras ocho umbelas. En cada umbela se consideró que la floración inicia cuando las líneas de la sutura de al menos un botón floral se han roto, y concluye con la degeneración del estilo en la última flor, marcando el inicio de la fructificación. Las flores se clasificaron en tres categorías: (a) *desarrollo*, desde la apertura de la flor hasta la antesis (en esta investigación se consideró la antesis como el estadio en el que se presenta la dehiscencia de las anteras, lo que da inicio a la flor estaminada); (b) *estaminadas*, desde la liberación del polen hasta la degeneración de los estambres, lo cual coincide con la dehiscencia del estigma; y (c) *pistiladas*, desde la dehiscencia del estigma hasta la degeneración del estilo. La duración de la floración completa en una umbela fue registrada desde la apertura de la primera flor hasta la degeneración del estigma de la última flor. Las umbelas individuales fueron observadas en dos ocasiones por día, a las 7:00 y 18:00 h. En cada observación se registró el estado de desarrollo de cada flor. Con estos datos se calculó el tiempo medio de duración de cada estado fenológico de la flor.

Una vez concluida la floración en las primeras ocho umbelas, localizadas en la parte media inferior de la inflorescencia, se continuó con el seguimiento de la planta hasta la finalización de la floración de la última umbela. Las observaciones se realizaron diariamente al mediodía,

registrando, a nivel de todo el individuo, la presencia de flores receptivas, la cantidad de umbelas desarrolladas y el total de frutos formados entre los diferentes individuos reproductivos.

Sistemas de entrecruzamiento

Se realizaron los siguientes tratamientos en 10 rosetas reproductivas seleccionadas al azar:

- a) *Autogamia*. Los estigmas de un conjunto de flores fueron cubiertos con un popote de polietileno sellado por un extremo, antes de que se diera la anthesis para impedir su polinización. Una vez que las flores estuvieron receptivas (durante la liberación de exudados en la parte superior del estilo) se fertilizaron con el polen procedente de otras flores del mismo individuo, debido a que son protándricas. El polen fue agregado al estigma mediante el contacto de las anteras, cubriendo nuevamente el estigma con el popote. En general, las anteras se colectaron al mismo momento de realizar la polinización. Sin embargo, algunas anteras se colectaron en frascos de plástico con tapa hermética (viales) para polinizaciones posteriores, debido a que las lluvias pueden eliminar el polen de las anteras. Este polen fue empleado durante las primeras 24 horas de su colecta para evitar que se perdiera su viabilidad.
- b) *Alogamia*. Las flores de este tratamiento fueron protegidas con popotes de plástico, y fertilizadas con el polen de las rosetas reproductivas cercanas ($n=10$) cuando estaba disponible, o por el contrario, de las anteras previamente almacenadas en los viales que no excedían de un día. No todas las flores de un escape fueron polinizadas con los mismos individuos.
- c) *Apomixis*. Para investigar la formación potencial de frutos y semillas, a través de mecanismos asexuales, se protegieron los estigmas con un popote de plástico en un tercer grupo de flores durante todo el periodo de la floración.
- d) *Testigo*. Un cuarto grupo de flores fueron marcadas sin realizar manipulación alguna, y permitiendo que la polinización se realizara bajo las condiciones normales al permitir el acceso de los visitantes naturales.

El popote de plástico permitió que dentro de una misma umbela se pudieran tener los cuatro tratamientos simultáneamente. Cada tratamiento consistió en una muestra de 10 a 30 flores por individuo, de acuerdo con la disponibilidad de las mismas y del polen, por lo que el tamaño de la muestra entre los tratamientos no fue balanceado. En total se autopolinizaron 124 flores, en 197

flores se realizó la polinización cruzada, 204 flores se dejaron sin polinizar y 274 flores funcionaron como testigo.

El experimento se realizó a principios de junio de 1994 y para finales de julio, se determinó la cantidad de flores y frutos desarrollados por tratamiento. Para mediados de septiembre se colectaron aquellos frutos que no mostraron dehiscencia y se cuantificó la cantidad de semillas fértiles que mostraron un color negro, y el número de semillas infértiles de color claro. Con estos datos se calculó la proporción de flores que se convirtieron en frutos (*frui-set*)

Mecanismos de polinización

Producción de néctar

A mediados de junio de 1994, se seleccionaron al azar seis plantas en floración que fueron trasladadas a un invernadero para evitar la pérdida excesiva de agua del néctar y, además, dentro de una jaula de tela que las aisló de los visitantes que potencialmente consumen el néctar. En cada planta se seleccionaron seis flores que comenzaban a elongar sus estambres (estado fenológico 2.3, Diagrama 3.1). Cada seis horas (6:00, 12:00, 18:00 y 24:00 h) se colectó el néctar acumulado en cada flor mediante una jeringa desechable de 1 ml. La producción diaria total fue calculada a través de la suma de los cuatro valores obtenidos. El experimento se mantuvo durante varios días hasta el marchitamiento de los estigmas, indicando el final del desarrollo floral. Durante cada colecta se registró el estado fenológico de la flor y el volumen de néctar producido.

Visitadores

Para evaluar los polinizadores potenciales en *A. macroacantha*, se realizaron observaciones periódicas de 5 minutos cada tres horas, desde las 7:00 hasta 22:00 h, en las mismas nueve rosetas reproductivas empleados en los estudios de biología floral. En cada escape se registró la fauna que visitó las inflorescencias, incluyendo aquellos animales que no entraron en contacto con las flores, pero que se encontraron hasta 30 cm de la inflorescencia. Estas observaciones se realizaron diariamente hasta el final de la floración (que en promedio duró 27 días), lo que significó un esfuerzo de muestreo de 30 minutos/escape al día y de 13.5 horas/escape durante la floración de estos agaves.

Eficiencia en la fecundidad de agave por efecto de los visitantes

Se realizaron cuatro tratamientos por individuo en nueve rosetas reproductivas seleccionadas al azar. Los diferentes tratamientos fueron realizados en cada roseta, y a nivel de la inflorescencia, cada tratamiento fue aplicado en una umbela.

- a) *Visitadores diurnos*. Una umbela fue cubierta con una bolsa de tela de organza durante cada noche, de las 19:00 a las 7:00 h, hasta el final de la floración de la umbela.
- b) *Visitadores nocturnos*. Una segunda rama floral fue cubierta con una bolsa de organza durante cada día, desde las 7:00 a las 19:00 h, hasta el final de la floración.
- c) *Exclusión de visitantes*. Una tercera umbela se cubrió con una bolsa de organza durante todo el tiempo que duró la floración.
- d) *Testigo*. Una cuarta umbela fue marcada, pero sin cubrirse con la bolsa de organza.

En todas las plantas, los tratamientos fueron realizados en cuatro de las primeras seis umbelas. Para evitar que la bolsa de tela interfiriera con la llegada de animales entre las umbelas sin cubrirse, se seleccionó consistentemente el tratamiento (d) en la umbela superior, y el tratamiento (c) en la umbela inferior. Los otros dos tratamientos se seleccionaron de manera aleatoria entre las umbelas sobrantes. En las umbelas experimentales se contó el número de flores producidas, y para mediados de septiembre se realizó la colecta de los frutos, con los que se determinó la cantidad de semillas fértiles e infértiles producidas entre los tratamientos. Con los datos anteriores se estimó la producción relativa de frutos (*fruit-set*) que corresponde a la proporción de flores que se convierten en frutos (frutos producidos / flores totales).

El papel de los polinizadores

Basado en los resultados de los experimentos anteriores, se realizó una nueva serie de experimentos para describir y evaluar con más detalle la función ecológica de las polillas y los murciélagos, los dos grupos principales de polinizadores.

Patrón de forrajeo de murciélagos en parches de agave de diferente densidad

En abril de 1996 se colectaron 50 individuos reproductivos de *A. macroacantha* que empezaban a formar el escapo, transplantándolos dentro de una jaula para protegerlos de los herbívoros domésticos, pero permitiendo que fueran visitados por los polinizadores naturales.

En julio se transplantaron las rosetas en parcelas de aproximadamente 5×6 m en el terreno del laboratorio de campo-UNAM de Zapotitlán Salinas, formando tres parches de diferente densidad de individuos. El parche con densidad alta (0.7 ind/m^2) estuvo formado por 21 rosetas reproductivas que produjeron, en promedio 218 (± 48) flores por inflorescencia. El parche con densidad media (0.63 ind/m^2) contenía 19 rosetas reproductivas que produjo 174 (± 17) flores promedio por individuo, pero la floración ya había concluido, por lo tanto, ya no presentaba recursos (en términos de disponibilidad de néctar) para los polinizadores. El parche con densidad baja (0.33 ind/m^2) estuvo compuesto por 10 rosetas reproductivas que produjo 187 (± 23) flores promedio por individuo.

Durante cuatro días, se contó el número de murciélagos que visitaron cada parche, realizando observaciones de cinco minutos cada hora, desde las 21:00 a las 6:00 h. En octubre, una vez que maduraron los frutos, se cuantificó la cantidad de cápsulas formadas en los escapos y, a partir de una muestra aleatoria, se cuantificó el número de cápsula. Como un dato necesario para estimar la cantidad relativa de semillas en experimentos posteriores, se estimó la cantidad de óvulos contenidos en la flor, en una muestra aleatoria de 32 frutos del manchón con densidad alta.

Patrón de forrajeo de las polillas

En el parche con densidad alta descrito anteriormente, también se contó el número de polillas (Lepidoptera: Noctuidae) que lo visitaron, en intervalos de observación de cinco minutos y espaciados cada hora, desde las 21:30 h a las 6:30 h durante cuatro días. Estas observaciones fueron realizadas desde el 18 de junio de 1996, al día siguiente de la finalización del conteo de murciélagos, cuando los escapos aún mostraban una gran cantidad de flores receptivas. Se registró además, el estado fenológico de las flores que fueron visitadas por las polillas, clasificándolas en tres categorías: *pistiladas*, *estaminadas* y *otras*. Una vez que finalizó el periodo de observación, se inició inmediatamente después un segundo periodo de observaciones de otros cinco minutos por

hora, en el cual seguimos un par de polillas, contando el número de veces que cambiaron de una flor a otra, y registrando, a su vez, si las flores visitadas correspondían al mismo individuo o a otra roseta. De esta manera, se estimó la proporción de visitas a diferentes flores e inflorescencias y se evaluó, cómo esta proporción cambió durante la noche.

Evaluación de la contribución de murciélagos y polillas sobre la fecundidad de agave

Se transplantaron nueve rosetas reproductivas en una parcela de 4×4 m. Para disminuir la probabilidad de polinización por el viento, se colocó un cerco de plástico alrededor de la parcela desde 1 m hasta 3 m por arriba del suelo, lo cual permitió que los polinizadores pudieran visitar las inflorescencias arribando a ellas por la parte superior. Se realizaron tres tratamientos con tres réplicas cada uno (que correspondió a tres escapes seleccionados al azar del grupo).

- a) *Excluido*. Se introdujeron las inflorescencias dentro de una estructura de malla de gallinero (de 2.5 cm de abertura), y además, se cubrieron con una tela de organza, lo que impidió el acceso tanto de las polillas como de los murciélagos.
- b) *Polillas*. Se introdujeron otro grupo de inflorescencias dentro de la estructura de malla de gallinero para impedir el acceso de los murciélagos a las flores; sin embargo, la malla permitió el acceso de las polillas hacia las flores.
- c) *Testigo*. Un grupo de inflorescencias se dejaron abiertos a los polinizadores naturales.

En cada escape se contó el número de flores producidas, el número de cápsulas producidas por tratamiento, el número de semillas viables por cápsula en 27 frutos ($3 \text{ frutos} \times 3 \text{ plantas} \times 3 \text{ tratamientos}$). Con estos datos se calculó el *fruit-set*, el *seed-set*, el número de semillas totales (que corresponde al producto entre *fruit-set*, *seed-set* y la cantidad de óvulos en la flor; este último valor estimado del manchón con densidad alta).

Evaluación de la eficiencia de la polinización entre diferentes especies de murciélagos

En el parche con densidad alta de agaves reproductivos ($n=21$) se capturaron con una red de nylon, cuatro individuos de *Choeronycteris mexicana* y siete de *Leptonycteris curasoae*. Estos murciélagos nectarívoros se mantuvieron en cautiverio durante 18 días, con una dieta de néctar

(usado comercialmente para alimentar aves), agua y frutos frescos de cactus (*Stenocereus griseus* (Howorth) Buxbaum y *S. stellatus* (Pfeiffer) Riccobono).

Se seleccionaron ocho rosetas en floración (una de ellas presentó daños posteriormente). Cerca del 30% de sus umbelas mostraban flores abiertas que habían estado expuestas bajo condiciones naturales al grupo completo de polinizadores, las cuales fueron consideradas como el tratamiento *Testigo*. Posteriormente, las plantas se transplantaron dentro de una jaula de 4 × 4 m, que fue cubierta con una malla de plástico para excluir las inflorescencias de los visitantes.

Cuando las umbelas restantes (ca. 70%) empezaron a presentar flores receptivas, se expusieron a los murciélagos cautivos. Cada umbela estuvo expuesta durante dos noches a dos individuos de una misma especie de murciélago, seleccionados aleatoriamente del grupo en cautiverio. En la noche en que una especie de murciélago fue liberada dentro de la jaula, se cubrieron todas las umbelas que contenían flores receptivas asignadas a la otra especie. El par de murciélagos que habían sido liberados dentro de la jaula fueron capturados durante la siguiente mañana. El experimento se mantuvo durante catorce noches y cada especie de murciélago fue liberada dentro de la jaula durante siete noches alternadas. Cada anochecer, antes de liberar los murciélagos dentro de la jaula, se contaron y marcaron las flores receptivas. Cuando los frutos maduraron, aproximadamente un mes después, se contó en cada umbela expuesta a los murciélagos el número de cápsulas producidas. También se contó la cantidad de semillas por cápsula en una muestra de 38 frutos (2 frutos × 3 tratamientos × 6 a 7 plantas).

Tiempo de forrajeo entre diferentes especies de murciélagos

También medimos el tiempo empleado en el forrajeo de flores individuales para cada especie de murciélago. Para este propósito colocamos dentro de la jaula 6 focos rojos de 60 watts, y observamos el patrón de forrajeo en un par de murciélagos de cada especie en una noche durante tres periodos de una hora: 22:00-23:00, 2:00-3:00 y 5:00-6:00. La iluminación roja ha sido usada en algunas cuevas artificiales de murciélagos en algunos zoológicos (Wilson 1988), mientras que un sistema de iluminación artificial, usando un reflector de 300 watts, fue utilizado por Eguiarte et al. (1987) para estudiar el patrón de forrajeo de murciélagos en un árbol de *Pseudobombax*.

Cada especie de murciélago fue observada de manera individual durante una noche en dos

noches consecutivas. Durante cada periodo de observación medimos con un cronómetro el tiempo empleado entre el primer contacto y la "salida" del murciélago de cada flor. Estos valores de tiempo fueron registrados para todos los contactos entre murciélago y flor.

Análisis estadístico

Para permitir que los resultados de este estudio fueran comparables con los de otros estudios similares, todas las mediciones de tiempo fueron transformadas a tiempo local; esto es, nuestra medición de tiempo fue referida al meridiano 97°28' W y por lo tanto resulta ser 30' menos que el tiempo del centro de México en invierno.

Las relaciones entre variables de frecuencia (por ejemplo cantidades discretas tales como el número de flores, frutos, semillas o polinizadores) como variables dependientes y su predictor estadístico (incluyendo tanto variables continuas y factores o variables categóricas) fue analizado mediante modelos log-lineales con devianza χ^2 (Crawley 1993). Las proporciones (es decir, límite de frecuencias tales como la proporción de flores que produjo frutos, o la proporción de semillas que resultaron ser fértiles) fueron analizadas mediante los modelos logit, también con devianza χ^2 (Crawley 1993). Cuando los errores de los residuales en estos modelos mostraron sobredispersión, los datos de frecuencia fueron recalculados (rescalando) para corregir la tendencia en la prueba estadística de la hipótesis y hacer la prueba más conservadora (Crawley 1993). Para el caso en el cual la variable dependiente fue continua (como en la producción de néctar), se usaron ANOVAs para analizar su asociación con el predictor estadístico, mediante el valor F como la prueba de hipótesis. Los residuales en todas las ANOVAs fueron probados por independencia, normalidad y homocedasticidad. En todos los casos, los análisis fueron hechos con el paquete estadístico GLIM (Generalized Linear Interactive Modeling), versión 3.77 (McCullagh y Nelder 1983, NAG 1986).

RESULTADOS

Biología floral

Fenología floral

A nivel individual, los estados fenológicos de las flores de *A. macroacantha* mostraron diferentes tiempos de duración (Diagrama 3.1 y Cuadro 3.1). Las flores en desarrollo (estadio 1.1 a 1.5) mostraron una duración promedio de 77:35 h, las flores en su fase masculina (flores estaminadas; estadio 2.1 a 2.2) exhibieron una duración promedio de 29:57 h, mientras que en las flores en su fase femenina (flores pistiladas; estadio 3.1 a 3.3) la duración fue de 41: 27 h. La disponibilidad de polen se dio en los estadios 2.1 y 2.2, presentándose durante la madrugada del tercer día para finalizar en la mañana del cuarto día (Cuadro 3.1). La receptividad del estigma se presentó en las primeras horas de la tarde del día siguiente de la conclusión de la fase masculina, y concluyó en la madrugada del sexto día. El tiempo total empleado en una flor entre sus diferentes estados fenológicos (estadio 1.1 a 3.3) fue de 149 horas (seis días; Cuadro 3.1).

Duración de la floración

Consideradas en su conjunto, las flores dentro de una umbela, mostraron igualmente diferencias en su tiempo de desarrollo. Las flores inmaduras mostraron mayor duración que las flores estaminadas y las flores pistiladas (Fig. 3.1). Las umbelas con flores estaminadas mostraron la menor duración. Se encontraron diferencias altamente significativas entre los individuos en relación con la duración promedio de las flores en desarrollo ($F=14.77$, $g.l.=7,47$, $P<0.00001$), las flores estaminadas ($F=13.29$, $g.l.=7,47$, $P<0.00001$) y las flores pistiladas ($F=9.88$, $g.l.=7,47$, $P<0.00001$). Por el contrario, no se encontraron diferencias estadísticas entre las umbelas en relación con la duración promedio de las tres fases anteriores. Se encontró una tendencia similar cuando se analizó la duración de la floración en las umbelas entre las inflorescencias, no mostrando diferencias significativas entre ellas. Por el contrario, sí hubo diferencias altamente significativas entre los escapes individuales ($F=17.11$, $g.l.=7,47$, $P<0.00001$). En promedio, la duración total del proceso de floración, a nivel de las umbelas, desde el desarrollo de la primera flor hasta el marchitamiento del último estigma fue de 10.3 días (± 0.58).

La floración en cada escape tuvo lugar desde inicios de mayo y concluyó a finales de junio,

la duración promedio de la floración fue de 29.3 (± 2.3) días. El número de umbelas entre los individuos osciló entre 8 y 18 (promedio de 12, ± 1.05). No se encontró una relación significativa entre la cantidad de umbelas y la duración total de la floración en el escapo ($\chi^2=0.81$, $g.l.=1$, $P=0.37$), o entre el número de cápsulas producidas por inflorescencia y la duración de la floración ($\chi^2=1.68$, $g.l.=1$, $P=0.19$).

Sistemas de entrecruzamiento

Una gran cantidad de las flores seleccionadas se abortaron durante el experimento. Una fracción de estas abortaciones puede atribuirse a la manipulación experimental, pero la mayor incidencia de caída ocurrió después de las manipulaciones y es más probablemente una consecuencia de los tratamientos de polinización realizados (Fig. 3.2).

Se encontraron diferencias altamente significativas entre los tratamientos de polinización en la proporción de flores que dieron cápsulas ($\chi^2=107.3$, $g.l.=3$, $P<0.00001$; Fig. 3.2). La formación de frutos en *A. macroacantha* es muy baja en el tratamiento de autogamia o autopolinización, observándose una reducción significativa ($P<0.00001$) cuando se compara con el grupo testigo (de las nueve umbelas sometidas a autogamia, únicamente un fruto fue producido); mientras que en el tratamiento de apomixis no se produjo ningún fruto. Por el contrario, la formación de frutos fue alta en el tratamiento de alogamia (polinización cruzada). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en los frutos formados entre el tratamiento de polinización cruzada y las plantas testigo ($\chi^2=0.24$, $g.l.=1$, $P=0.62$).

Las plantas con polinización cruzada produjeron en promedio 222 semillas fértiles por cápsula ($e.s.=14.2$), representando el 72.3% de la cantidad total de semillas. Las plantas testigo produjeron una media de 155 semillas fértiles por cápsula ($e.s.=13.3$), representando el 61.1% de la cantidad total de semillas. Estas variaciones, sin embargo, no fueron estadísticamente significativas ($\chi^2=2.389$, $g.l.=1$, $P=0.12$). En resumen, *A. macroacantha* parece ser exclusivamente alógamo, con una fuerte depresión endogámica y una marcada dependencia de los polinizadores para su reproducción exitosa.

Mecanismo de polinización

Producción de néctar

Las flores de *A. macroacantha* presentan tres nectarios en la parte interna inferior de los tépalos, localizados entre los lóculos del ovario. La producción de néctar duró cerca de cinco días y se presentó desde momentos antes de la dehiscencia de la antera (antesis) hasta el final de la floración, con la máxima producción durante la antesis (Fig. 3.3). La cantidad de néctar en la flor varió con el tiempo, encontraron diferencias significativas con respecto a los diferentes estados fenológicos ($F=99.0$, $g.l.=7$, 256 , $P<0.00001$; Fig. 3.3).

La producción de néctar también varió a lo largo del día (Fig. 3.4). Durante las horas del día (6:00-18:00) la producción de néctar fue significativamente menor ($P<0.0001$) que durante la noche (18:00-6:00). Se observaron diferencias significativas en la producción de néctar entre las horas de colecta anidado con la planta individual ($F=24.9$, $g.l.=6$, 398 , $P<0.0001$), así como en la interacción entre el estado fenológico y las horas de colecta anidado dentro de las plantas ($F=16.9$, $g.l.=30$, 398 , $P<0.0001$). La tendencia en todas las plantas fue similar, y el término de interacción fue más grande debido a las diferencias entre la primera producción nocturna (18:00-24:00) comparada con la última producción nocturna (24:00-6:00) que se observó para el mismo estado fenológico (Fig. 3.4).

En resumen, la secreción de néctar fue mayor durante las horas nocturnas que en las horas diurnas, fue mayor en las flores estaminadas que en las flores pistiladas, y fue muy abundante en las flores estaminadas durante el anochecer. Finalmente, la producción total de néctar también varió significativamente entre plantas individuales ($F=10.5$, $g.l.=5$, 30 , $P<0.00001$), pero fue independiente del tamaño del escape.

Visitadores

Se observó una numerosa fauna visitando las inflorescencias de *A. macroacantha*, siendo los insectos los más diversos (Cuadro 3.2). Se encontraron numerosas especies que pueden actuar como fitófagos [como sucede con la chinche (Hemiptera: Coreidae) y la oruga (Lepidoptera: Papilionidae)] o bien depredadores de otros taxa [como la araña (Aracnidae: Salticidae) y la avispa parasitoide (Hymenoptera: Ichneumonidae)].

Asimismo, se presentaron dos gremios de posibles polinizadores en esta especie de maguey: (i) los visitantes diurnos constituidos por himenópteros (con 9 especies de abejas y avispas), una mariposa (Lepidoptera: Papilionidae) y un colibrí (Aves: Trochilidae); y (ii) los visitantes nocturnos que estuvieron constituidos por dos especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) y varias especies de polillas (Lepidoptera: Noctuidae, Sphingidae y Microlepidopterae). Los visitantes diurnos iniciaron sus visitas al amanecer, y su actividad tendió a disminuir a lo largo del día; muchas de las visitas fueron realizadas por los himenópteros (Fig. 3.5). Los visitantes nocturnos aparecieron en las primeras horas de la noche y mantuvieron una actividad sostenida hasta el amanecer (Fig. 3.5). Se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de visita de los gremios de polinizadores ($\chi^2=2194.6$, $g.l.=5$, $P=0.0001$), indicando que algunos de ellos (himenópteros, polillas y murciélagos) son más comunes que otros (mariposas y colibríes) en sus visitas a las flores. También se encontró una variación significativa entre las horas del día y el taxón ($\chi^2=407.3$, $g.l.=30$, $P=0.0001$), reforzando el hecho de que diferentes grupos de polinizadores tienen una marcada y obvia preferencia en su comportamiento de visita.

Eficiencia en la fecundidad de agave por efecto de los visitantes

Se encontró que las umbelas sujetas a los visitantes nocturnos no difieren significativamente del tratamiento testigo en la proporción de frutos producidos (Fig. 3.6). El *fruit-set* en estos tratamientos fue de 0.25 y 0.26, respectivamente, es decir, en ambos tratamientos alrededor del 25% de las flores fueron fecundadas. Estos tratamientos difirieron significativamente ($\chi^2=42.61$, $g.l.=3$, $P<0.00001$) del tratamiento de polinización diurna y de las umbelas excluidas de polinizadores. En estos dos últimos tratamientos, únicamente el 2% de las flores se convirtieron en cápsulas, pero no difirieron entre sí (Fig. 3.6). En resumen, las plantas expuestas a los visitantes diurnos produjeron la misma cantidad de frutos que cuando las flores dependen únicamente del viento para su polinización.

En las cápsulas desarrolladas entre las umbelas sujetas a los visitantes nocturnos, el 62.2% de las semillas en las cápsulas fueron fértiles (*seed-set* de 0.622), y cada cápsula produjo en promedio 150.22 semillas fértiles ($n=32$, ± 2.75). Entre las cápsulas de las umbelas testigo el 57.68% de las semillas fueron fértiles (*seed-set* de 0.5768), y cada cápsula mostró una media de

140.46 semillas fértiles ($n=24$, ± 3.47). Ambas diferencias no fueron estadísticamente significativas ($\chi^2=0.64$, $g.l.=1$, $P=0.42$).

El papel de los polinizadores

Patrón de forrajeo de murciélagos en parches de diferentes tamaños

El parche que no mostró flores y por lo tanto no presentaba néctar y/o polen, no recibió la visita de ningún polinizador, hecho que sugiere que las visitas del polinizador son desencadenadas por el olfato y no son visuales. Debido a que su comportamiento estadístico fue obviamente diferente de los otros dos parches que tenían flores, se removió de los subsecuentes análisis.

El parche con densidad baja recibió significativamente menos visitas que el parche más denso ($\chi^2=19.6$, $g.l.=1$, $P<0.0001$). También se encontró variación significativa entre los parches y los días de muestreo ($\chi^2=44.0$, $g.l.=6$, $P<0.0001$), así como entre las horas a lo largo del día ($\chi^2=957.2$, $g.l.=72$, $P<0.0001$).

Sin embargo, cuando los datos se estandarizaron al número de visitas por flores, las diferencias en ambos parches no fueron significativas ($t=0.14$, $g.l.=29$, $P=0.88$); el número promedio de visitas por flor fue de 0.027 en el parche con densidad alta y de 0.028 en el parche con densidad baja. Además de las diferencias significativas entre las noches, una proporción alta de la variación observada (96%) fue atribuible al cambio de horario en la actividad del polinizador. Se encontró una diferencia significativa en el patrón de horario de actividad para ambos parches ($\chi^2=281.9$, $g.l.=18$, $P<0.0001$). Las visitas fueron más frecuentes al anochecer, y decrecieron entre las 22:00 y medianoche. Después de la medianoche, la actividad de los polinizadores se incrementó otra vez, y decreció gradualmente después de las 3:00 (Fig. 3.7). En consistencia con los resultados anteriores que mostraron aproximadamente la misma intensidad de visita del polinizador en todas las plantas, la proporción media de frutos producidos en cada escape no difirió significativamente entre los tres parches ($X^2=2.0$, $g.l.=2$, $P=0.37$). Alrededor del 11% ($\pm 3\%$) de sus flores de las plantas de los tres parches se convirtieron en cápsulas. Cada flor en promedio contiene 393.38 óvulos (± 10.46 , $n=32$).

Patrón de forrajeo de las polillas

No se encontraron diferencias significativas en el número total de polillas que visitaron las flores en los diferentes estados fenológicos ($\chi^2=2.2$, $g.l.=2$, $P=0.33$), pero sí hubo variaciones significativas entre los días ($\chi^2=30.7$, $g.l.=3$, $P<0.0001$) y entre las diferentes horas de los días de seguimiento ($\chi^2=79.0$, $g.l.=36$, $P<0.0001$). La variación diaria observada fue debida principalmente al hecho de que durante la primera noche (18 de junio de 1996), se recibieron significativamente más visitas que durante las otras tres noches en las que se contaron las polillas que llegaron. En todos los días se encontró un patrón de visita muy variado a través del tiempo que fue significativo ($\chi^2=30.2$, $g.l.=9$, $P=0.0004$): el número total de visitas mostró dos picos: uno entre las 21:00 y 22:00 h, y un segundo entre las 2:00 y 4:00 h (Fig. 3.8). Cuando se analizó el patrón de visita en función de las fases fenológicas, se encontró una interacción significativa ($\chi^2=43.1$, $g.l.=18$, $P=0.0008$), es decir, las polillas visitaron flores en desarrollo durante el pico de actividad observado antes de medianoche y alrededor de las 2:00, pero para el pico de visita de las 4:00, las polillas arribaron principalmente en las flores estaminadas.

La proporción de viajes de flor a flor que se realizaron dentro de la misma planta (56%), fue significativamente mayor que los viajes de flor a flor entre diferentes escapos (44%; $\chi^2=4.34$, $g.l.=1$, $P=0.04$, se registraron un total de 236 viajes durante el periodo de observación de cuatro noches). La duración de las visitas de las polillas individuales fue muy constante. El número de visitas de flor a flor por polilla no varió significativamente con el día o con la hora. Además, la proporción de visitas dentro del escapo y entre escapos fue también muy constante y no varió significativamente durante el periodo de observación.

Evaluación de la eficiencia de la polinización entre diferentes especies de murciélagos

El número promedio de botones florales por escapo fue de 195.33 (± 23.8), y la variación observada fue independiente del tratamiento ($\chi^2=2.0$, $g.l.=2$, $P=0.37$). El número de frutos producidos decreció significativamente ($\chi^2=9.4$, $g.l.=2$, $P=0.009$) con la exclusión de los polinizadores (Fig. 3.9), encontrando que el *fruit-set* para el tratamiento testigo fue de 0.081, mientras que por efecto de polillas fue de 0.066 y para la exclusión de polinizadores de 0.017. Se encontró que en algunas de las plantas de los dos tratamientos de exclusión de los polinizadores se

produjeron bulbilos en el escapo, mientras que esto no ocurrió en las plantas testigo (Fig. 3.9). Aunque se encontró una gran sobredispersión en el número de bulbilos producidos, la corrección de este efecto se realizó mediante la agrupación de estos dos tratamientos, encontrando que las diferencias entre estos tratamientos y el testigo fueron significativas ($\chi^2=5.0$, $g.l.=1$, $P=0.03$). En conclusión, las polillas participan en el proceso de polinización de las flores de agave, pero también parecen disparar la producción de bulbilos.

Adicionalmente, la exclusión de los polinizadores también resultó en una disminución significativa en el número de semillas por fruto (Fig. 3.10; $\chi^2=52.6$, $g.l.=2$, $P<0.0001$). La consecuencia de la exclusión de los polinizadores tiene un efecto multiplicativo sobre la fecundidad de la roseta individual. Mientras las plantas testigo el número de semillas totales fue de 10.22 semillas/escapo ($fruit-set [0.081] \times seed-set [0.321] \times no. \text{ óvulos/flor } [393.38]$), las rosetas polinizadas por polillas (y excluidas de murciélagos) produjeron 4.13 semillas totales ($0.066 \times 0.159 \times 393.38$), es decir, el 41% de la fecundidad observada en las plantas testigo. Por el contrario, los individuos bajo exclusión completa de polinizadores produjeron únicamente 0.78 semillas totales ($0.017 \times 0.116 \times 393.38$) que corresponde al 7.7% de la fecundidad observada en las plantas testigo.

Contribución de dos especies de murciélagos a la fecundidad de agave

La eficiencia de la polinización por *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris curasoae* no fueron significativamente diferentes de los valores observados en la eficiencia de los polinizador bajo condiciones naturales para las mismas plantas ($\chi^2=1.3$, $g.l.=2$, $P=0.52$). El $fruit-set$ para el tratamiento Testigo fue de 0.078, mientras que por efecto de *Choeronycteris* fue de 0.074 y para *Leptonycteris* fue de 0.090.

Cuando se analizaron las semillas producidas por fruto (Fig. 3.11), se encontró que aquellos frutos que derivaron de flores que habían sido expuestas a *Leptonycteris* produjeron significativamente más semillas (192 ± 13.4 semillas/fruto; $seed-set$ de 0.489) que los frutos derivados de las ramas Testigo (163 ± 13.74 semillas/fruto; $seed-set$ de 0.413) o de las flores expuestas a *Choeronycteris* (165 ± 13.18 semillas/fruto; $\chi^2=8.2$, $g.l.=2$, $P=0.016$; $seed-set$ de 0.419). También se encontraron diferencias altamente significativas entre individuos ($X^2=142.1$,

$g.l.=7, P<0.0001$), no así entre los frutos de los diferentes individuos ($\chi^2=19.1, g.l.=16, P=0.26$), ni para la interacción entre tratamientos e individuos ($\chi^2=18.7, g.l.=14, P=0.18$). Finalmente, se encontró que la cantidad de semillas totales fue mayor entre las flores expuestas a *Leptonycteris* (17.31 semillas/escapo; $0.09 \times 0.489 \times 393.38$) que entre las flores expuestas a *Choeronycteris* (12.19 semillas/escapo; $0.074 \times 0.419 \times 393.38$), así como entre las flores del tratamiento Testigo (12.67 semillas/escapo; $0.078 \times 0.413 \times 393.38$)

Tiempos de forrajeo

La iluminación artificial y la presencia de observadores en la jaula no parece modificar dramáticamente el patrón de forrajeo de los murciélagos. El tiempo de visita empleado en cada flor individual fue significativamente más corto para *Leptonycteris* que para *Choeronycteris* ($F=23.7, g.l.=1, 138; P<0.0001$). Ambas especies mostraron variación significativa en sus tiempos de forrajeo ($F=3.4, g.l.=2, 138; P<0.04$; Fig. 3.12), mostrando un patrón similar a lo largo de la noche. Los tiempos de forrajeo fueron muy cortos a las 21:30-22:30 h, posteriormente se incrementaron a un máximo entre las 01:30 y 02:30 h, y decrecieron nuevamente antes del amanecer (04.30-05:30 h). No hubo un término de interacción significativa entre la especie de murciélago y la hora durante la cual las observaciones fueron hechas.

DISCUSIÓN

La formación del qurote en *Agave macroacantha* toma aproximadamente diez semanas, mientras que la floración toma alrededor de un mes y se presenta hacia el final de la estación seca, cuando no hay forraje, por lo que el escapo es consumido frecuentemente por animales domésticos y silvestres. El daño que sufre la inflorescencia puede estimular la formación de bulbilos en el escapo (Arizaga y Ezcurra 1995). Sin embargo, las plantas que no son depredadas producen una abundante lluvia de semillas que puede estar por arriba de 2800 semillas por individuo reproductivo que representan únicamente el 14% de la eficiencia reproductiva (ver Cap. 2). En este trabajo se mostró que la llegada de polinizadores nocturnos a estas plantas alógamas puede ser un factor crucial en el éxito reproductivo de la roseta. Los resultados de este estudio son

complementarios con resultados anteriores (Arizaga y Ezcurra 1995, ver Cap. 2), en donde mostramos que la exclusión de polinizadores conlleva hacia un fracaso reproductivo, lo que induce a la producción de bulbilos vegetativos en el quiote.

La protandria en las flores hermafroditas de *A. macroacantha* puede reducir la autopolinización en una simple flor, pero es poco probable que pueda hacerlo a nivel de la inflorescencia completa, debido a que hay heterogeneidad temporal y espacial en la producción de las flores dentro del escapo. De esta manera, para un mismo tiempo y en una misma inflorescencia, algunas flores pueden exhibir polen, impetras que otras están receptivas. Como indican los resultados obtenidos en el presente trabajo, el mecanismo principal que asegura la alogamia en esta especie parece ser la aborción de flores debido a un fuerte depresión endogámica. Esto significa que el transporte de polen de un quiote a otro es de gran importancia. La actividad de los polinizadores nocturnos es fundamental en el éxito reproductivo de esta especie de maguey. Un patrón semejante al observado en *A. macroacantha* fue descrito en *A. palmeri*, *Manfreda brachystachya* y *Yucca elata*, especies que son preferentemente alógamas pero pueden presentar un bajo nivel de autogamia (Howell y Roth 1981, Eguiarte y Búrquez 1987, 1988, Craig, et al. 1993).

Las características de la flor, tanto en su estructura y dinámica (es decir, en sus fases de desarrollo), como en el patrón de producción de néctar, concuerdan con los síndromes de la polinización quiropterófila (Faegri y van der Pijl 1979), como han sido descritas igualmente en otras plantas suculentas (McGregor et al. 1962, Eguiarte y Búrquez 1987, Eguiarte et al. 1987, Craig et al. 1993, Valiente-Banuet et al. 1996). Asimismo, las inflorescencias de *A. macroacantha* son visitadas por murciélagos y polillas, quienes al libar el néctar entran en contacto con las partes reproductoras de las flores, facilitando el transporte de polen y la polinización cruzada entre las flores. El néctar es la recompensa básica de los polinizadores nocturnos (Real y Rathcke 1991). No es completamente claro por qué la polinización diurna falla dramáticamente en *A. macroacantha* y por qué, en contraste, la polinización nocturna es el mecanismo principal en el éxito de los frutos producidos. La hipótesis más probable radica en el pequeño tamaño de las avispa y abejas, que son los principales visitantes diurnos. O bien, por la remoción masiva de polen por parte de abejas, lo que reduce la posibilidad de la fecundación de las flores por parte de

los polinizadores. Estos pequeños insectos son capaces de alcanzar el interior del perianto de las flores de *Agave* sin entrar en contacto con el estigma, y a menudo sin tocar los estambres que igualmente son exertos en los tépalos. Este patrón de forrajeo que presentan los himenópteros ha sido igualmente observado en *A. palmeri* (Schaffer y Schaffer 1977, Howell y Roth 1981) y en *Pseudobombax ellipticum* (Eguiarte et al. 1987) lo que puede provocar la reducción de la fecundidad de las plantas. Puede igualmente suceder que el comportamiento de búsqueda de néctar entre los visitantes diurnos sea amplio y que visiten inflorescencias de un espectro amplio de taxa, además de *Agave*. Asimismo, es posible que el microclima durante el día sea adverso para la polinización, provocando la desecación del estigma y retardando el crecimiento del tubo polínico. Por último, las lluvias de verano en esta parte de México caen invariablemente a media tarde, son de corta duración pero intensas; esto posibilita el lavado del polen acumulado en el estigma. Cualquiera que sea la causa verdadera, la gran secreción de néctar en la noche sugiere que las plantas están adaptadas a los visitantes nocturnos. Este síndrome floral en *A. macroacantha*, que favorece la polinización nocturna alógama principalmente por murciélagos nectarívoros y potencialmente por polillas, ha sido descrito además en el maguey paniculado *A. palmeri* (Schaffer y Schaffer 1977, Howell y Roth 1981).

En *Manfreda brachystachya* y *Pseudobombax ellipticum*, se ha encontrado que el robo de polen por parte de los visitantes diurnos tiene un efecto negativo sobre las visitas de los polinizadores diurnos y nocturnos, reduciendo el éxito de la reproducción (Eguiarte y Búrquez 1987, 1988, Eguiarte et al. 1987). En *A. macroacantha*, sin embargo, la cantidad promedio de semillas producidas en las plantas que estuvieron abiertas exclusivamente a los polinizadores nocturnos no fue significativamente mayor que la cantidad promedio de semillas producidas en las plantas testigo. De esta manera, el efecto negativo de los robadores de néctar diurnos no se observó en nuestra especie. Además, la polinización por visitantes nocturnos fue menor que la que se alcanzó por polinización cruzada realizada de manera manual. Se encontró, que en promedio, una cápsula desarrolló 150 semillas fértiles entre las plantas expuestas a polinizadores nocturnos, mientras que en las plantas polinizadas artificialmente se alcanzó un valor promedio de 222 semillas fértiles. De esta manera, la proporción de semillas fértiles puede ser abatida por varios factores, incluyendo la eficiencia de los polinizadores y la disponibilidad de polen, que

puede ser removido por los visitantes diurnos, o puede ser lavado de las anteras por la lluvia. La fecundidad puede también ser abatida por el daño directo de la inflorescencia, que usualmente es provocado por los herbívoros que consumen las flores o el escapo completo, y por los depredadores de semillas.

En nuestro estudio, el gremio de murciélagos resultó ser la fuente más eficiente de polinización en *A. macroacantha*, duplicando la cantidad de semillas producidas en comparación con las rosetas que son visitadas únicamente por polillas. Por lo tanto, los murciélagos son los polinizadores principales, mientras que las polillas actúan como polinizadores secundarios. Howell y Roth (1981) también encontraron que la reproducción exitosa en *A. palmeri* fue mayor en sitios donde la densidad de murciélagos nectarívoros era elevada. Numerosos autores (Alcorn et al. 1962, Álvarez y González-Quintero 1970, Howell 1972, Howell y Hodgkin 1976, Schaffer y Schaffer 1977, Arita y Wilson 1987, Fleming et al. 1993) han sugerido que las características morfológicas, bioquímicas y fenológicas de los agaves paniculados hacen que dependan fuertemente de los murciélagos, principalmente del género *Leptonycteris*, para su polinización. Por el contrario, Schaffer y Schaffer (1977) sugieren que los agaves con inflorescencias espigadas (muchos del subgénero *Littaea*), muestran un síndrome floral entomófilo, que los hace dependientes de los insectos para su polinización. Los resultados apoyan esta hipótesis. Además, en *A. lechuguilla*, un maguey espigado, se ha encontrado que los himenópteros y los lepidópteros son los polinizadores principales (Silva et al. 1998).

La baja producción de frutos en *A. macroacantha* por efecto de las polillas (Noctuidae), se debe fundamentalmente a su patrón de forrajeo y, en menor grado, a su tamaño pequeño. Las polillas siempre se posaron en la parte inferior de la flor, desplazándose hacia los tépalos para introducir su proboscide, lo que no favorece que entren en contacto con las partes reproductoras. Asimismo, estos insectos visitan preferentemente las flores en desarrollo (que aún no se encuentran en su fase masculina) para libar el néctar producido. La consecuencia de este patrón de forrajeo en el agave, es una baja fecundación en las flores, lo que conlleva, a su vez, a la inducción de bulbilos.

De las dos especies de murciélagos que colectamos visitando las inflorescencia de *A. macroacantha*, *Leptonycteris curasoae* resultó ser el polinizador más efectivo, produciendo cerca

del 15% más semillas por fruto y el 26% más semillas totales por inflorescencia que *Choeronycteris mexicana*. *Leptonycteris* es también más ágil en sus vuelos y puede visitar más flores que *Choeronycteris*. En *Pseudobombax ellipticum* se encontraron resultados similares, siendo *L. sanborni* (que en realidad es *L. curasoae*; Eguiarte, Com. personal) el polinizador más eficiente que *C. mexicana* (Eguiarte et al. 1987). Además se observó que *L. curasoae* en ocasiones se perchaba por un minuto o más en las umbelas de *A. macroacantha*, mientras que *C. mexicana* nunca se observó percharse (posarse) en las umbelas. En *P. ellipticum*, los murciélagos nectarívoros nunca se percharon, pero igualmente realizaron numerosas visitas a las flores en tiempos muy breves (0.813 seg; Eguiarte et al. 1987) como los encontrados en *A. macroacantha*.

En conclusión, *A. macroacantha* es extremadamente dependiente de los polinizadores nocturnos y especialmente de los murciélagos para su fecundación. Aunque las polillas que visitan las flores parecen ser especies básicamente residentes, los murciélagos *Choeronycteris* y *Leptonycteris* son migratorios (Cockrum 1991) y se han reportado disminuciones en sus poblaciones por diversas razones, pero principalmente por destrucción de su hábitat (Barbour y Davis 1969, Easterla 1972, Howell y Roth 1981, Arita y Wilson 1987, Tuttle 1995).

Hay tres especies de murciélagos nectarívoros en EUA: *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*. Estas especies migran en invierno desde el suroeste de los Estados Unidos hasta el altiplano mexicano (Barbour y Davis 1969, Arita y Wilson 1987, Arroyo-Cabrales et al. 1987, Cockrum 1991); se alimentan principalmente de néctar y polen de agaves y cactus, y ocasionalmente de la pulpa azucarada de los frutos de cactus (McGregor et al. 1962, Alcorn et al. 1962, Álvarez y González-Quintero 1970, Howell 1979, Gardner 1977, Howell y Roth 1981, Fleming et al. 1993, Valiente-Banuet et al. 1996; para una revisión sobre polinización quiropterófila ver Butanda-Cervera et al. 1978). Durante sus migraciones siguen "corredores de néctar" a lo largo del altiplano mexicano, siguiendo los tipos de vegetación de donde ellos pueden encontrar una dotación de flores relativamente segura (Gardner 1977, Gentry 1982, Nabhan y Fleming 1993). Este patrón de migración tiene implicaciones desde el punto de vista de la conservación, debido a que las perturbaciones en las comunidades vegetales localizadas en esta ruta migratoria pueden tener un fuerte impacto sobre la capacidad de los murciélagos para encontrar su sustento (Fleming et al. 1993).

Recientes investigaciones han mostrado que las poblaciones de *Leptonycteris* están disminuyendo a una tasa acelerada (Barbour y Davis 1969, Easterla 1972, Howell y Roth 1981, Arita y Wilson 1987, Eguiarte y Búrquez 1988), aunque Cockrum y Petryszyn (1991) lo dudan. Las tres especies de murciélagos mencionadas han sido catalogadas como en peligro o amenazadas para México y U.S.A. Las principales causas de esta disminución en las poblaciones de murciélagos son la destrucción de hábitats debidas a la cría de ganado, los desarrollos agrícolas y la explotación forestal, junto con la matanza a la que son sujetos los murciélagos al encontrarse en sus cuevas (Arita y Wilson 1987, Ceballos y Navarro 1991). El papel ecológico de los murciélagos nectarívoros en *A. macroacantha* consiste en incrementar la viabilidad de las poblaciones, no únicamente a nivel demográfico al aumentar la fecundidad de la planta, sino también a nivel genético, al favorecer la polinización cruzada. Incluso, desde el punto de vista evolutivo, pueden participar en los procesos de especiación al favorecer la hibridación entre diferentes especies de agave. En el Valle de Tehuacán hay al menos otras ocho especies de agaves paniculados, de los cuales los más importantes son *A. karwinskii*, *A. marmorata*, *A. potatorum* y *A. salmiana*, y cerca de treinta cactus columnares (Arias et al. 1997) que son posiblemente tan dependientes en su polinización por murciélagos (Valiente-Banuet et al. 1996) como *A. macroacantha*. Una reducción en las poblaciones de estos polinizadores puede impedir el éxito de la reproducción sexual en *A. macroacantha* y posiblemente de otros muchos cactus y agaves, y puede poner en riesgo la sobrevivencia a largo plazo de estas importantes plantas suculentas.

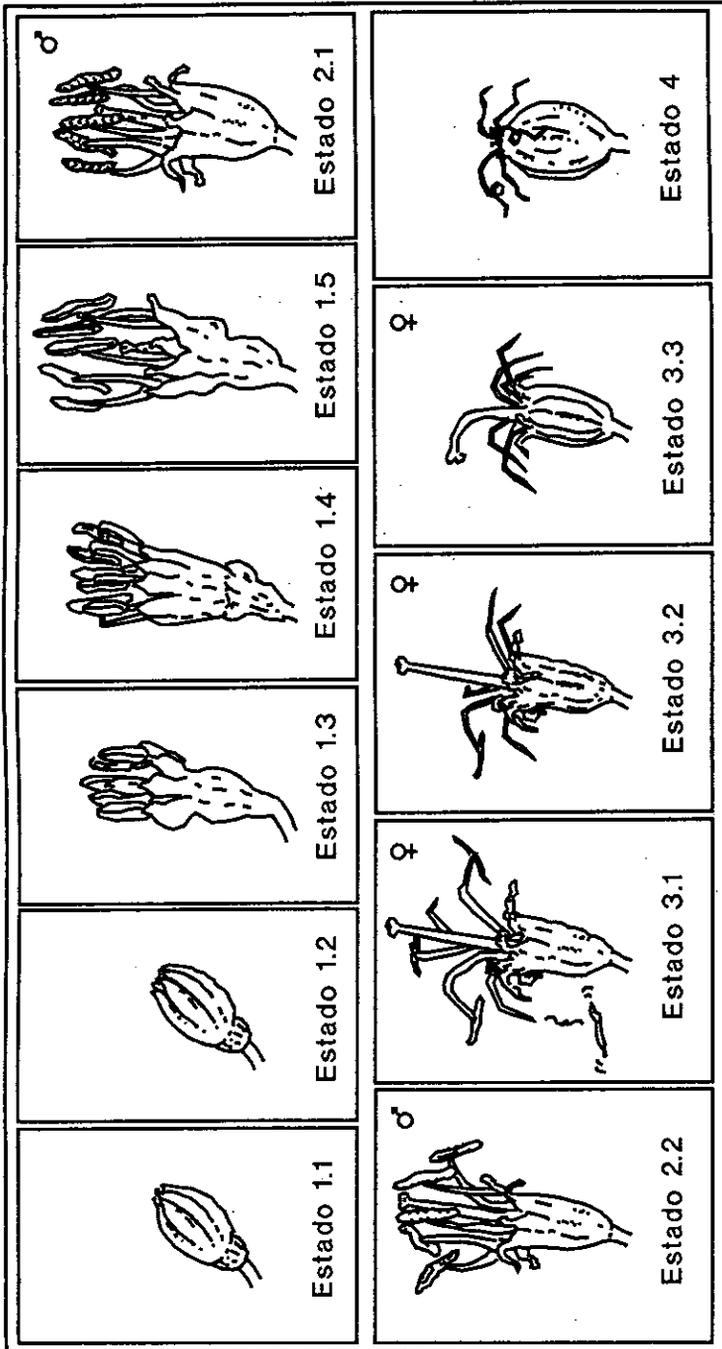


Diagrama 3.1. Principales fases fenológicas de las flores de *A. macroacantha* dibujadas a partir de observaciones realizadas en las flores en desarrollo de diferentes individuos reproductivos en Zapotitlán Salinas. Nótese la naturaleza protándrica de la flor (ver también el Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Descripción y duración promedio de los diferentes estados fenológicos (E.F.) de las flores de *A. macroacantha*, estimados a partir de nueve rosetas reproductivas. El primer número en cada estado fenológico define la fase de desarrollo de las flores protándricas: (1) flores inmaduras, (2) flores en su fase masculina, (3) flores en su fase femenina y (4) frutos en formación.

	Estado fenológico	Duración promedio (h:min)	Inicio promedio (h:min)
Flores en desarrollo	1.1 Inicio de la dehiscencia de la corola.	9:48 (±1:44)	0, 09:48
	1.2 Tépalos comienzan a separarse, estambres inician su elongación.	19:53 (±4:36)	1, 05:41
	1.3 Las anteras aparecen por encima de los tépalos.	19:50 (±6:47)	2, 01:31
	1.4 El filamento de los estambres aparece con un marcado encorvamiento por debajo de las anteras.	8:58 (±0:49)	2, 10:29
	1.5 Máxima elongación de los estambres, estilo por debajo de los tépalos.	19:06 (±0:49)	3, 05:35
♂	2.1 Dehiscencia de las anteras con liberación de polen.	18:54 (±0:59)	4, 00:29
	2.2 Las anteras comienzan a perder su funcionalidad, el estilo se encuentra por encima de los estambres.	11:03 (±0:50)	4, 11:32
♀	3.1 El estilo alcanza su máxima elongación. Inicia la dehiscencia del estigma.	26:42 (±0:56)	5, 14:32
	3.2 El estigma completamente dehiscente y con abundantes exudados.	10:05 (±1:36)	6, 00:15
♀	3.3 El estilo empieza a marchitarse y el estigma a secarse.	4:40 (±1:16)	6, 04:55
	4 Si las flores fueron fertilizadas, inicia la fructificación.	-	-

Cuadro 3.2. Fauna que visita las inflorescencias de *Agave macroacantha* en Zapotitlán Salinas, Puebla. Se realizaron observaciones de 5 minutos cada tres horas, desde las 7:00 a las 22:00 h, durante 27 días en nueve inflorescencias. Los asteriscos corresponden a animales de hábitos nocturnos, mientras que los demás fueron observados durante el día. El nicho ecológico corresponde al posible papel funcional de la fauna en la inflorescencia.

NICHO ECOLÓGICO	CLASE	ORDEN	FAMILIA	NOMBRE COMÚN
POLINIZADORES POTENCIALES	Ave	Apodiformes	Trochilidae	Colibri
	Mamífero	Chiroptera	Phyllostomidae	* Murciélago
	Insecto	Hymenoptera	Vespidae	Avispa
			Apidae	Abeja
			Noctuidae	* Polilla
			Lepidoptera	Sphingidae
		Microlepidopterae	* Palomillas	
FITOFAGOS	Insecto	Diptera	Drosophilidae	Mosca de la fruta
		Hemiptera	Coreidae	Chinche
		Hymenoptera	Formicidae	Hormiga
		Orthoptera	Acrididae	Chapulín
		Coleoptera	Curculionidae	Picudo
			Tenebrionidae	* Escarabajo
DEPREDADORES	Insecto	Lepidoptera	Papilionidae	Oruga
		Hymenoptera	Braconidae	Avispa parasitoide
		Orthoptera	Phasmatidae	Insecto palo
		Neuroptera	Crisopidae	* Crisopa
	Arácnidos	Aracnidae	Salticidae	* Araña cazadora

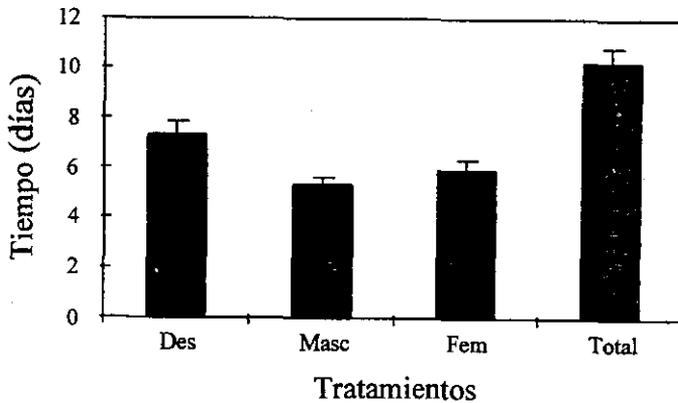


Figura 3.1. Duración de la floración para las primeras ocho umbelas en nueve escapos. Las columnas indican la duración media de las umbelas con flores en desarrollo (*Des*), flores estaminadas (*Masc*), flores pistiladas (*Fem*), y la duración media de la floración completa (*Total*). Los tiempos de duración de la floración completa no son necesariamente iguales a la suma de las primeras tres columnas, ya que algunos estadios se sobreponen. Las líneas verticales indican error estándar.

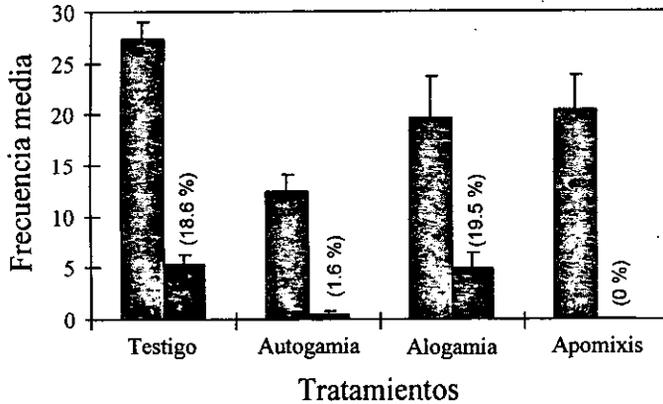


Figura 3.2. Producción de flores (barras con rayas finas) y cápsulas (barras negras) en *Agave macroacantha* para diferentes tratamientos de polinización: Testigo (flores abiertas a los polinizadores naturales), Autogamia (flores polinizadas con polen de la misma planta), Alogamia (flores polinizadas con polen de otras inflorescencias) y Apomixis (flores en las que se impidió la polinización mediante la protección del estigma) Entre paréntesis se indica el porcentaje de flores que se convierten en frutos (*fruit-set* expresado en porcentaje).

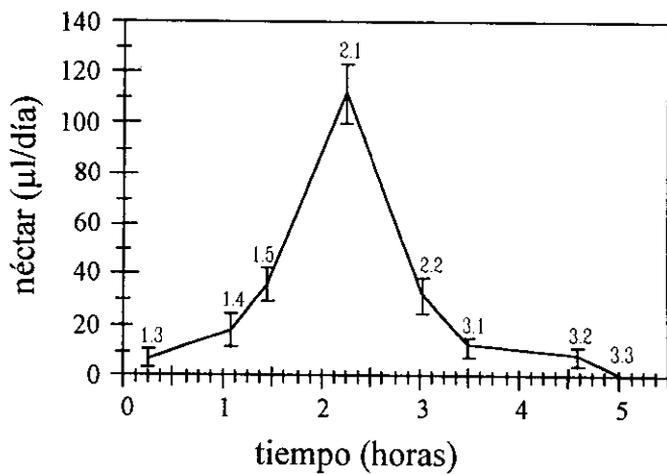


Figura 3.3. Producción media diaria de néctar para cada una de las fases fenológicas descritas en el Diagrama 3.1. Las flores en sus fases 1.3-1.5 corresponden a flores inmaduras, las flores en 2.1 y 2.2 son flores masculinas, mientras que las flores en 3.1-3.3 corresponden a flores femeninas. La duración media de cada estado fenológico fue: (1.3) 19:50 h, (1.4) 8:58 h, (1.5) 19:06 h, (2.1) 18:54 h, (2.2) 11:03 h, (3.1) 26:42 h, (3.2) 10:05 h, y (3.3) 4:40 h.

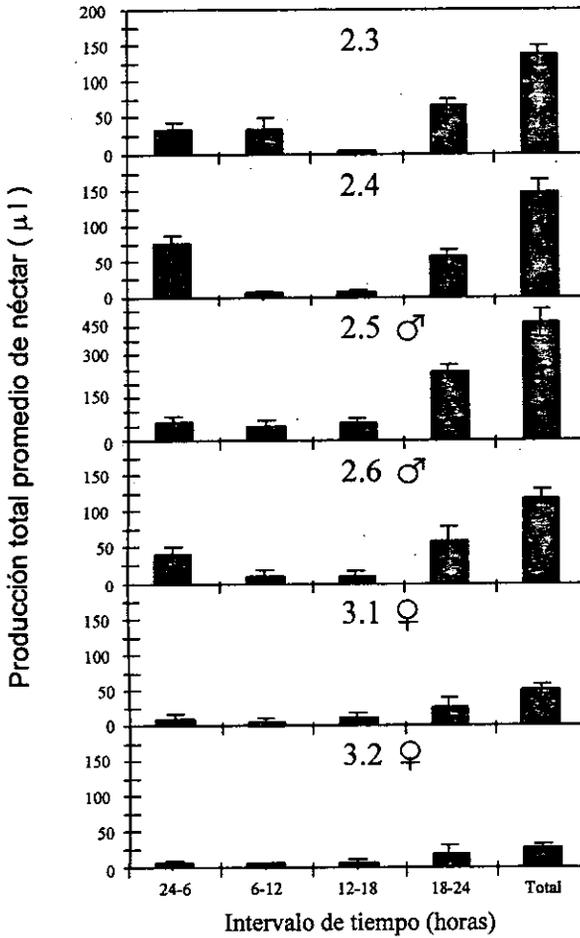


Figura 3.4. Patrón de producción de néctar a lo largo del día para: flores inactivas [(2.3) flores en desarrollo, (2.4) flores con máxima elongación de estambres], flores masculinas [(2.5) con dehiscencia de anteras, (2.6) con el estilo desarrollado y estambres marchitos con poco polen] y flores femeninas [(3.1) con dehiscencia en el estigma, (3.2) con producción de exudados en el estigma]. Se muestra igualmente la producción total de néctar. Las líneas verticales indican 1 e.s.

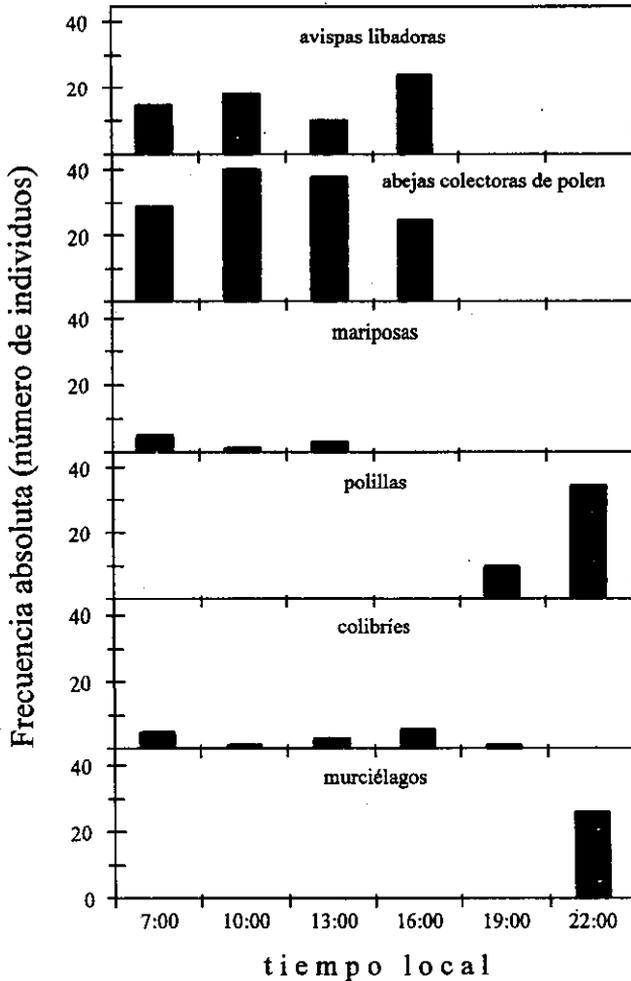


Figura 3.5. Frecuencias (no. de individuos) de los principales polinizadores potenciales que visitan las flores de *A. macroacantha*, clasificados en seis grupos funcionales: (i) himenópteros libadores (cinco especies); (ii) himenópteros colectores de polen (cuatro especies); (iii) mariposas (una especie); (iv) polillas (dos especies); (v) colibríes (dos especies); y (vi) murciélagos (dos especies).

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

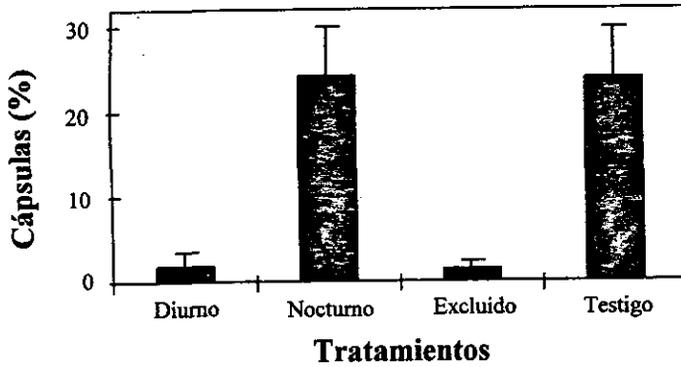


Figura 3.6. Proporción media de cápsulas formadas a partir de flores sujetas a cuatro tratamientos de polinización: Diurno (umbela abierta a los visitantes diurnos), Nocturno (umbela abierta a los visitantes nocturnos), Excluido (umbela excluida de visitantes), y Testigo (umbela abierta a los dos gremios de visitantes).

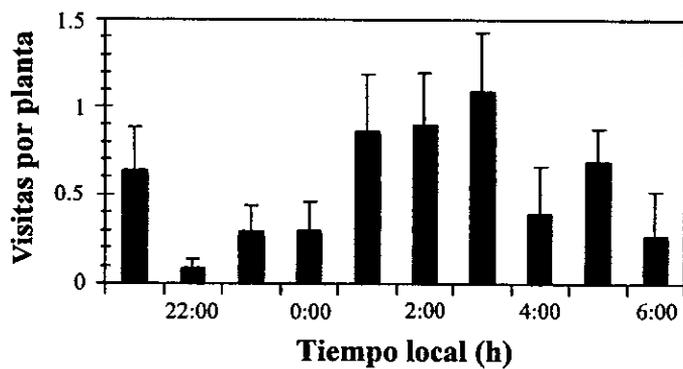


Figura 3.7. Patrón horario de visita de los murciélagos observado en un parche de 21 escapos de agaves, en Zapotitlán Salinas, Puebla, durante cuatro días. Las líneas verticales indican el error estándar.

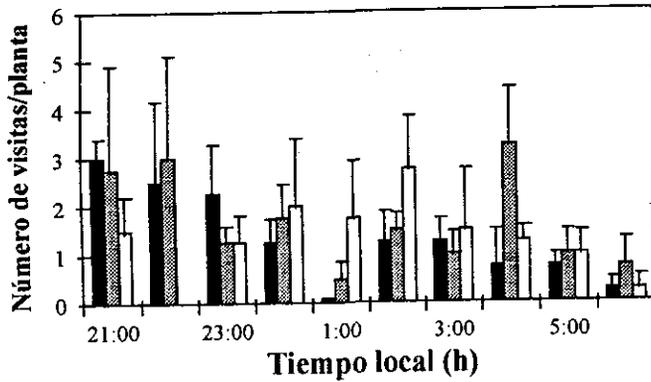


Figura 3.8. Patrón horario de visita de las polillas a las flores de *A. macroacantha* observado durante cuatro días en un parche de 21 escapos en Zapotitlán Salinas, Puebla. Las líneas verticales indican el error estándar. Barras negras: flores en desarrollo; barras con rayas finas: flores masculinas; barras blancas: flores femeninas.

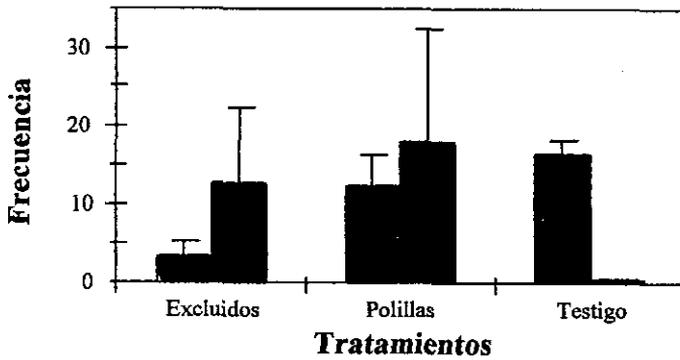


Figura 3.9. Cantidad de frutos (barras con rayas finas) y bulbilos (barras negras) producidos en escapos sujetos a tres tratamientos: Excluido (escapos excluidos de los visitantes; *fruit-set* de 0.017), Polillas (escapos excluidos de murciélagos, pero abiertos a las polillas; *fruit-set* de 0.066) y Testigo (escapos abiertos a todos los visitantes; *fruit-set* de 0.081). Las líneas verticales indican el error estándar.

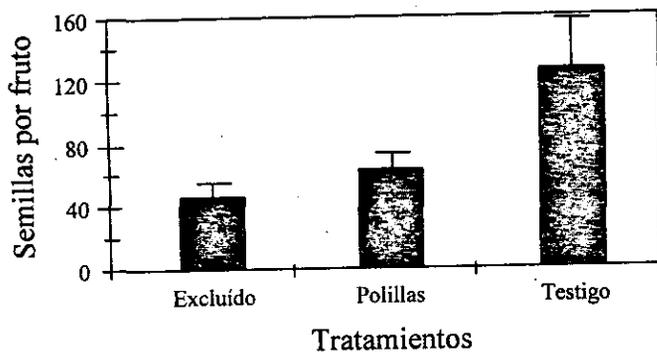


Figura 3.10. Cantidad promedio de semillas producidas por fruto en una muestra aleatoria de 27 cápsulas de *A. macroacantha*, a partir de escapos sujetos a diferentes tratamientos: Excluido (escapos excluidos de los visitantes; *seed-set* de 0.116), Polillas (escapos excluidos de murciélagos, pero abiertos a las polillas; *seed-set* de 0.159) y Testigo (escapos abiertos a todos los visitantes; *seed-set* de 0.321). Las líneas verticales indican error estándar.

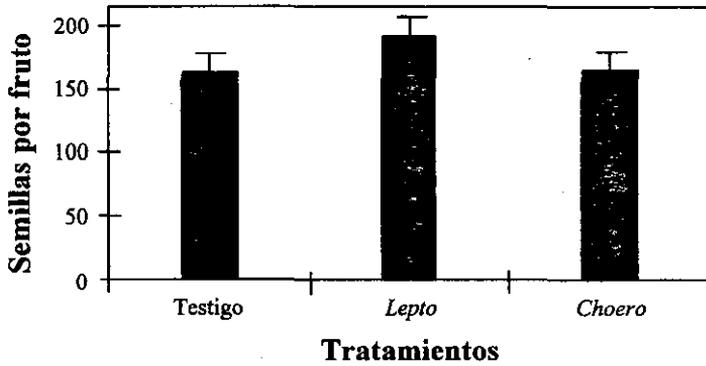


Figura 3.11. Cantidad de semillas producidas por fruto, de una muestra de 34 cápsulas de *A. macroacantha*, a partir de umbelas sujetas a tres tratamientos: Testigo (umbelas abiertas a los visitantes naturales; *seed-set* de 0.413), *Lepto* (umbelas con flores que fueron visitadas por *Leptonycteris curasoae*; *seed-set* de 0.489), y *Choero* (umbelas con flores que fueron visitadas por *Choeronycteris mexicana*; *seed-set* de 0.419). Las líneas verticales indican el error estándar.

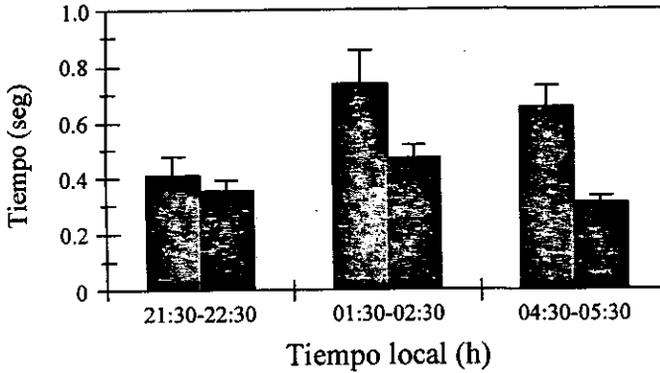


Figura 3.12. Tiempo medio de forrajeo de néctar en flores de *A. macroacantha*, para tres periodos de observación nocturna, realizados durante una noche para dos especies de murciélagos: *Leptonycteris curasoae* (barras negras) y *Choeronycteris mexicana* (barras con rayas finas). Las observaciones para cada especie se realizaron por separado en un par de noches consecutivas. Las líneas verticales indican el error estándar.

CAPÍTULO IV

ESTIMACIÓN DE LA EDAD REPRODUCTIVA

EN *Agave macroacantha*

INTRODUCCIÓN

Entre las plantas perennes, la determinación de la edad se ha realizado mediante métodos directos e indirectos. Entre los primeros, se encuentran aquellos en los que se siguen los individuos en el tiempo hasta su muerte, asociando alguna característica anatómica, morfológica o arquitectural con su edad (esto incluye las técnicas de tablas de vida horizontal y los anillos de crecimiento), o bien usando los isótopos radiactivos como indicadores (Worbes y Junk 1989, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995, para una revisión ver Bormann y Berlyn 1981, y Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1998).

Los métodos indirectos están basados en consideraciones teóricas y fórmulas matemáticas, que relacionan la velocidad de crecimiento de una variable morfométrica de una planta con el tiempo. Esto da por resultado una función de crecimiento que permitirá estimar la edad de la planta para un valor determinado del parámetro morfométrico. Entre las técnicas incluidas en estos métodos se encuentran el crecimiento del diámetro, el crecimiento vertical y la tasa de mortalidad. Otras técnicas indirectas consisten en datar la edad de las plantas a partir de eventos catastróficos, ya sea naturales como las perturbaciones en las comunidades vegetales, o antropocénicos como las bombas nucleares en donde se pueden usar los isótopos radiactivos como indicadores (Lojan 1967, Lieberman y Lieberman 1985, Lieberman et al. 1985, Martínez-Ramos et al. 1988, Oyama 1993, para una revisión ver Bormann y Berlyn 1981, y Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1998).

Los dos métodos han sido ampliamente usadas en plantas leñosas, y esencialmente no han sido utilizados en plantas suculentas, como *Agave*, cuyo ciclo biológico dura muchos años por lo que los métodos directos no son fácilmente aplicables. Los agaves, también conocidas como magueyes, son utilizada en nuestro país para la obtención de bebidas alcohólicas desde tiempos precolombinos. La elaboración de estas bebidas es, a partir de plantas que inician su fase reproductiva ya sea de magueyes cultivados ("pulque": *A. mapisaga*, *A. salmiana*, *A. atrovirens*; "mezcal": *A. angustifolia*; "tequila": *A. tequilana*) o de magueyes silvestres ("pulque": *A. americana*, *A. ferox*, *A. salmiana*, etc.; "mezcal": *A. angustifolia*, *A. pacifica*, *A. rhodacantha*, *A. salmiana*, etc.; Gentry 1982, ver Tabla 5.5). Desde el punto de vista ecológico, esta plantas invierten toda su energía acumulada durante varios años de crecimiento vegetativo para el proceso de reproducción, al final del cual la planta muere (plantas semélparas; Macedo 1950, Gómez-Pompa 1963, Gentry 1972, 1982). La reproducción es uno de los mecanismo que contribuyen al mantenimiento de la población y a la variabilidad genética poblacional.

Debido al largo tiempo que invierten los magueyes para crecer, se ha generado en algunas personas la impresión incorrecta de que su reproducción ocurre en escala de siglos, causa por la cual han sido denominadas "plantas centenarias" (Moran 1964, Barker 1997). Aunque esto es en realidad falso, el tiempo que tardan estas plantas en florecer puede ser desde 8 hasta 30 años, o aún más (Moran 1964, Gentry 1972), dependiendo de la especie y de las condiciones ambientales (Moran 1964).

En muchas especies semélparas de larga vida, al parecer existe un tamaño mínimo para reproducirse, lo que sugiere que la reproducción puede darse en los individuos que han almacenado suficientes recursos (Baskin y Baskin 1979, Werner 1975, Begon et al. 1995). En *Agave*, la semelparidad es consecuencia del gran gasto energético realizado durante el proceso de translocación de reservas de las hojas para la formación de las diferentes estructuras reproductivas, lo que provoca la muerte del individuo (Nobel 1977).

De manera empírica se sabe que en algunas especies comerciales de *Agave* que son cultivados en suelos abonados, en climas cálidos y con buena disponibilidad de agua y/o eliminando los vástagos hipógeos, se acelera su crecimiento, ocasionando a su vez la reducción de la edad de los individuos reproductivos de 12 a ocho años (Macedo 1950, Granados 1993). En *A. tequilana* y *A. deserti* se ha cuantificado el efecto de diferentes factores ambientales, encontrando que la disponibilidad de agua es el principal factor que determina la velocidad de crecimiento (Nobel 1984, Nobel y Valenzuela 1987).

En este capítulo de la tesis se muestra un método indirecto desarrollado para estimar la edad a la que se reproduce *Agave macroacantha*, basado en la cuantificación de la velocidad de crecimiento de diferentes parámetros morfométricos (altura, diámetro y número de hojas) para una muestra de individuos de origen vegetativo, plántulas sexuales y bulbilos.

METODOLOGÍA

Velocidad de crecimiento

Debido a que *A. macroacantha* se propaga por medios sexuales y vegetativos, es de esperar que la edad a la que alcanza la fase reproductiva dependa de la velocidad de crecimiento del tipo de propágulo. Para evaluar esta variación, se monitoreó: (i) una muestra de 318 rosetas hipógeos (mecuates y vástagos rizomatosos) que incluyeron individuos juveniles hasta plantas adultas ubicadas en

una ladera orientada hacia el sur del Jardín Botánico "Helia Bravo" de Zapotitlán Salinas, Puebla; (ii) una cohorte de 125 plántulas procedentes de semillas; y (iii) una cohorte de 48 bulbilos.

Las semillas fueron colectadas en julio de 1994, y se germinaron en agar al 1% en enero de 1995, manteniéndolas en un almácigo bajo condiciones de invernadero durante 5 meses. Los bulbilos fueron colectados en marzo y abril de 1995, se sembrándolos en un almácigo en mayo realizando riegos semanales para favorecer su enraizamiento y se mantuvieron bajo condiciones de invernadero durante 2 meses. En julio de 1995, tanto las plántulas como los bulbilos fueron sembrados en una parcela de 1×8 m en el laboratorio de campo de la UNAM, en Zapotitlán Salinas. Para evitar la muerte de las plántulas y los bulbilos, se protegieron de la radiación mediante una malla sombra 60% (que reduce la radiación en un 60%), y se realizaron riegos periódicos cada 5 días únicamente durante las dos estaciones secas (octubre a mayo) posteriores de 1995-96 y 1996-97.

En todos los individuos se registraron los cambios experimentados en altura, diámetro y número de hojas fotosintéticas desarrolladas, en intervalos de dos meses durante dos años (julio 1995 a julio 1997). Además, se contó el total de hojas fotosintéticas de las rosetas, consideradas como tal aquellas hojas que mostraran más del 50% del tejido fotosintético vivo (las hojas tienen su propio ciclo de vida y van secándose paulatinamente al final del mismo) al principio y al final del periodo de dos años. Con los datos de estos parámetros morfométricos se evaluó: (i) la tasa discreta de crecimiento; y (ii) se simuló la velocidad de crecimiento mediante el desarrollo de un método indirecto que incluyó dos técnicas estadísticas determinísticas de regresión (por ejes principales y no lineal) que se contrastaron con un método indirecto estocástico utilizado para estimar la edad de plantas perennes (Lieberman et al. 1985).

Para las estructuras vegetativas hipógeas (mecuates y vástagos rizomatosos), la tasa discreta de crecimiento (λ) se determinó para la estación seca y para la estación de lluvias, cuantificando durante cada estación el incremento experimentado en el parámetro. Para el caso de los bulbilos y las plántulas originadas por semillas, la tasa de crecimiento se cuantificó para los dos años de muestreo. En todos los casos, la cuantificación de la tasa de crecimiento se determinó de la siguiente manera:

$$\lambda = \frac{n_f}{n_i}$$

donde:

n_i = es el valor del parámetro morfométrico al tiempo inicial

n_f = es el valor del parámetro morfométrico después de los dos años.

Técnica de regresión lineal por ejes principales

Definamos un modelo lineal de crecimiento discreto:

$$n_{t+1} = a + b n_t, \quad (1)$$

donde:

n_t = valor del parámetro morfométrico al tiempo t ,

b = parámetro que define la influencia del tamaño al tiempo t sobre el tamaño al tiempo $(t + 1)$,

a = parámetro que representa el crecimiento al inicio, cuando el tamaño inicial es cero.

Es decir, a representa el tamaño que una plántula puede alcanzar de manera independiente del tamaño anterior, y b representa el tamaño que una plántula puede alcanzar como función del tamaño que ya había desarrollado en el periodo inmediatamente anterior. De manera que si conocemos ambos parámetros, podemos simular el crecimiento de una planta desde su establecimiento (es decir, para $n_0 = 0$), siguiendo simplemente la fórmula recursiva arriba desarrollada ($n_1 = a$; $n_2 = a + b n_1$; $n_3 = a + b n_2$; $n_4 = a + b n_3$; etc.). El problema se reduce entonces a estimar estadísticamente los valores de los parámetros a y b que satisfagan la ecuación (1). Dado que la ecuación es lineal, podemos encontrarlos por regresión lineal sencilla sobre la gráfica de tamaños iniciales contra tamaños finales para los datos medidos entre 1995 y 1997. Sin embargo, existe el problema de que tanto las medidas iniciales como las finales estuvieron sometidas a error muestral, y sería por lo tanto incorrecto asumir los supuestos clásicos de la regresión por mínimos cuadrados en el sentido de que la variable independiente está medida libre de error. Por ello, se decidió explorar el problema por medio de la técnica de regresión por ejes principales (conocido en la literatura como modelo de regresión tipo II, Sokal y Rohlf 1981). Este tipo de regresión asume que los errores muestrales se reparten de manera similar entre la variable independiente y la dependiente, un supuesto que es mucho más aceptables para el caso de nuestros datos bianuales.

Así, para cada uno de los parámetro morfométricos medidos (diámetro, altura, y número de hojas), se determinó el grado de asociación entre el valor final y el valor inicial del mismo parámetro mediante el coeficientes de correlación de Pearson. Cuando la probabilidad del coeficiente de correlación fue significativa ($P < 0.05$), los pares de datos (1995 vs 1997) del parámetro

morfométrico respectivo fueron utilizados para determinar los valores de los coeficientes a y b según el modelo de regresión lineal por ejes principales de Sokal y Rohlf (1981).

Nuestro modelo final fue sencillamente $n_{t+2} = a + b n_t$, donde n_t es el valor del parámetro morfométrico en 1995, y a y b son los parámetros de transición bianual estimados para los pares de datos 1995-1997, mismos que definen el modelo de crecimiento discreto. Tanto a como b fueron puestos a prueba para ver si diferían significativamente de cero. La función de crecimiento resultante nos predice la velocidad de crecimiento del parámetro morfométrico de *A. macroacantha* cada dos años, y puede ser visualizado gráficamente mediante una curva de crecimiento. Dado que ambos parámetros (a y b) tienen un error estándar estimado (Sokal y Rohlf 1981), es posible también calcular intervalos de confianza para el modelo resultante, sumando o restando el error estándar a los parámetros.

Técnica de regresión no lineal

Partamos de la ecuación clásica de crecimiento exponencial para tiempos discretos de observación:

$$n_{t+1} = \lambda_t n_t, \quad (2)$$

donde:

n_t = es el valor del parámetro morfométrico al tiempo t ,

λ_t = es el valor de la tasa discreta de crecimiento también al tiempo t .

Por definición:
$$\lambda_t = \frac{n_{t+1}}{n_t} \quad (3)$$

Si sustituimos la ecuación (1) en (3), resulta obvio que, para el modelo lineal sencillo de crecimiento morfométrico es:

$$\lambda_t = b + \frac{a}{n_t} \quad (4)$$

Es decir, que la relación entre λ_t (la tasa de crecimiento) y n_t (el tamaño al tiempo t) debería ser una función hiperbólica con asíntota b y pendiente a (es claro que, si el valor del parámetro a no fuera significativamente distinto de cero, entonces el modelo se simplificaría al caso de una tasa de crecimiento constante $\lambda_t = b$). Aunque el modelo presentado en la ecuación (4) es lineizable, se optó por la alternativa más sencilla de ajustar los datos directamente al

modelo a través de un procedimiento de ajuste no lineal (ver Draper y Smith 1981). Al igual que en el caso de una regresión lineal, se calculó la significancia del ajuste por medio de una prueba de F , y se usaron los errores de los parámetros estimados (a y b) para calcular intervalos de confianza sobre el modelo final.

Así, para cada uno de los parámetro morfométricos medidos (diámetro, altura, y número de hojas), calculamos la tasa discreta de crecimiento entre 1995 y 1997 ($\lambda = n_{1997} / n_{1995}$). Estas tasas se contrastaron con los respectivos valores inicial (n_{1995}) de los parámetros morfométricos medidos, para determinar el grado de asociación mediante el coeficientes de correlación de Pearson. Cuando la probabilidad del coeficiente de correlación fue significativa ($P < 0.05$), los pares de datos (1995 vs 1997) del parámetro morfométrico respectivo fueron utilizados para determinar los valores de los coeficientes a y b según el modelo de regresión no lineal como alternativa metodológica al modelo de ejes principales presentado en la sección anterior.

Al igual que en el caso de estimación por ejes principales, nuestro modelo final fue sencillamente $n_{t+2} = a + b n_t$, donde a y b son los parámetros de transición bianual estimados para las tasas de crecimiento en el periodo 1995-1997 graficadas contra los valores morfométricos iniciales (1995). El resto de la interpretación del modelo final es idéntica al caso de ejes principales, incluyendo las pruebas sobre a y b para ver si diferían significativamente de cero, y la generación de intervalos de confianza para el modelo resultante sumando o restando el error estándar a los parámetros.

Técnica estocástica

A manera de comparar las estimaciones de la edad reproductiva en *Agave* mediante el método determinístico, se utilizó una técnica estocástica la cual ha sido utilizado en árboles que no forman anillos (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1998). La descripción del modelo puede verse en Lieberman et al. 1985. En términos generales, esta técnica se basa en simular numerosas trayectorias (en el orden de cientos) del crecimiento de una planta, a partir de estimar el tiempo que tarda un individuo en pasar de una categoría de menor tamaño a otra de mayor tamaño. La edad de la planta es luego obtenida por acumulación secuencial de las clases de tamaño. La trayectoria final es el promedio de las simulaciones con sus respectivos valores máximos y mínimos.

Estimación de la edad reproductiva

Durante los periodos reproductivos de 1995 a 1997 se determinó el diámetro y la altura de los individuos reproductivos de *A. macroacantha* que se localizaron en el Jardín Botánico de Zapotitlán, totalizando una muestra de 63 individuos; en 53 de estas rosetas, se determinó la cantidad de hojas fotosintéticas en pie al momento de la floración. Cabe mencionar que las hojas centrales de la roseta son las más jóvenes, mientras que las más externas y basales son las de mayor edad y las que primero se van secándose.

Con los datos anteriores, se calculó la magnitud promedio del parámetro morfométrico (en términos de diámetro, altura y número de hojas desarrolladas) de una planta reproductiva. Estos valores medios con sus respectivos errores estándar, fueron proyectados sobre las funciones de crecimiento correspondientes (tamaño vs edad) obtenidas mediante las tres técnicas utilizadas para simular el crecimiento. Por lo tanto, por interpolación de los valores promedio en estas funciones de crecimiento se pudo estimar la edad a la que se inicia la floración en *A. macroacantha*.

RESULTADOS

Velocidad de crecimiento

Propágulos hipógeos

En general, las rosetas experimentaron incrementos en diámetro y cantidad de hojas fotosintéticas. La altura no mostró un incremento detectable (en ocasiones con decrecimientos), debido a los problemas que se presentan en su medición como una consecuencia de su morfología y su patrón de crecimiento clonal.

Los individuos mostraron un crecimiento continuo en términos de diámetro y producción de hojas, tanto durante la estación seca como en la de lluvias (Fig. 4.1). El crecimiento relativo fue inversamente proporcional al tamaño de la roseta, es decir, los individuos tienden a crecer relativamente más durante los primeros estadios juveniles, mostrando posteriormente una reducción en su tasa de crecimiento (Figs. 4.1 y 4.2). La tasa discreta de crecimiento del diámetro fue muy parecida entre las dos estaciones para las diferentes categorías de tamaño (Fig. 4.1a). Por el contrario, son más acentuadas estas diferencias cuando se analiza en términos de la cantidad de hojas desarrolladas, sobre todo para las plantas más jóvenes (Fig. 4.1b). Es decir, aunque las plantas disminuyen la producción de nuevas hojas durante la estación seca, el desarrollo de la roseta en tamaño continúa a través del proceso de elongación y crecimiento de las hojas ya formadas.

Se encontraron probabilidades significativas en los coeficientes de regresión entre: (a) el diámetro inicial y el diámetro final ($r=0.96$, $P<0.00001$; Fig. 4.2a), y (b) el diámetro inicial y la tasa discreta de crecimiento del diámetro ($r=0.91$, $P<0.00001$; Fig. 4.2b). De igual forma, se encontró un buen grado de asociación entre: (a) las hojas iniciales y las hojas finales ($r=0.97$, $P<0.00001$; Fig. 4.3a) y (b) las hojas iniciales y la tasa discreta de crecimiento de las hojas ($r=0.85$, $P<0.00001$; Fig. 4.3b). En contraste, la altura no mostró un buen grado de asociación, al parecer por los problemas de medición arriba señalados. Por lo tanto, el diámetro y el número de hojas fueron los parámetros morfométricos utilizados para modelar la velocidad de crecimiento de los vástagos hipógeos mediante regresión por ejes principales (Figs. 4.4a y 4.5a), y por regresión no lineal (Figs. 4.4b y 4.5b). Para el mismo parámetro morfométrico, el modelo por ejes principales dio una curva de crecimiento con un intervalo de edades mayores que el modelo no lineal, pero incluyendo parte de los valores obtenidos del segundo modelo, por lo que las estimaciones en ambos modelos fueron muy semejantes. Las curvas obtenidas mediante la técnica estocástica muestran intervalos de edades muy amplios lo que permite la inclusión

de las otras dos funciones de crecimiento (Figs. 4.4c y 4.5c). Esto determina que esta técnica tienda a perder precisión.

Plántulas

Después de 24 meses de seguimiento de los individuos, sobrevivieron sólo 55 plántulas de un total de 125 (44% de sobrevivencia), a pesar de haberse mantenido bajo condiciones ligeramente artificiales con riegos semanales y abatimiento de la radiación. Las plántulas sobrevivientes mostraron las siguientes variaciones promedio en sus parámetros morfométricos: (a) La altura media se incrementó de 1.87 cm a 2.45 cm, y la mayoría de las plántulas (52.7%) experimentaron tasas discretas de crecimiento positivas (Fig. 4.6a); (b) El diámetro medio aumentó de 1.5 cm a 3.5 cm, y también en este caso la mayoría de las plántulas (67.3%) experimentaron tasas de crecimiento positivas (Fig. 4.6b); (c) El número medio de hojas fotosintéticas aumentó de 1.9 a 2.1 hojas/planta. Sin embargo, sólo el 31% de las plántulas incrementó su "población" de hojas, mientras que casi la mitad de las mismas (49%) no experimentó cambios, y un 20 % disminuyó su número de hojas (Fig. 4.6c).

Para el caso de las hojas, no se encontró una relación significativa ($P > 0.05$) en los coeficientes de correlación de Pearson, lo que indica que este parámetro no es un buen estimador para aplicar las técnicas determinísticas de regresión. En cambio, únicamente se encontró una asociación significativa entre las tasas de crecimiento (λ) y el diámetro inicial ($r = 0.55$; $P = 0.00002$), por lo que se aplicó la técnica de regresión no lineal para simular el crecimiento de las plántulas (Fig. 4.7). El modelo predice que para triplicar el diámetro de 2 a 6 cm, las plántulas requieren cerca de 7 años, lo que evidencia el lento crecimiento de este tipo de diásporas. Es interesante observar los amplios intervalos de confianza que se encontraron para este modelo, lo que hace que las predicciones sean poco exactas. Tomando en cuenta los intervalos, una plántula –si sobrevive– tardaría entre 5 y 20 años para alcanzar un tamaño de 6 cm.

Bulbilos

Al final del periodo de seguimiento de los individuos (24 meses después de sembrarse), la sobrevivencia de los bulbilos fue del 75% (36 de 48 bulbilos inicialmente plantados). Los bulbilos sobrevivientes mostraron las siguientes variaciones promedio en sus parámetros morfométricos: (a) La altura media disminuyó de 5.53 cm a 4.08 cm. La mayoría de los bulbilos (61%) no experimentaron

incrementos en sus tasas discretas de crecimiento, mientras que el 28% de los bulbilos no experimentó cambios apreciables en su altura (Fig. 4.8a). (b) El diámetro medio aumentó de 5.13 cm a 9.31 cm. En contraste con la altura, la mayoría de los bulbilos (86%) experimentaron tasas de crecimiento positivos (Fig. 4.8b). (c) El número medio de hojas fotosintéticas aumentó ligeramente, de 3.94 a 4.17 hojas/planta. La mayoría de los bulbilos (38.8%) experimentaron tasas de crecimiento positivos, aunque 30.6% decrecieron y otro tanto no sufrieron cambios en la cantidad de hojas (Fig. 4.8c).

El hecho de que la altura promedio disminuya y que el diámetro aumente, *sugiere que hay un cambio significativo en la forma de la roseta después de ser depositada en el suelo*. En efecto, las rosetas de los bulbilos se abren después de ser plantadas, generando los cambios morfométricos observados. De esta manera, no podemos asumir que la disminución de la altura se deba a un decrecimiento de los tejidos de la roseta, ni podemos tampoco asumir que el incremento diamétrico observado se deba a un crecimiento verdadero de la roseta. Ambos cambios son producto de una variación en la forma de la roseta, más que de un proceso de crecimiento verdadero. Por esta razón decidimos no utilizar la altura ni el diámetro para modelar el crecimiento de los bulbilos.

Al evaluar la significancia en los coeficientes de correlación de Pearson, se encontró una correlación significativa entre el número inicial y final de las hojas ($r=0.78$; $P<0.00001$), lo que significa que el modelo de ejes principales es aplicable para las hojas (Fig. 4.9). El modelo predice un crecimiento lento con respecto al número de hojas de los bulbilos, similar al crecimiento casi nulo en la población de hojas observado para el caso de las plántulas. Nuevamente, es interesante observar los *amplios intervalos de confianza que se encontraron para este modelo, lo que hace que las predicciones sean muy poco exactas, tal como ocurrió con el caso de las plántulas*. Tomando en cuenta estos intervalos, el modelo predice que un bulbito –si se dispersa al suelo y sobrevive– tardaría entre ocho años y varias décadas para duplicar su número de hojas funcionales. Estos resultados son congruentes con nuestras observaciones realizadas en el campo y presentadas en el Capítulo 2 (Cuadro 2.1). De 33 bulbilos que llegaron naturalmente al suelo en 1992, a la fecha (julio de 1998) sobrevivían sólo cuatro que azarosamente cayeron y quedaron protegidos bajo arbustos nodrizas. Después de seis años de haberse desprendido, estos bulbilos se han reclutado a la población logrando duplicar su número inicial de hojas durante este tiempo.

Estimación de la edad reproductiva

En promedio, un individuo reproductivo de *A. macroacantha* contiene 83.3 (± 4 , $n=53$) hojas fotosintéticas, antes de iniciar la translocación masiva de recursos para la reproducción, y alcanza un diámetro de 43.35 (± 1.32 , $n=63$) cm. Los valores máximos y mínimos fueron de 173 y 34 hojas, y de 71 y 25.5 cm de diámetro, respectivamente. Los valores promedio y sus errores estándar fueron proyectados sobre las funciones de crecimiento del diámetro y de la cantidad de hojas para las tres técnicas, que al proyectarse sobre las abscisas se determinó la edad de la floración de una roseta para cada parámetro morfométrico (Figs. 4.4 y 4.5).

Considerando el diámetro, la técnica de regresión no lineal ejes principales predice que las rosetas alcanzan la fase reproductiva entre los 26 y los 41 años, siendo la media de 32 años (Fig. 4.4a). Mientras que por la técnica de regresión no lineal, los individuos se reproducen entre los 33 y 39 años, siendo la media de 36 años (Fig. 4.4b). Al considerar la cantidad de hojas desarrolladas entre las rosetas reproductivas, se encontró que la técnica de regresión no lineal por ejes principales predice una edad media de 22 años entre los individuos reproductivos, con una variación de 19.5 a 26 años (Fig. 4.5a). Resultados similares se encontraron con la técnica de regresión no lineal: los individuos se reproducen en promedio a los 21 años, mostrando una oscilación desde los 18 a los 24 años (Fig. 4.5b).

En lo que se refiere a las hojas, la técnica estocástica dio estimaciones muy similares al comparar los resultados con las técnicas de regresión. Mediante la técnica estocástica se estima que una roseta se reproduce en promedio a los 24 años con un intervalo de 13.5 a 36 años, mientras que por las técnicas de regresión, la edad promedio de reproducción es a los 21-22 años con una oscilación que va de los 18-26 años. En contraste, para el caso del diámetro, los valores promedio son muy diferentes. A partir del diámetro, el modelo estocástico predice que la edad promedio de las rosetas reproductivas es de 25 años con una variación que desde los 12 a los 50 años; mientras que los modelos de regresión predicen una edad promedio de 32 a 36 años con una oscilación que va de 26 a 41 años (Cuadro 4.1).

DISCUSIÓN

Velocidad de crecimiento de diásporas

Bajo condiciones naturales, las rosetas de *A. macroacantha* de origen hipógeo (mecuates y vástagos rizomatosos) mantuvieron su crecimiento aún en la estación seca haciendo uso del agua que almacenaron en sus tejidos suculentos durante la estación de lluvias. Esto ha sido igualmente observado en *A. deserti* y *A. tequilana* (Nobel 1984, Nobel y Valenzuela 1987), y es debido a su eficiente sistema radicular que permite responder rápidamente a lluvias ligeras y a su capacidad de almacenar agua en las hojas para utilizarla durante la estación seca (Nobel 1976, Ramírez de Arellano 1996). Los agaves han evolucionado principalmente en ambientes áridos y las distintas especies de los desiertos pueden sobrevivir con 125 mm o menos de precipitación anual, resistiendo en ocasiones años sin lluvias (Gentry 1972; para el sitio de estudio, la precipitación total anual es de 450 mm, García 1987).

Algunos autores (Nobel 1984, Nobel y Valenzuela, 1987) han demostrado que el crecimiento de *A. deserti* y *A. tequilana* depende del agua, la temperatura y la radiación. En *A. macroacantha* estos factores ambientales seguramente también afectan el crecimiento. El abatimiento del crecimiento observado durante la estación seca (octubre a mayo) debe ser consecuencia de la escasez de agua, y en menor grado, de la reducción tanto de la temperatura como de las horas de luz que se dan durante los meses de invierno (ver Fig. 2.7).

Los bulbilos experimentaron una mayor tasa discreta de crecimiento anual en su diámetro que las plántulas (0.47 cm vs. 0.39 cm). Este resultado es congruente con el tiempo estimado en los modelos de regresión, encontrando que los bulbilos requieren de 21 meses y las plántulas de 43 meses (3.6 años) para incrementar el diámetro de 5 a 8 cm. Mientras que las estructuras hipógeas (mecuates) requiere de 36 meses para incrementar su diámetro en esa misma magnitud. Los resultados demuestran que los bulbilos experimentaron las tasas de crecimiento más altas, mientras que las plántulas originadas por semillas mostraron los valores más bajos, a pesar de haberse mantenido bajo condiciones seminaturales (riego periódico y sombra artificial). Estos resultados son consistentes con los conocimientos empíricos encontrados entre los campesinos y productores que cultivan magüeyes, quienes prefieren utilizar los hijuelos para propagar las plantaciones, ya que las plántulas de semillas presentan crecimientos muy lentos y requieren muchos cuidados (Macedo 1950, Ruvalcaba 1983, Berlanga et al. 1992, Valenzuela 1994). En otros estudios se encontró que las plántulas de *A. tequilana* requirieron de tres años para convertirse en plántulas de tamaño comercial, mientras que los hijuelos a

los dos años de edad alcanzaron la talla adecuada (de 40-85 cm de altura y 6-14 cm de diámetro; Valenzuela 1994). Sólo en una especie silvestre se ha cuantificado la velocidad de crecimiento entre diferentes diásporas: los mecuates de *A. deserti* requirieron seis meses de humedad para alcanzar 2 g de peso seco, mientras que las plántulas de tamaño similar emplearon 22 meses para lograr ese peso (Raphael y Nobel 1986). Por el contrario, en algunas especies domésticas (*A. angustifolia*, observación personal; *A. fourcroydes* y *A. sisalana*, Benítez 1965, Gentry 1982) las plantaciones son cultivadas usando los bulbilos como propágulos en lugar de las semillas, dada su alta productividad, mayor velocidad de crecimiento y los pocos cuidados que requieren. En el jardín botánico de Huntington, California, las plantas de *A. vilmoriniana* originadas a partir de bulbilos alcanzaron la fase reproductiva a los 7-8 años, mientras que las plantas juveniles (muy probablemente originadas por semillas) que fueron colectadas en el campo, florecieron hasta después de 15 años (Gentry 1972). Estos datos demuestran que los bulbilos presentan un crecimiento intermedio entre las plántulas de origen sexual y los vástagos hipógeos (mecuates y propágulos rizomatosos).

Para estimar el tiempo que tardan en reproducirse los bulbilos y las plántulas originadas por semillas, se asumió que una vez que los propágulos alcanzan la talla de 8 cm de diámetro o altura, las tasas de crecimiento posteriores serán semejantes a las de los propágulos hipógeos de esa categoría de tamaño. Bajo este supuesto se tiene que un individuo procedente de una semilla se reproducirá hasta los 38 años, mientras que si procede de bulbito, la edad reproductiva se alcanzará hasta los 29 años. Ambas estimaciones están basadas en las tasas de crecimiento bajo condiciones semiartificiales con riego y abatimiento de la radiación, por lo que esta edad debe de ser aún mayor en la naturaleza. Con base en estos datos, se encuentra que los individuos de origen sexual de *A. macroacantha* requieren de una mayor edad para reproducirse (≥ 38 años) que otros magueyes xerófilos originados igualmente por semillas (*A. goldmaniana*, *A. marmorata*, *A. vilmoriniana* y *A. zebra*), los cuales se reproducen a los 25-31 años (Cuadro 4.2). La edad reproductiva de *A. macroacantha* es muy parecida a la del maguey paniculado *A. deserti*, que crece en el desierto sonorense (Cuadro 4.2).

Para el caso de los bulbilos, los individuos de *A. macroacantha* originados por estos medios alcanzan la fase reproductiva (≥ 29 años) a una mayor edad que *A. fourcroydes* (en promedio 23.5 años, generalmente es cultivado; Cuadro 4.2) y *A. vilmoriniana* (que bajo cultivo se reprodujo a 7-8 años; Gentry 1972), posiblemente como resultado de las condiciones ecológicas donde se desarrollan, además de las bases genéticas inherentes a cada especie.

En resumen, las plántulas derivadas de semillas exhiben las tasas de crecimiento más bajas, seguidas por la de los bulbilos, mientras que los propágulos hipógeos muestran la tasa de crecimiento más altas. Por lo tanto, los últimos tenderán a reproducirse en un tiempo menor que los primeros, pero su producción numérica es menor que las de semillas o los bulbilos, incluso entre las especies productoras de bulbilos como *A. angustifolia*, *A. fourcroides*, *A. sisalana*, *A. tequilana*, *A. vilmoriniana* (Benitez 1965, Gentry 1982, Valenzuela 1994). En general la producción de semillas es mucho mayor que la producción tanto de vástagos vegetativos como de bulbilos (Gentry 1972, 1982, Nobel 1977), pero su establecimiento es un proceso muy raro en zonas áridas (Gentry 1972, Jordan y Nobel 1979, ver Cap. 2). En *A. americana* se producen en promedio cinco propágulos hipógeos por individuo, en *A. angustifolia* se producen de 8 a 15 vástagos (Granados 1993), mientras que en *A. deserti* la producción anual depende de los factores ambientales (Nobel 1994). En *A. macroacantha* se producen en promedio 3 propágulos hipógeos por roseta (Cap. 2). Sin embargo, al revisar el tallo hipógeo de 12 rosetas reproductivas se encontraron diversas marcas de rizomas que potencialmente originaron un vástago. Por lo tanto, en promedio una roseta reproductiva originó $10 (\pm 1.6, n=12)$ vástagos hipógeos antes de llegar a la fase reproductiva. El crecimiento de los vástagos hipógeos se da a expensas de la translocación de los carbohidratos no estructurales de la roseta parental, a través de la integración fisiológica entre la roseta parental y el ramet, incluso en condiciones de estrés hídrico (Tissue y Nobel 1988, Nobel 1994).

Edad reproductiva en *Agave*

Debido a que los magueyes no forman anillos de crecimiento como algunas plantas leñosas, la estimación de la edad se basó en técnicas matemáticas que relacionan el tiempo con el crecimiento en los parámetros morfométricos altura, diámetro y cantidad de hojas desarrolladas entre diferentes estructuras de propagación (semillas, bulbilos y vástagos hipógeos).

En *A. macroacantha* la altura resultó ser el parámetro morfométrico menos adecuado para utilizarse como estimador del crecimiento. El diámetro mostró un buen grado de asociación entre sus valores observados durante el tiempo de muestreo, por lo que fue utilizado para estimar la velocidad de crecimiento del agave. Por el contrario, la producción de hojas fotosintéticas fue la variable morfométrica que cambia con mayor rapidez en el tiempo, como ha sido igualmente observado en *A. tequilana* (Valenzuela 1994), y reduce parcialmente el error de muestreo que se da al medir la altura y

el diámetro como consecuencia de su morfología y patrón de agregamiento. No obstante, su estimación implica un mayor esfuerzo que las anteriores. Debido a lo anterior, la estimación de la edad reproductiva en *A. macroacantha* se basó en la velocidad de crecimiento del diámetro y la cantidad de hojas mediante dos técnicas determinísticas y se compararon con una técnica estocástica.

Las dos técnicas de regresión utilizados dieron curvas de crecimiento muy parecidas cuando comparan para el mismo parámetro morfométrico (Tabla 4.1, Figs. 4.4 y 4.5). La técnica de regresión no lineal que relaciona la tasa discreta de crecimiento durante dos años con el tamaño inicial, dio por resultado intervalos de confianza menores que mediante la técnica de regresión no lineal por ejes principales (la que correlaciona los valores iniciales y finales del parámetro en cuestión), por lo que considero un valor más preciso. Cuando se compara la estimación de la edad reproductiva de *A. macroacantha* entre los dos parámetros morfométricos para un mismo modelo, se encuentran diferencias muy marcadas: en el modelo de ejes principales, el diámetro produce una edad de 10 años más que al utilizar las hojas; mientras que en el modelo no lineal, el diámetro produce una edad de 15 años más que mediante las hojas. Estas diferencias, al parecer son el resultado de la gran variabilidad que experimentan las rosetas en sus parámetros morfométricos, sobre todo en el diámetro, como una respuesta de las condiciones mesoclimáticas y microclimáticas a las que están sometidas, así como al error de muestreo asociado a su medición.

Por el contrario, en el modelo estocástico los dos parámetros morfométricos esencialmente producen la misma edad media estimada (Cuadro 4.1). Sin embargo, sus valores máximos y mínimos son muy grandes por lo que se pierde precisión. Por lo tanto, las estimaciones de la edad en los individuos reproductivos son mayores a partir del diámetro que usando las hojas fotosintéticas de los individuos. En la técnica estocástico el intervalo grande alrededor de la media parece ser consecuencia de la variación en la tasa de crecimiento entre los individuos (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1998).

En resumen, las técnicas de regresión y la técnica estocástica utilizadas con las hojas, producen estimaciones muy similares en el valor medio (21- 24 años), y siendo conservadores (eliminando los valores máximos y mínimos de la técnica estocástica), con un intervalo de 18-26 años. Por lo tanto, un individuo originado a partir de un rizoma o de un mecuete de *A. macroacantha* se reproducirá en promedio desde los 21 a los 24 años, con una variación que va de 18 a 26 años de acuerdo a las condiciones ambientales y a la disponibilidad de recursos. Esta edad promedio de reproducción en *A. macroacantha* es muy semejante a la observada para otros magueyes xerófilos originados por los

mismos mecanismos de propagación, ya sean paniculados (como *A. karwinskii* y *A. murpheyi*) o espigados (como *A. lechuguilla* y *A. schottii*; Cuadro 4.2). Por el contrario, *A. deserti*, que se propaga igualmente por medios vegetativos hipógeos, muestra la mayor edad para reproducirse (40 años; Raphael y Nobel 1986) entre las diferentes especies de agave que se han estudiado. En algunas especies domesticadas y silvestres, la floración puede retrasarse varios años si se lesionan los meristemas de crecimiento que darán origen a la inflorescencia (Gentry 1982, Berlanga et al. 1992, Nobel 1994). En *A. macroacantha*, este retraso no excede de dos años, mientras que en *A. lechuguilla*, la floración se retrasa 5-6 años cuando el cogollo es eliminado (Berlanga et al. 1992).

Cuadro 4.1. Estimación de la edad de la floración en *Agave macroacantha* evaluada por interpolación en las simulaciones de las funciones de crecimiento obtenidas por dos técnicas determinísticas y una técnica estocástica (Fig. 4.4 y 4.5), a partir de los valores medios y errores estándar en el diámetro y cantidad de hojas en pie de una muestra de 63 rosetas reproductivas localizadas en Zapotitlán, Pue.

La edad estimada de los individuos reproductivos corresponde al valor promedio, mientras que entre paréntesis se muestra la variación de la edad entre los individuos reproductivos.

Parámetro	Modelo	Técnica	Edad estimada (años)
Diámetro	Determinístico	Regresión por ejes principales	32 (26 - 41)
	Determinístico	Regresión no lineal	36 (33 - 39)
	Estocástico	Simulación de transición	25 (12 - 50)
Hojas	Determinístico	Regresión por ejes principales	22 (19.5 - 26)
	Determinístico	Regresión no lineal	21 (18 - 24)
	Estocástico	Simulación de transición	24 (13.5 - 36)

Cuadro 4.2. Estimación de la edad de la floración entre diferentes especies de agaves cultivados y silvestres. Las especies con un asterisco representan magueyes silvestres de desiertos, y con dos asteriscos, las especies endémicas al Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Los signos de interrogación corresponden al tipo de propágulo más probable, intuido de Gentry (1982) ya que en la cita original no se indicó.

<i>A. americana</i>	Cultivado	Hipógeo ?	18-20 años	Granados 1993
<i>A. angustifolia</i>	Cultivado	Hipógeo	7 - 8 años	Granados 1993
<i>A. atrovirens</i>	Cultivado	Hipógeo ?	8 - 12 años	Macedo 1950
<i>A. deserti</i> *	Silvestre	Hipógeo	40 años	Raphael y Nobel 1986
<i>A. fourcroydes</i>	Cultivado	Bulbilos ?	22 - 25 años	Benítez 1965
<i>A. goldmaniana</i>	Silvestre	Semilla ?	31 años	Moran 1964
<i>A. karwinskii</i> **	Silvestre	Hipógeo ?	26 años	Barker (Com. Personal)
<i>A. lechuguilla</i> *	Silvestre	Hipógeo	15 años	Berlanga et al 1992
<i>A. lechuguilla</i> *	Silvestre	Hipógeo ?	24 años	Barker (Com. Personal)
<i>A. macroacantha</i> **	Silvestre	Hipógeo	28 años (±7)	Este trabajo
<i>A. macroacantha</i> **	Silvestre	Semillas	38 años	Este trabajo
<i>A. macroacantha</i> **	Silvestre	Bulbilos	29 años	Este trabajo
<i>A. marmorata</i> **	Silvestre	Semillas ?	26 años ?	Rivera 1995
<i>A. murpheyi</i> *	Silvestre	Hipógeo ?	31 años	Barker (Com. personal)
<i>A. salmiana</i>	Cultivado	Hipógeo ?	8 años	Granados 1993
<i>A. schottii</i> *	Silvestre	Hipógeo ?	36 años	Barker (Com. personal)
<i>A. tequilana</i>	Silvestre	Hipógeo	6-12 años	Valenzuela 1994
<i>A. vilmoriniana</i> *	Silvestre	Semillas ?	30 años	Barker (Com. personal)
<i>A. zebra</i> *	Silvestre	Semillas ?	25 años	Barker (Com. personal)

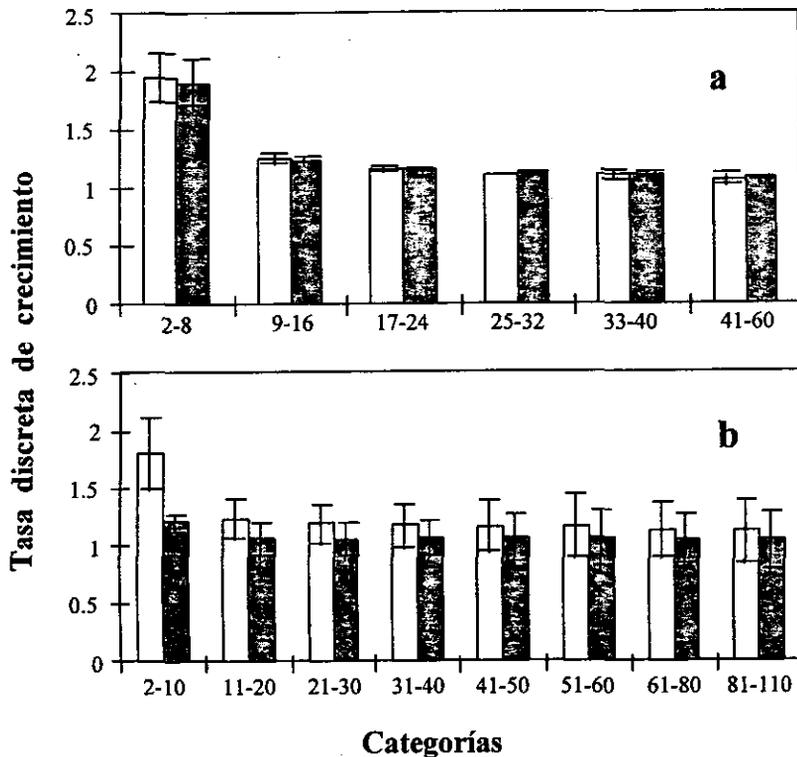


Figura 4.1. Tasas discretas de crecimiento (λ ; (cm \times cm)/año) de una muestra de rosetas de origen vegetativo hipógeo de *Agave macroacantha* en función: (a) al diámetro en cm, y (b) la cantidad de hojas desarrolladas, durante dos años de muestreo bajo condiciones naturales en el Jardín Botánico "Helia Bravo" de Zapotitlán Salinas, Puebla. Las barras oscuras corresponden a las tasas medidas durante la estación seca, mientras que las barras blancas a la estación lluviosa. Las líneas verticales representan los desvíos estándar.

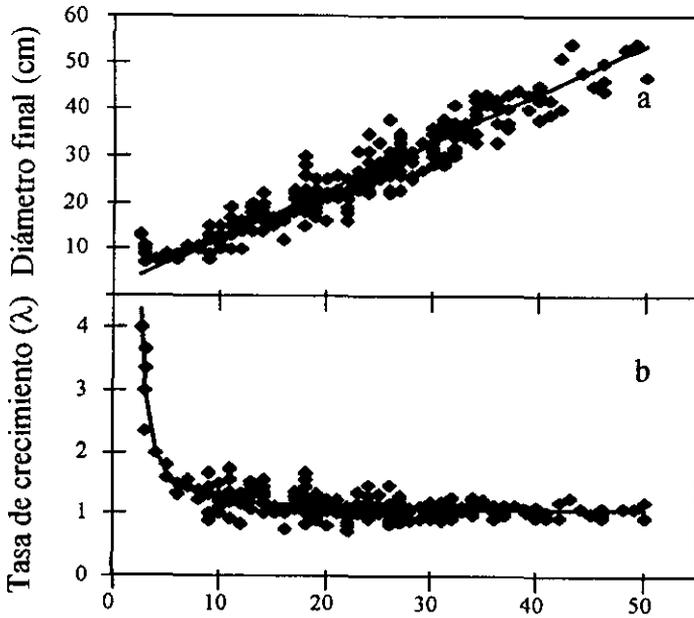


Figura 4.2. Relación entre: (a) el diámetro inicial y el final; y (b) el diámetro inicial y la tasa discreta de crecimiento del diámetro (λ ; $\text{cm} \times \text{cm}$)/año para la muestra de rosetas de origen vegetativo hipógeo de *A. macroacantha* ubicadas en el Jardín Botánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. En ambos casos se encontraron regresiones altamente significativas ($P < 0.001$).

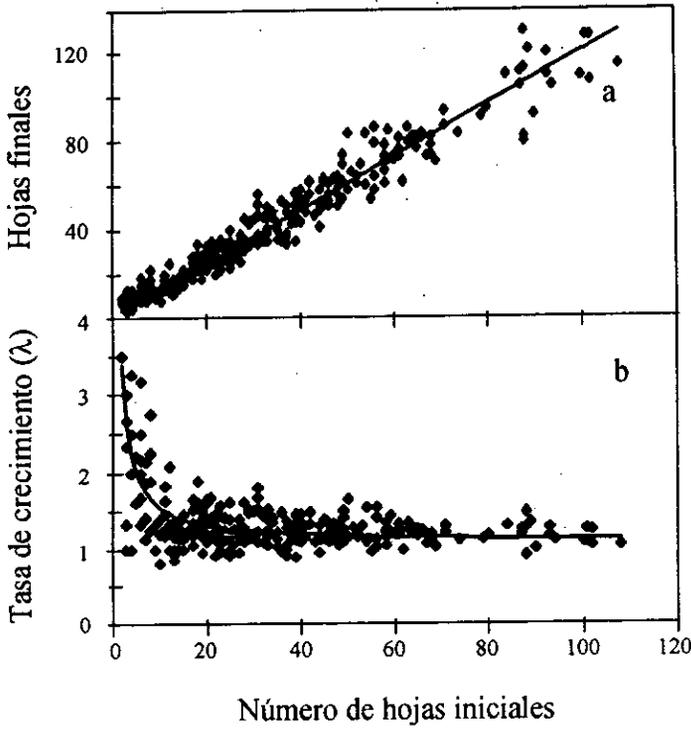


Figura 4.3. Relación entre: (a) la cantidad de hojas fotosintéticas iniciales y finales, y (b) el número de hojas inicial y la tasa discreta de crecimiento de las hojas (λ ; (cantidad hojas \times cantidad hojas)/año) para la muestra de rosetas de origen vegetativo hipógeo de *A. macroacantha*. En ambos casos se encontraron regresiones altamente significativas ($P < 0.001$).

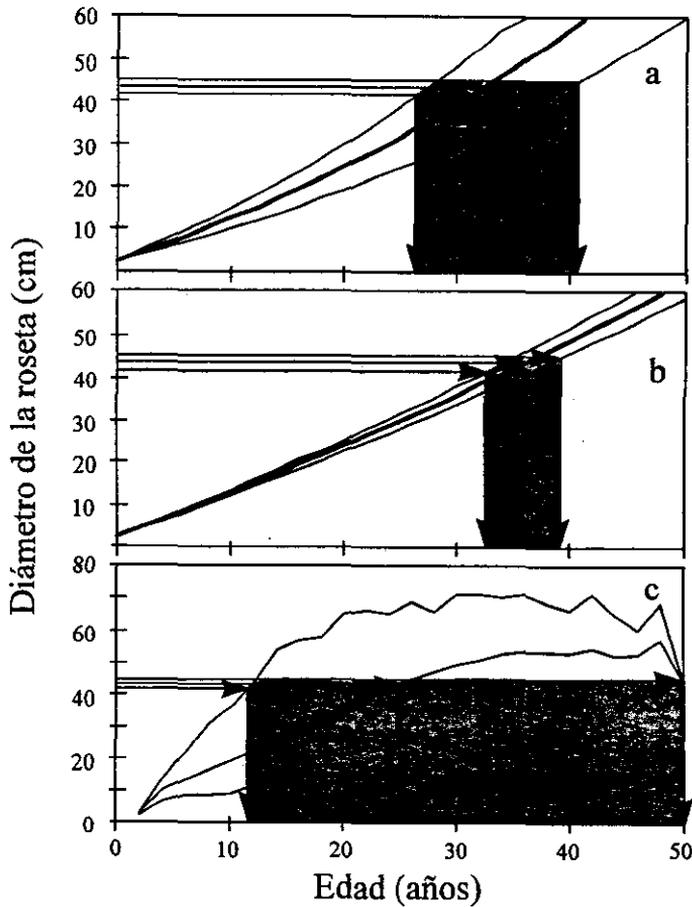


Figura 4.4. Función de crecimiento estimadas a partir del diámetro de la muestra de rosetas de origen vegetativo hipógeo, mediante: (a) una técnica de regresión no lineal por ejes principales, (b) por una técnica de regresión no lineal, y (c) mediante una técnica estocástica. Las curvas en línea delgada corresponden al intervalo de confianza. Las flechas horizontales representan los valores de diámetro encontrados entre los individuos reproductivos que, proyectados hacia las abscisas, definen la estimación de la edad reproductiva (área oscura). La flecha central corresponde al valor promedio, y las otras dos al valor mínimo y máximo estimado.

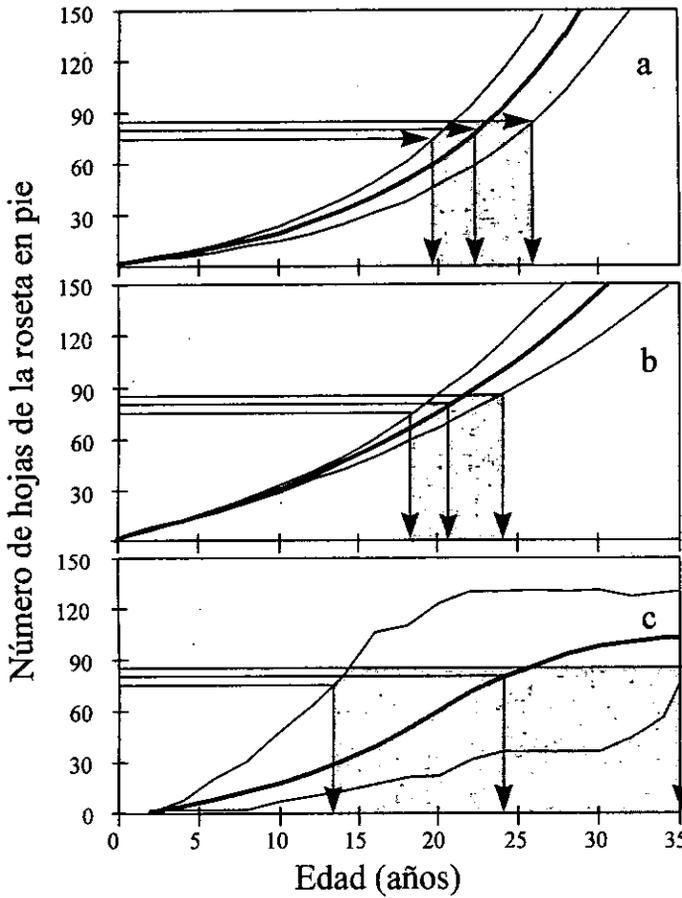


Figura 4.5. Función de crecimiento estimadas a partir de la cantidad de hojas desarrolladas entre las rosetas de origen vegetativo hipógeo, mediante: (a) una técnica de regresión no lineal por ejes principales, (b) por una técnica de regresión no lineal, y (c) mediante una técnica estocástica. Las curvas en línea delgada corresponden al intervalo de confianza. Las flechas horizontales representan la cantidad de hojas fotosintéticas encontradas entre los individuos reproductivos que, proyectados hacia las abscisas, definen la estimación de la edad reproductiva (área oscura). La flecha central corresponde al valor promedio, y las otras dos al valor mínimo y máximo estimado.

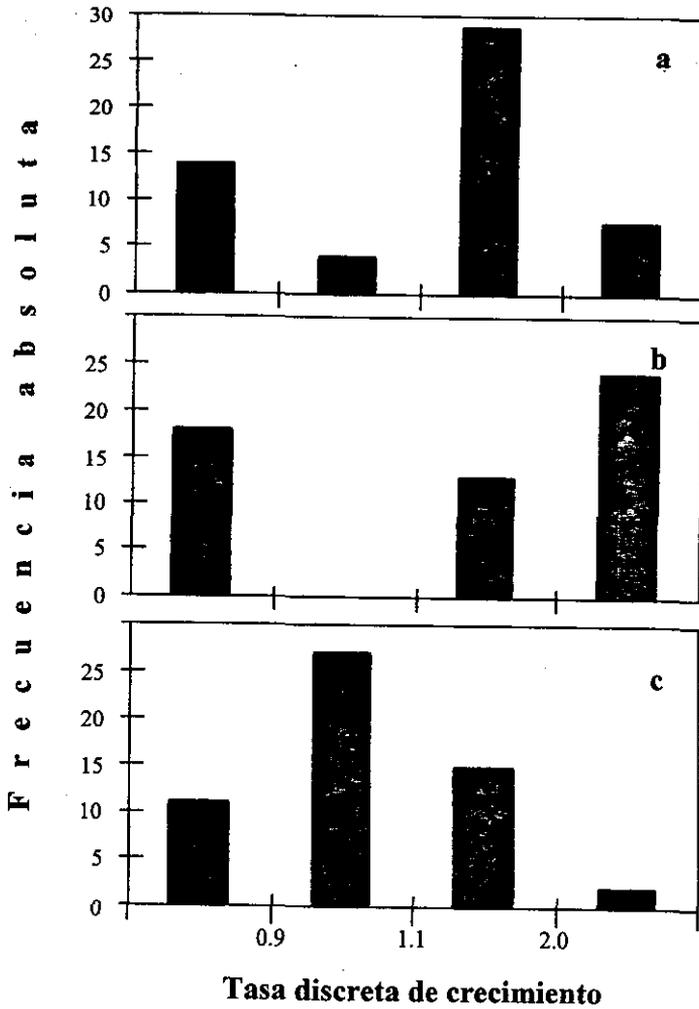


Figura 4.6. Distribución de frecuencia absoluta de las tasas discretas de crecimiento (λ) observadas en plántulas de origen sexual para: (a) la altura, (b) el diámetro, y (c) la cantidad de hojas desarrolladas durante dos años de muestreo en Zapotitlán Salinas, Puebla. Arbitrariamente, se dividieron las plántulas en individuos de crecimiento negativo ($\lambda < 0.9$); neutro ($0.9 < \lambda < 1.1$); positivo ($1.1 < \lambda < 2.0$); y crecimiento acelerado ($\lambda > 2.0$).

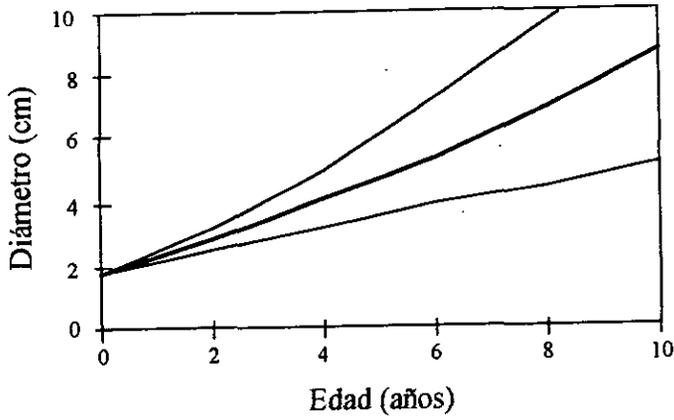


Figura 4.7. Función de crecimiento obtenida a partir del diámetro de las plántulas procedentes de semillas, mediante una técnica de regresión no lineal. Las curvas en línea delgada corresponden al intervalo de confianza, mientras que la curva central representa el valor medio.

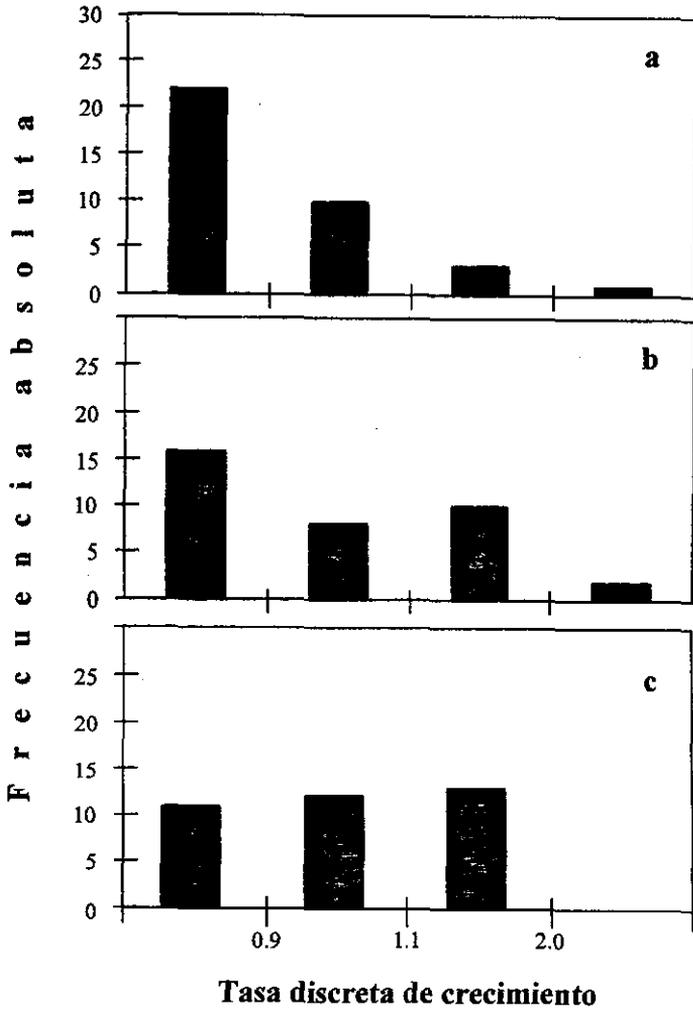


Figura 4.8. Distribución de frecuencia absoluta de las tasas discretas de crecimiento (λ) observadas en bulbilos para: (a) la altura, (b) el diámetro, y (c) la cantidad de hojas desarrolladas durante dos años de muestreo en Zapotitlán Salinas, Puebla. Arbitrariamente, se dividieron los bulbilos en individuos de crecimiento negativo ($\lambda < 0.9$); neutro ($0.9 < \lambda < 1.1$); positivo ($1.1 < \lambda < 2.0$); y crecimiento acelerado ($\lambda > 2.0$).

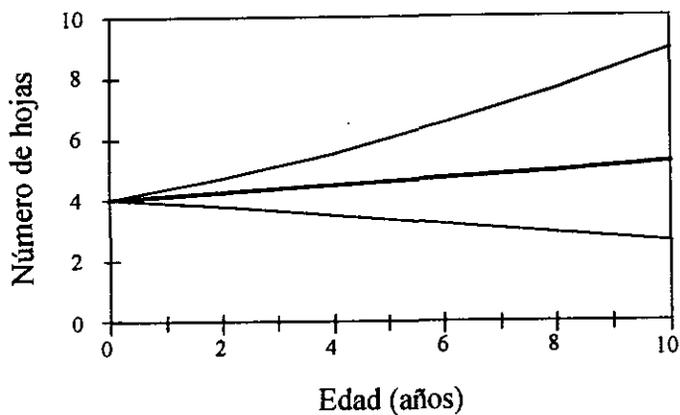


Figura 4.9. Función de crecimiento obtenida a partir de la cantidad de hojas fotosintéticas de los bulbos, mediante regresión por ejes principales. La curva central representa el valor medio, mientras que las curvas en línea delgada corresponden al intervalo de confianza.

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Diversidad de propágulos en Agave

En este estudio se encontró que *A. macroacantha* presenta dos modalidades de propagación: reproducción sexual y multiplicación vegetativa (también conocida como crecimiento clonal); la primera por medio de semillas, y la segunda mediante propágulos hipógeos (hijuelos y vástagos rizomatosos) y aéreos (bulbilos). Por su mayor sobrevivencia, la propagación hipógea parece ser la dominante para esta especie de maguey.

A partir de las descripciones y notas realizadas por Gentry (1972, 1982), he analizado las posibles estrategias de propagación del género *Agave* (Cuadros 5.1 y 5.2), considerando la ausencia de reproducción sexual en aquellas especies en las que no se observaron plántulas en el campo y que, además, mostraron un comportamiento clonal. Entre los magueyes del subgénero *Littaea* (considerando 53 especies; Cuadro 5.1), 12 especies (22.64% del total) aparentemente no muestran reproducción sexual exitosa, pero exhiben el desarrollo de propágulos vegetativos, la mayoría de tipo hipógeo. Sólo en 10 especies (18.86%) se tiene la seguridad de que existe reproducción sexual exitosa, y además, en la mitad de ellas se desarrollan vástagos hipógeos. Por el contrario, en las 31 especies restante (58.49%) potencialmente puede propagarse por medio de semillas (aunque Gentry ha observado flores y/o frutos, pero no ha observado plántulas), pero poca más de dos tercios de estas especies (39.62% del total) pueden clonar, principalmente por medio de estructuras hipógeas.

Para el caso del subgénero *Agave* (considerando 82 especies; Cuadro 5.2), 19 especies (23.17%) no parecen producir semillas pero se propagan por medios de vástagos vegetativos hipógeos. En 48 especies (58.53%) se forman frutos pero no han sido observadas plántulas exitosamente establecidas, además, 17 de estas especies no clonan, mientras que el resto (31 especies) muestra algún tipo de vástagos vegetativos, principalmente de tipo hipógeo. Por el contrario, en 15 especies (18.29%) la propagación es por medio de semillas, aunque en siete de ellas también pueden propagarse por medios vegetativos.

Las tendencias en las estrategias de propagación son muy similares para ambos subgéneros (Cuadro 5.3), encontrando que la mayoría de las especies de maguey tienen el potencial para reproducirse sexualmente (77.35% y 76.82% del total para *Littaea* y *Agave*, respectivamente), además de presentar la multiplicación vegetativa (71.07% y 69.51% del total para *Littaea* y *Agave*, respectivamente) como otra estrategia de propagación que se complementa con la vía

sexual. La propagación vegetativa de tipo hipógeo es la predominante para ambos subgéneros (66.04% y 64.63% para *Littaea* y *Agave*, respectivamente), y en ocasiones se da por medio de bulbilos, presentándose con mayor frecuencia en el subgénero *Agave* (18.29%) que en *Littaea* (9.43%), sobre todo en aquellas especies que parecen mostrar una baja fecundidad de semillas. Esta observación es consistente con los resultados encontrados sobre el compromiso (*trade-off*) entre la reproducción sexual y el crecimiento vegetativo en *A. macroacantha* (ver Cap. 2).

En aquellas especies que aparentemente no se propagan por medio de semillas, la propagación se da por clonación, principalmente por medios vegetativos hipógeos, además de complementarse ocasionalmente con la producción de bulbilos y/o ramificaciones axilares foliares. Gentry (1982) reporta a *A. striata* como la única especie que se propaga exclusivamente por ramificación axilar foliares. Los vástagos axilares foliares son un proceso poco común en los magueyes, siendo más frecuentes en el subgénero *Littaea* (9.43%) que en *Agave* (1.22%; Cuadro 5.3). *A. macroacantha* también producen vástagos axilares en las hojas de la roseta (por lo que el porcentaje se incrementa a 2.41% para el subgénero), como ha sido observado en otras especies por Gentry (1982; *A. bracteosa*, *A. capensis*, *A. celsii*, *A. kerchovei* y *A. pendula*). Sin embargo, en *A. macroacantha* la producción de vástagos axilares es un fenómeno muy raro, y sólo ha sido visto en una roseta de origen sexual juvenil de 3 años, transplantada bajo una nodriza artificial en Zapotitlán Salinas.

Las proporciones de las dos estrategias de propagación (sexual y clonal) entre los dos subgéneros de *Agave*, pueden modificarse en la medida en que se **incremente** el conocimiento sobre la biología reproductiva de las especies.

Producción de propágulos

Entre las especies que se reproducen por la vía sexual, la producción de semillas generalmente se da en mayor cantidad que la producción de los vástagos clonales (Cuadro 5.4). Sin embargo, debe depender de los factores intrínsecos a la especie, así como de diversos factores físicos y bióticos durante la fase reproductiva de los individuos como sucedió con *A. macroacantha*. Para el género *Agave* existe una laguna en el conocimiento de cómo estos factores afectan la producción de las diásporas sexuales y vegetativas. Al parecer, las especies del subgénero *Littaea* tienen una fecundidad mayor, es decir, producen mayor cantidad de semillas,

que las especies paniculadas, debido a la mayor cantidad de flores que desarrollan (ver Cuadro 5.3). Sutherland y Delph (1984) muestran que la proporción de frutos es mayor entre los agaves espigados que entre los paniculados (*fruit-set* promedio de 0.4195 ± 0.0637 vs 0.204 ± 0.0109 respectivamente), lo que podría derivar en una mayor adecuación de las especies espigadas. La ausencia de polinizadores efectivos afecta negativamente la producción de semillas, como ha sido demostrado en *A. palmeri* (Howell y Roth 1981) y *A. macroacantha* (ver. Cap. 3).

En general, numerosas especies combinan las dos estrategias de propagación (sexual y clonal, Cuadros 5.1 y 5.2), pero entre los magueyes domesticados por el hombre, la propagación principalmente se da mediante vástagos hipógeos (Cuadro 5.5), posiblemente como una consecuencia de su manejo. En *A. macroacantha*, la producción de bulbilos por individuo (en promedio 3.75 ± 0.9), es baja comparada con la producción de los vástagos hipógeos (10 ± 1.6 , entre los individuos reproductivos), mientras que en la mayoría de las especies bulbilófilas, al parecer, los propágulos hipógeos son producidos en cantidad menores que los bulbilos, aunque no han sido cuantificados (Cuadros 5.1 y 5.2). Una de las causas que inducen la producción de bulbilos en *A. macroacantha* es el consumo de las inflorescencias por el ganado (ver Cuadro 2.1 del Cap. 2). Gentry (1982) enlista al menos otras 16 especies en la que el qurote o las flores son dañado directamente por el hombre, o indirectamente mediante su ganado (Cuadro 5.6). Sin embargo, estas especies no forman bulbilos, aunque suelen producir vástagos hipógeos. La interrogante al respecto es de qué forma la herbivoría afecta la producción de los propágulos vegetativos. Es de esperar que entre los magueyes que son consumidas parte de sus flores, habrá un efecto negativo en la asignación de recursos para la reproducción, pero desconocemos si esto tendrá un efecto sobre la expansión vegetativa hipógea o aérea que no ha sido documentado claramente.

La segunda causa que induce la formación de bulbilos en *A. macroacantha*, es la escasa fecundación de las flores, lo cual es consistente con las observaciones de Gentry (1982; para *A. fourcroydes*, *A. toumeyana* y *A. vilmorianiana*), Lock (1985; para *A. sisalana*), Álvarez (1987; para otras especies bulbilófilas de la familia agaváceae) y Valenzuela (1994; para *A. tequilana*). Lo anterior sugiere que se da un desbalance hormonal que controla la floración, en los casos en lo que hay una baja o nula fecundidad de las flores, lo que induce la formación de bulbilos a partir de los meristemas activos de la inflorescencia. Los bulbilos son formados a partir de la translocación de

metabolitos almacenados en las hojas hacia la inflorescencia, además de reasignar recursos para un último evento de floración. En contraposición, Sharma y Bhattacharyya (1962) sugirieron que la producción de semillas y bulbilos son eventos independientes en *A. rigida* y *A. vivipara*.

Biología reproductiva

En *A. macroacantha* las flores son hermafroditas, dicógamas (caracterizadas por la maduración de las partes reproductoras en diferentes tiempos) y protándicas (maduran primero las estructuras masculinas y luego las femeninas). En *A. breedlovei*, *A. celsii* y *A. zebra*, también se presentan flores protándricas, lo cual parece ser una característica de la mayoría de las especies del género (Gentry 1982). La protandria opera como un mecanismo que evita la autopolinización (autogamia) entre los individuos (Faegri y van der Pijl 1979, aunque no de manera garantizada; a su vez, la presencia de protandria sugiere que el sistema de entrecruzamiento más probable sea la polinización cruzada (alógamia) como fue encontrado en seis agaves paniculados y en cuatro agaves espigados (Sutherland y Delph 1984), así como en *A. macroacantha* (Cap. 3).

Para favorecer la alogamia es necesaria la transferencia de polen de las anteras de un individuo al estigma de otro individuo (Dafni 1992). En el género *Agave*, el principal mecanismo que atrae a los polinizadores que operan como vectores en el transporte de polen entre las rosetas reproductivas es la producción de néctar, y junto con otras características morfológicas y funcionales de la flor (que en conjunto constituyen el síndrome floral), actúan como mecanismos que determinan el tipo de polinizador y el sistema de entrecruzamiento (Álvarez y González-Quintero 1970, Howell y Hodgkin 1976, Schaffer y Schaffer 1977, Gentry 1972, 1982). Sin embargo, las flores son visitadas por una diversa fauna que no necesariamente interviene en la polinización (Cuadro 5.7) y que por el contrario, puede reducir la capacidad reproductiva al disminuir el abasto de néctar y/o de polen para los polinizadores efectivos, como ha sido demostrado en *Manfreda* y *Pseudobombax* (Eguiarte et al. 1987, Eguiarte y Búrquez 1988).

Asimismo, Gentry (1982) considera que las flores de numerosas especies del subgénero *Littaea*, no están diseñadas para almacenar néctar como las especies del subgénero *Agave*, lo que debe afectar tanto sobre el tipo de polinizador como el sistema de entrecruzamiento. En *A. macroacantha*, aunque hay robo de néctar y polen por himenópteros que no intervienen en la polinización, este proceso no reduce la cantidad de semillas fértiles producidas por un individuo.

La capacidad reproductiva o fertilidad de la especie parece depender más bien de la abundancia de murciélagos, como ha sido reportado también para *A. palmeri* (Howell y Roth 1981). A diferencia de lo que sucede con *Manfreda brachystachya*, que también es polinizada por murciélagos nectarívoros (Eguiarte y Búrquez 1987), en *A. macroacantha* el robo de polen por parte de visitantes diurnos no da como resultado un abatimiento considerable en la fecundidad de las rosetas.

Howell (1972) ha hipotetizado que los agaves paniculados (subgénero *Agave*) muestran un síndrome floral quiropterófilo, siendo los murciélagos nectarívoros los principales polinizadores (polinizadores efectivos). En *A. palmeri* (Howell y Roth 1981), *A. parryi* (Howell 1972) y *A. macroacantha*, los resultados apoyan esta hipótesis. Para el caso de los agaves espigados (subgénero *Littaea*), Schaffer y Schaffer (1977) plantean que las flores muestran preferentemente un síndrome floral entomófilo, en donde los polinizadores efectivos parecen ser las abejas y avispas (himenópteros), como ha sido observado en *A. parviflora* (abejas y abejorros; Gentry 1972), *A. schottii* (abejorros) y *A. toumeyana* (abejas carpinteras; Schaffer y Schaffer 1977). Sin embargo, las características de la biología floral pueden cambiar para una misma especie entre localidades, lo que determinará, a su vez, el polinizador efectivo. Hay una población de *A. palmeri* que parece ser polinizada por abejas y no por murciélagos, mientras que en *A. schottii*, las flores originalmente estuvieron adaptadas a la polinización por murciélagos, y han experimentado modificaciones secundarias en dirección a la entomofilia (Schaffer y Schaffer 1977). Recientemente Silva et al. (1998) han estudiado la biología de la polinización en *A. lechuguilla*, encontrando que el polinizador efectivo de este maguey espigado son las polillas, lo que apoyar la hipótesis de Schaffer y Schaffer.

Se han observado otras especies (*A. durangensis*, *A. inaequidens*, *A. hiemiflora* y *A. scaposa*) en donde la fauna que visita las inflorescencias parece intervenir en la polinización cruzada; sólo *A. funkiana* parece mostrar un sistema de entrecruzamiento de tipo autógeno (Gentry 1982). Estas observaciones sugieren que la biología reproductiva del género *Agave* es predominantemente de tipo alógamo, siendo extremadamente dependientes de los polinizadores diurnos (principalmente himenópteros) y nocturnos (principalmente murciélagos y polillas), dependiendo de la biología floral de cada especie. Sin embargo, es necesario continuar con este tipo de estudios para corroborar las hipótesis de Howell y de Schaffer y Schaffer, así como para

profundizar en el conocimiento de los sistemas de entrecruzamiento. En resumen, existe un amplio campo de investigación en la biología de la reproducción del género *Agave*, tanto en términos de la biología floral como de la ecología de la polinización.

Implicaciones de la diversidad de propágulos en agave

El género *Agave* se caracteriza por presentar plantas que se propagan por procesos sexuales y vegetativos (Cuadros 5.1 y 5.2), lo que les confiere ciertas ventajas desde varios puntos de vista:

Adecuación. Tanto la propagación sexual como la vegetativa dan origen a propágulos que contribuir a la continuidad de la especie. Sin embargo, hay poca información en relación con la adecuación de los agaves, en función con el tipo de propágulo. Sabemos que la producción de semillas es más abundante que los vástagos producidos por medios vegetativos (Cuadro 5.4), pero los factores bióticos y abióticos contribuyen a reducir dramáticamente las probabilidades de las plántulas sexuales para establecerse exitosamente, sobre todo en ambientes áridos y semiáridos en donde los factores abióticos pueden llegar a ser muy estresantes (Cuadro 5.8), lo que incide dramáticamente sobre la estructura y dinámica poblacional (Gentry 1972, Jordan y Nobel 1979, Nobel 1984). Esto determina que el reclutamiento de plántulas sexuales en desiertos constituye un proceso muy raro en el género *Agave*, a pesar de producir grandes cantidades de semillas, lo que se traduce en una baja adecuación en los ramets reproductivos.

Por el contrario, la propagación vegetativa parece contribuir de manera indirecta a elevar la adecuación del genet, al aumentar el número de eventos reproductivos entre cada uno de los ramets hijos originados durante el crecimiento horizontal del genet. Esto provoca, a su vez, a incrementar la cantidad de semillas que un mismo genotipo produce a lo largo de toda su vida (seguramente en escala de cientos de años). Las consecuencias de esto son, aumentar las probabilidades de establecimientos exitosos entre las plántulas, algunas de las mismas podrán llegar a su fase reproductiva. Es de esperar que la adecuación sea mayor en aquellas especies en las que el ramet parental produce ramets hijos durante todo su ciclo biológico. Para las especies bulbilófilas, la adecuación parecería incrementarse más mediante la producción de los bulbilos que a través de la producción de las estructuras hipógeas. Sin embargo, los factores bióticos y abióticos pueden modificar esta hipótesis, ya que el segundo tipo de diásporas muestran una

menor mortalidad que las primeras dada la integración fisiológica que mantienen con el ramet parental, lo que asegura su sobrevivencia hasta que se vuelven fisiológicamente independientes (Raphael y Nobel 1986), y en consecuencia mejora la probabilidad de reclutamiento. Como sabemos, varias especies se propagan principalmente por medios vegetativos (Cuadros 5.1 y 5.2), no obstante, en una población silvestre de *A. sisalana*, Martínez-Morales y Meyer (1985) encontrado una alta mortalidad en los propágulos hipógeos como consecuencia de su manejo, lo que redundará en un sentido negativo sobre la su adecuación.

Genético. La reproducción sexual es el proceso que contribuye de manera rápida y eficiente a incrementar la variabilidad genética de la población, dando origen a una diversidad de genotipos que pueden presentar algunas características similares o diferentes a las plantas parentales. Sin embargo, aparentemente en *Agave* los procesos de especiación han estado determinados en su mayoría por los rearrreglos y mutaciones puntuales en los cromosomas (Castorena-Sánchez et al. 1991), lo que ha permitido una evolución más rápida del género. Asimismo, la simpatria entre algunas especies de agave que muestran periodos de floración sincrónicos, posibilita la existencia de introgresiones entre especies del mismo subgénero (intraespecíficas) como entre los dos subgéneros (interespecíficas; Gómez-Pompa 1963). Gentry (1972, 1982) ha observado numerosas especies en las que parece haber hibridaciones, tanto a nivel intrasubgenérico como intersubgenérico (Cuadro 5.9), lo que ha sido corroborado por Pinkava y Baker (1985). Este proceso conlleva al mantenimiento de la diversidad genética y la creación de nuevos genotipos (variedades y especies).

Por el contrario, el crecimiento clonal constituye el proceso de multiplicación del mismo genotipo, conteniendo la misma información genética que la roseta parental. Por lo tanto, los vástagos derivados de este proceso están genéticamente adaptados a las mismas condiciones ecológicas que las plantas parentales. El riesgo potencial de las poblaciones en las que domina la propagación clonal estriba en que si las condiciones operantes cambian por fuera de los umbrales de tolerancia para los genotipos presentes, la población puede reducirse o extinguirse.

Sin embargo, en algunas especies clonales de otras familias botánicas, se han detectado variaciones genéticas a nivel somático del citoplasma o del núcleo (mutaciones no letales) durante la clonación, lo que podría incrementar la diversidad genética de la población (Silander 1985,

Ellstrand y Roose 1987, Schnabel y Hamrick 1990, Jonsson et al. 1996). En *A. americana*, *A. kerchovei*, *A. lurida*, *A. rigida*, *A. vivipara* y *A. wightii*, se han encontrado variaciones en el número de cromosomas de las células somáticas de las raíces, de plantas adultas y ramets hijos, lo que puede estar determinando las diferencias fenotípicas entre los individuos (Sharma y Bhattacharyya 1962). Asimismo, Gentry (1982) ha observado bajo condiciones naturales numerosas especies de agave con un gran polimorfismo, lo que puede ser el reflejo del proceso de diversificación del genotipo que está determinado por la intensa propagación clonal que presentan.

Otro proceso que puede estar influyendo en la diversidad genética de las poblaciones y de las especies de agave son las poliploidías. El número cromosómico básico en este género es $n=30$, y se encuentran series de $2n$, $3n$, $4n$, $5n$ y $6n$ (Granick 1944, Sharma y Bhattacharyya 1962, Gómez-Pompa 1963, Pinkava y Baker 1985). Finalmente, la selección de variedades de *Agave* por el hombre (y su cultivo por medio de propágulos vegetativos) desde tiempos prehistóricos (9000 A.C.), ha contribuido a mantener esta diversidad genética (Gentry 1976).

Poblacional. Desde el punto de vista poblacional, los distintos propágulos tienen diferentes comportamientos demográficos. Bajo condiciones microambientales adecuadas, cualquiera de las diásporas que sobreviva durante la fase de establecimiento, se reclutará a la población, afectando la estructura y dinámica de la misma.

Las semillas constituyen medios eficientes para colonizar nuevos hábitats (Harper 1977, Abrahamson 1980, Eriksson 1989). Sin embargo, entre las especies de agave que se propagan exclusivamente por este medio, el abatimiento de la cantidad de diásporas afectará la estructura poblacional, de tal manera que incluso puede ponerse en riesgo la sobrevivencia de la misma especie. Uno de los problemas que está provocando la reducción del número de semillas en *Agave*, y por ende la disminución de la adecuación promedio de la población, es el uso del escape, las flores y la roseta por el hombre (Cuadros 5.5 y 5.6), lo que a su vez, afecta negativamente la dinámica poblacional. Para la zona de estudio, *A. marmorata* y *A. peacockii* parecen depender esencialmente de la producción de semillas para mantener la población. Sin embargo, ambas especies son utilizadas por la gente durante las fases de crecimiento y reproducción. La inflorescencia de *A. marmorata* es utilizada con fines ornamentales durante la semana santa en la región, pero la densidad de los individuos que entran en reproducción parecen compensar, hasta el

momento, el manejo que el hombre hace de ella. Por el contrario, en *A. peacockii* la población está muy fragmentada, además de constituirse por muy pocos individuos. Los escapos de los pocos individuos adultos que llegan a la fase reproductiva son consumidos por el ganado doméstico, lo que con seguridad está poniendo en riesgo a la población. Para la misma zona, *A. macroacantha* muestra igualmente un abatimiento en la producción de semillas causado por el consumo de la inflorescencia ocasionada por el ganado doméstico (Arizaga y Ezcurra 1995), pero en menor magnitud, lo que asegura la producción de semillas (2,800 por individuo). Sin embargo, bajo condiciones naturales no se ha observado reclutamiento de individuos por este medio durante el periodo 1991-1997 (Cap. 2).

La sobrevivencia y el establecimiento de plántulas de *Agave* de origen sexual en desiertos es un proceso crítico y en general las plántulas muestran una alta mortalidad denso-independiente durante las primeras semanas, debida principalmente a la escasez de agua y al incremento de temperatura, lo que provoca la desecación de las plántulas (Cuadro 5.8). El establecimiento de estas diásporas es posible durante años lluviosos continuos y a través del amortiguamiento de la radiación mediante el proceso de nodricismo, como ha sido documentado en *A. deserti* (Jordan y Nobel 1979, Nobel 1984) y *A. lechuguilla* (Freeman 1973, Freeman y Reid 1985). Estas observaciones son consistentes con los resultados encontrados en *A. macroacantha*, en donde el riesgo de mortalidad de las plántulas disminuye con la edad (curva de sobrevivencia de tipo III) cuando son colocadas debajo de un arbusto que amortigua la radiación. Con base en estos resultados, es de esperar que la estructura poblacional de este agave esté constituida por muy pocos individuos de origen sexual y su contribución al incremento poblacional (λ) sea muy baja, excepto durante años benignos de reclutamiento abundante, lo cual parece es un fenómeno muy raro (Cuadro 5.8). Un muestreo reciente en *A. macroacantha* reveló ocho rosetas juveniles de origen sexual y de tamaños similares, lo que sugiere que el reclutamiento de individuos sexuales se presenta por pulsos, como ha sido igualmente documentado en *A. deserti* (Jordan y Nobel 1979).

Por el contrario, la clonación en agave constituye un proceso de reclutamiento de nuevos individuos (ramets) menos azaroso que la reproducción (Gentry 1972, 1982, Freeman 1973, Freeman y Reid 1985, Nobel 1977, Berlanga et al. 1992, Martínez-Morales y Meyer 1985, Valenzuela 1994). Los propágulos vegetativos tienden a desarrollarse a expensas de la planta madre mientras se mantienen unidos, recibiendo fotosintatos y fitohormonas de la roseta parental

(Tissue y Nobel 1988). Incluso es común que estos propágulos se vuelvan fisiológicamente independientes (ya fotosintetizan y poseen su propio sistema radicular) antes de separarse de la planta madre, lo que determina un porcentaje muy alto de sobrevivencia entre ellos (Raphael y Nobel 1986). En un censo de una muestra de 44 rosetas de *A. macroacantha*, se ha encontrado que la propagación vegetativa hipógea es del 98%. Cada roseta potencialmente puede producir en promedio de tres hasta diez nuevos ramets hijos, lo que muestra que este proceso es el mecanismo principal que permite el mantenimiento de la población y la causa del patrón agregado o colonial de los clones (Cap. 2). Sin embargo, el manejo que realiza el hombre en algunas especies puede afectar la dinámica poblacional. En *A. sisalana*, el uso de plantas adultas para mezcal impide la reproducción sexual, mientras que el sobrepastoreo está provocando una alta mortalidad de hijuelos, lo que parece estar determinando que el crecimiento poblacional (λ) sea menor a la unidad, haciendo que la población tienda a declinar a mediano plazo (Martínez-Morales y Meyer 1985).

La propagación aérea (bulbilos y propágulos axilares foliares) esencialmente no ha sido documentada. Es obvio que en *A. striata*, que se propaga exclusivamente por el segundo mecanismo, la contribución al crecimiento poblacional (λ) está determinada exclusivamente por los vástagos axilares, mientras que en las especies bulbilófilas (Cuadro 5.1a y 5.1b), la contribución de los bulbilos a la tasa de crecimiento (λ) será más importante que cualquier otra diáspora. Para el caso de especies que se propagan principalmente por vástagos hipógeos, es de esperarse que la contribución de los bulbilos a λ sea menor que la contribución de los vástagos hipógeos, como sucede con *A. macroacantha*, quien en promedio produce 3.75 bulbilos por individuo (aunque sólo el 4% se establecieron durante el periodo de 1992-1994). En contraparte, una roseta reproductiva puede potencialmente producir un promedio de 10 ± 1.6 vástagos hipógeos, y aunque no se cuantificó la proporción de sobrevivencia, es de esperarse que sea relativamente alta dada la integración fisiológica que guarda con la roseta parental, lo que asegura su sobrevivencia y su reclutamiento exitoso a la población (Cap. 2). Al igual que las plántulas bajo nodriza, los bulbilos bajo estas mismas condiciones mostraron una curva de sobrevivencia de tipo III, pero su mortandad fue menos acentuada que la de las plántulas sexuales (44% vs 95.3%), lo que indica que estas estructuras vegetativas muestran una alta tolerancia a la sequía y su probabilidad de establecimiento es alto. Sin embargo, en *A. macroacantha*, la dispersión de los

bulbilos es un proceso fuertemente crítico (sólo 42% se desprenden, mientras que el resto permanece en el qurote hasta que cae después de un año, tiempo en el cual los bulbilos han muerto por desecación). Asimismo, no ha sido descrito ningún agente dispersor de bulbilos en otros magueyes, lo que sugiere que estos propágulos carecen de un mecanismo eficiente que los disperse.

Evolutivo. La reproducción sexual es el mecanismo más generalizado y de mayor eficacia para lograr la recombinación genética. La aparición y el perfeccionamiento de este proceso, constituye un logro extraordinario de la evolución progresiva en los organismos (Dobzhansky 1975).

En los agaves, el proceso reproductivo por sí mismo es la principal causa de recombinación genética que incrementa la variabilidad de la población e influye de manera contundente en la capacidad evolutiva de la planta (Gómez-Pompa 1963) al incrementar la plasticidad genética que originará diversas variedades (ecotipos). Asimismo, durante la reproducción sexual el elevado número de cromosomas ($n=30$) que presentan los agaves favorece las mutaciones a nivel de los alelos y los rearrreglos de genes (Gómez-Pompa 1963, Gentry 1972) que originan nuevos genotipos, los que al paso del tiempo se vuelven progresivamente distintos, pierden la compatibilidad genética y evolucionan como nuevas especies (Gentry 1972). Sin embargo, debido a: (i) la baja frecuencia de rearrreglos y recombinaciones nuevas durante la generación sexual (Gentry 1972); (ii) a los controles intrínsecos en la meiosis que impiden combinaciones desfavorables (Dobzhansky 1975); (iii) al largo tiempo requerido para que se presente la reproducción en agave (7-40 años según la especie, Cap. 4); y (iv) la baja probabilidad que tienen las plántulas sexuales para establecerse y reclutarse a la población (Cap. 2), es muy lento el proceso de selección natural en agave. Todo esto parece indicar que la evolución de nuevos linajes por mecanismos sexuales sea un proceso muy largo (Gentry 1972, Dobzhansky 1975).

Otro factor que ha estado influyendo en la evolución del género, es el sistema de entrecruzamiento. Los agaves, al haber evolucionado como plantas alógamas que dependen dramáticamente de los polinizadores, y aunque han coevolucionado con algunos de ellos, constituyen un grupo de plantas muy promiscuas, de polinización libre, favoreciendo introgresiones a nivel intraespecífico (entre especies del mismo grupo del subgénero) e interespecífico (entre especies de diferentes subgéneros) entre especies que muestran periodos de floración sincrónicos (Cuadro 5.9), lo que incrementa la diversidad cromosómica de los nuevos

individuos exitosos. Esto indica que los polinizadores no sólo han jugado un papel importante sobre la fecundidad de la especie, sino en la evolución de nuevas especies. La introgresión intraespecífica en agave, da por resultado individuos híbridos, siendo un mecanismo de poliploidía (alopoliploide) que incide en la variación genotípica y fenotípica del nuevo organismo, lo que a su vez, repercutirá en una mayor capacidad adaptativa para enfrentar los factores aleatorios de su entorno (Gómez-Pompa 1963, Gentry 1972, 1982).

En lo que concierne a la propagación vegetativa, se han encontrado evidencias a nivel genético que ubican a este proceso como importante en la evolución de los agaves. Sharma y Bhattacharyya (1962) han demostrado que en los cariotipos de las células somáticas de ramets hijos hay una gran variabilidad genética, siendo la causa de las numerosas variedades fenotípicas entre los magueyes, lo cual sugiere que este es uno de los mecanismos que favorecen los procesos de especiación, y junto con las posibles autopoliploidías, determinan la evolución del género. Asimismo, varios autores (Granick 1944, Sharma y Bhattacharyya 1962, Gómez-Pompa 1963) consideran que la propagación vegetativa incide en los procesos de especiación en agave al favorecer las poliploidías entre algunos ramets, lo cual le confiere algún valor adaptativo al individuo, y con el tiempo va derivando en un nuevo linaje.

En general, los ramets de agave que muestran multiplicación de carga genética (polipliodismo) presentan mayor capacidad para adaptarse a sus ambientes debido a su composición genética variable (Granick 1944). Asimismo, Granick (1944) encontró que las especies diploides (principalmente dentro de *Littaea*) se localizan en el centro de México, mientras que las especies poliploides (miembros del subgénero *Agave*) se localizan al norte. Esto sugiere que el género *Agave* evolucionó por poliploidía a partir de *Littaea* y se diversificó del Altiplano Mexicano hacia el norte de su distribución actual. *Larrea* es otro género de zonas áridas que también ha evolucionado a partir de la poliploidías, encontrando las especies tetraploides al norte de su distribución actual (Hunziker 1981).

Gentry (1972, 1982) considera que la herbivoría ha actuado como otra presión de selección que ha dirigido la evolución del género, al obligarlo a desarrollar diferentes adaptaciones para abatirla, confiriendo, a su vez, algún valor de sobrevivencia. Entre estas adaptaciones a la herbivoría se encuentran el comportamiento clonal, la formación de toxinas y el desarrollo de una armadura espinosa.

Los agaves, al presentar un largo ciclo vegetativo, van acumulando información de su entorno, lo que puede ser fijado en su genoma durante varias generaciones y ser transmitido a la descendencia, tanto por procesos sexuales como vegetativos. Sin embargo, los mecanismos principales que han favorecido la evolución del género entre los propágulos vegetativos son las alteraciones en el mismo genoma (por mutaciones, rearrreglos, combinaciones y/o poliplodias; Granick 1944, Sharma y Bhattacharyya 1962, Gómez-Pompa 1963), la presión de la herbivoría en el pasado sobre los individuos y su descendencia (Gentry 1972, 1982) y la alta capacidad de establecimiento de los ramets hijos originados por clonación (Raphael y Nobel 1986, Cap. 2), sugiriendo que la selección natural puede actuar de manera más rápida en los propágulos vegetativos que en las diásporas sexuales. Además, el 65.19% de las especies del género muestran la capacidad de propagarse mediante rizomas, el 14.81% puede propagarse mediante bulbilos y el 4.44% puede propagarse por vástagos axilares (Cuadro 5.3). Estos resultados sugieren que la evolución del género debida a la propagación vegetativa, ha estado determinada principalmente por los vástagos hipógeos y en menor grado a los vástagos axilares.

Manejo y Conservación. Desde tiempos prehispánicos (10,000-9,000 a.C.) el hombre aprendió a utilizar los agaves como alimento y vestido. Posteriormente, al volverse sedentario, descubrió nuevos y numerosos usos, por lo que estas plantas fueron consideradas sagradas por los aztecas (Gonçalves de Lima 1956, Callen 1965, MNCP 1988). Esta diversidad de usos de alguna manera tuvo que estar relacionada con el manejo de las especies. Así, al paso del tiempo, las etnias de Mesoamérica seleccionaron algunas variedades que mostraban algún carácter de su interés (principalmente especies del grupo *Americanae* y *Sisalanae*; Gentry 1982, MNCP 1988), y las cultivaron, aprovechando la capacidad vegetativa de propagación, lo cual ha conllevado a su conservación. Gentry (1976) considera que durante este proceso de manejo de especies, se difundió su cultivo a otras regiones, y sin pretenderlo, favorecieron entrecruzamientos originando nuevas especies, lo que se vio reflejado en ocasiones, en mejores rendimientos y/o calidades de los productos obtenidos por ellos. Entre estos agaves domesticados, la reproducción sexual tiende a disminuir, como consecuencia del mismo manejo de las plantas (Gentry 1972, 1982).

En contraposición, entre las etnias de Aridoamérica (Norte de México y Sur de U.S.A.), que se desarrollaron principalmente en ambientes desérticos, el manejo de los agaves estuvo

confinado a obtener directamente de las poblaciones silvestres sus productos, esencialmente sin cultivarlos ni difundirlos. La presión sobre algunas poblaciones silvestres por parte del hombre y sus animales domésticos en ocasiones fue muy severa, como posiblemente sucedió con algunas especies del grupo *Parrynae*, provocando la reducción de las poblaciones y hasta amenazando la sobrevivencia de la especie (Gentry 1972, 1982). En la actualidad aún persiste este esquema de manejo, como sucede con las especies silvestres usadas para obtener bebidas alcohólicas, la que son utilizadas antes de su floración (Cuadro 5.5). Un estudio poblacional de *A. salmiana* que crece de manera silvestre, mostró una alta mortalidad de los vástagos hipógeos debido al daño que sufren por el ganado, lo que está provocando la declinación de la población a mediano plazo (Martínez-Morales y Meyer 1985).

En el pasado el cultivo de las especies de maguey por vía sexual no fue utilizado, tal como sucede en la actualidad, dados los cuidados y el largo tiempo que se invierte en el crecimiento de las plántulas. En *A. tequilana*, una especie cultivada por el hombre, las semillas muestran un bajo porcentaje de germinación, el crecimiento de las plántulas es muy lento y son muy heterogéneas para su cultivo (Valenzuela 1994). En *A. salmiana*, la germinación igualmente es muy baja (33%), por lo que se prefiere usar los propágulos hipógeos para su propagación (Ruvalcaba 1983). Sin embargo, el manejo de especies que se propagan principalmente por semillas, está confinada a poblaciones silvestres bajo su propia dinámica poblacional.

Otra causa que coadyuva a evitar el uso de semillas para su cultivo es el tiempo que tardan los individuos en reproducirse (Cuadro 4.2). En *A. macroacantha* la reproducción sexual promedio ocurre hasta los 21-24 años de edad. Aunque desconocemos a ciencia cierta las causas que inducen a la reproducción, los datos sugieren que una vez que los individuos alcanzan cierta talla tienden a reproducirse, posiblemente disparados por algún "gatillo" ambiental (incremento del fotoperiodo, termoperiodo, o sequía edáfica; la reproducción se inicia en abril, a mediados de la estación seca) y además, por cuestiones relacionadas con la información genética del individuo.

En *A. macroacantha*, el manejo indirecto que hace el hombre de esta especie mediante el consumo de las inflorescencias por el ganado, está limitando seriamente la capacidad reproductiva por medio de semillas en mayor intensidad que los problemas inherentes a la biología de la polinización, pues son eliminados cerca del 50% de los individuos reproductivos del Jardín Botánico de Zapotitán Salinas, Pue., mientras que en áreas sin restricción al pastoreo, el consumo

de las inflorescencias alcanza hasta el 85% (Cuadro 2.1, Cap.2). Las consecuencias de esta práctica de manejo son reducir tanto la colonización de nuevas áreas como la diversidad genética de la población. Por otro lado, al disminuir la disponibilidad de recursos de las inflorescencias (néctar y polen), puede a su vez provocar el decrecimiento de las poblaciones de algunos organismos que viven de estos recursos, como los murciélagos nectarívoros, quienes juegan un papel importante en la ecología de la zona al actuar como polinizadores de otras taxas, además de consumir numerosos insectos. Sin embargo, el crecimiento clonal en esta especie no parece verse afectado por esta práctica de manejo, siendo por el contrario, el mecanismo principal de mantenimiento de la población.

En resumen, el hombre ha manejado numerosas especies de agave durante cientos de años, influyendo en dos aspectos relevantes: (i) en los procesos evolutivos, generando nuevas variedades y especies; y (ii) en la dinámica poblacional de algunas especies, en ocasiones reduciendo las poblaciones y/o amenazándolas, en otras manteniendo las poblaciones y favoreciendo su conservación. El conocimiento de los mecanismos de propagación y de la dinámica poblacional, son de vital importancia para determinar las estrategias de manejo y conservación de las especies. En general, este tipo de plantas muestran una adecuada proliferación clonal y requieren de pocos cuidados, pero necesitan varios años para alcanzar tallas adecuadas. Sin embargo, la presión creciente de alimentos, el desprestigio del que fueron objeto las bebidas obtenidas de los magueyes (aguamiel y pulque) por parte de los españoles desde la época de la colonia y que trascendió hasta la actualidad, la competencia de productos sintéticos y el consumo de productos "modernos", ha provocado (y aún persiste) la sustitución de los magueyes domesticados y silvestres por otros cultivo que brinden una mayor remuneración económica, lo que a su vez, a colapsado la diversidad de usos de los magueyes, este grupo de plantas que los aztecas percibían como sagradas, y que participaron de manera importante en el desarrollo de numerosos grupos étnicos en nuestro país (MNCP 1988). Si a esto le sumamos la destrucción de sus hábitat naturales, lo que afecta las poblaciones de manera más dramática que la extracción selectiva con fines comerciales, el futuro de varias especies es poco prometedor. En cuanto al primer aspecto, se han hecho intentos por rescatar la diversidad de usos que brindan los magueyes. Sin embargo, en relación con el segundo punto, es actualmente un reto el concientizar a los gobernantes y sociedad humana en general de

las consecuencias que trae consigo la destrucción de hábitats y de la importancia de la biodiversidad de nuestro país.

Cuadro 5.1. Estrategias de propagación en las especies de magueyes del subgénero *Litsea*.

<i>Litsea</i> sp	REP.	PROPAGACIÓN CLONAL			QUIOTE COMIDO
		SEXUAL	HIPOGEO	BULBILO	
<i>A. angustiarum</i>	no	si	no	no	
<i>A. chiapensis</i>	no	si	no	no	
<i>A. difformis</i>	no	si	no	no	
<i>A. ellemeetiana</i>	no	si	no	no	
<i>A. felgeri</i>	no	si	no	no	
<i>A. filifera</i>	no	si	no	no	
<i>A. schottii</i>	no	si	no	no	
<i>A. stricta</i>	no	si	no	no	
<i>A. yuccaeifolia</i>	no	si	no	no	
<i>A. striata</i>	no	no	no	si	
<i>A. vilmorianiana</i>	no	no	abundante	no	
<i>A. warelliana</i>	no	posible	no	no	
<i>A. arizonica</i>	posible	si	no	no	
<i>A. ensifera</i>	posible	si	no	no	
<i>A. funkiana</i>	posible	si	no	no	
<i>A. ghesbreghtii</i>	posible	si	no	no	
<i>A. glomeruliflora</i>	posible	si	no	no	
<i>A. lophantha</i>	posible	si	no	no	
<i>A. nizandensis</i>	posible	si	no	no	
<i>A. obscura</i>	posible	si	no	no	
<i>A. ornithobroma</i>	posible	si	no	no	
<i>A. pedunculifera</i>	posible	si	no	no	
<i>A. triangularis</i>	posible	si	no	no	
<i>A. utahensis</i>	posible	si	no	no	
<i>A. victoriae-reginae</i>	posible	si	no	no	
<i>A. bracteosa</i>	posible	si	no	si	
<i>A. kerchovei</i>	posible	si	no	si	
<i>A. pendula</i>	posible	si	no	si	
<i>A. guiengola</i>	posible	si	pocos	no	
<i>A. parviflora</i>	posible	si	abundante	no	
<i>A. toumeyana</i>	posible	si	abundante	no	
<i>A. bakeri</i>	posible	no	no	no	
<i>A. colimana</i>	posible	no	no	no	
<i>A. geminiflora</i>	posible	no	no	no	
<i>A. horrida</i>	posible	no	no	no	
<i>A. impressa</i>	posible	no	no	no	
<i>A. multiflora</i>	posible	no	no	no	
<i>A. peacockii</i>	posible	no	no	no	
<i>A. polianthiflora</i>	posible	no	no	no	
<i>A. pumila</i>	posible	no	no	no	
<i>A. xylonacantha</i>	posible	no	no	no	
<i>A. celsii</i>	posible	no	no	si	

CUADRO 5.1 (continuación)

Especie	H-E	R-E	E-E	E-E
<i>A. polyacantha</i>	posible	posible	pocos	no
<i>A. albomarginata</i>	si	no	no	no
<i>A. dasylirioides</i>	si	no	no	no
<i>A. ocahui</i>	si	no	no	no
<i>A. pelona</i>	si	no	no	no
<i>A. potrerana</i>	si	no	no	no
<i>A. schidigera</i>	si	posible	no	no
<i>A. attenuata</i>	si	si	no	no
<i>A. chrysoglossa</i>	si	si	no	no
<i>A. lechuguilla</i>	si	si	no	no
<i>A. titanota</i>	si	si	no	no
Total de especies	53			

Cuadro 5.2. Estrategias de propagación en las especies de magueyes del subgénero *Agave*.

<i>Agave</i> sp	REP. SEXUAL	PROPAGACIÓN CLONAL			QUIOTE COMIDO
		HIPOGEO	BULBILO	AXILAR	
<i>A. sobria</i>	no	posible	no	no	no
<i>A. americana</i>	no	si	no	no	no
<i>A. aurea</i>	no	si	no	no	no
<i>A. dasylio</i>	no	si	no	no	no
<i>A. desmettiana</i>	no	si	no	no	no
<i>A. franzosini</i>	no	si	no	no	no
<i>A. karwinskii</i>	no	si	no	no	no
<i>A. mapisaga</i>	no	si	no	no	no
<i>A. margaritae</i>	no	si	no	no	no
<i>A. parryi</i>	no	si	no	no	no
<i>A. pygmae</i>	no	si	no	no	no
<i>A. salmiana</i>	no	si	no	no	no
<i>A. tecta</i>	no	si	no	no	no
<i>A. tequilana</i>	no	si	no	no	no
<i>A. cantala</i>	no	si	pocos	no	no
<i>A. weberi</i>	no	si	pocos	no	no
<i>A. fourcroydes</i>	no	si	abundantes	no	no
<i>A. panamana</i>	no	si	abundantes	no	no
<i>A. sisalana</i>	no	si	abundantes	no	no
<i>A. applanata</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. avellamidens</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. bovicornuta</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. calodonta</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. capensis</i>	posible	no	no	si	no
<i>A. cupreata</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. gigantensis</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. gypsophila</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. hookeri</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. inaequidens</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. lurida</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. macroculmis</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. moranii</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. potatorum</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. promontorii</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. seemantana</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. zebra</i>	posible	no	no	no	no
<i>A. decipiens</i>	posible	no	abundantes	no	no
<i>A. parvidentata</i>	posible	no	abundantes	no	no
<i>A. wercklei</i>	posible	no	abundantes	no	no
<i>A. durangensis</i>	posible	posible	no	no	no
<i>A. flexispina</i>	posible	posible	no	no	no
<i>A. mckelveyana</i>	posible	posible	no	no	no

CUADRO 5.2 (continuación)

<i>A. pachycentra</i>	posible	posible	no	no
<i>A. scaposa</i>	posible	posible	no	no
<i>A. stringens</i>	posible	posible	no	no
<i>A. subsimplex</i>	posible	posible	no	no
<i>A. vizcainoensis</i>	posible	posible	no	no
<i>A. cerulata</i>	posible	si	no	no
<i>A. deserti</i>	posible	si	no	no
<i>A. fortiflora</i>	posible	si	no	no
<i>A. gracilipes</i>	posible	si	no	no
<i>A. marmorata</i>	posible	si	no	no
<i>A. nayaritensis</i>	posible	si	no	no
<i>A. neomexicana</i>	posible	si	no	no
<i>A. oroensis</i>	posible	si	no	no
<i>A. parrasana</i>	posible	si	no	no
<i>A. rhodacantha</i>	posible	si	no	no
<i>A. sebastiana</i>	posible	si	no	no
<i>A. shawii</i>	posible	si	no	no
<i>A. thomasae</i>	posible	si	no	no
<i>A. aktites</i>	posible	si	pocos	no
<i>A. breedlovei</i>	posible	si	pocos	no
<i>A. macroacantha</i>	posible	si	pocos	no
<i>A. angustifolia</i>	posible	si	abundantes	no
<i>A. murpheyi</i>	posible	si	abundantes	no
<i>A. neglecta</i>	posible	si	abundantes	no
<i>A. kewensis</i>	posible	no	no	no
<i>A. atrovirens</i>	si	no	no	no
<i>A. congesta</i>	si	no	no	no
<i>A. hiemiflora</i>	si	no	no	no
<i>A. hurteri</i>	si	no	no	no
<i>A. jaiboli</i>	si	no	no	no
<i>A. lagunae</i>	si	no	no	no
<i>A. maximiliana</i>	si	no	no	no
<i>A. wocomahi</i>	si	no	no	no
<i>A. chrysantha</i>	si	posible	pocos	no
<i>A. colorata</i>	si	si	no	no
<i>A. guadalajarana</i>	si	si	no	no
<i>A. havardiana</i>	si	si	no	no
<i>A. palmeri</i>	si	si	no	no
<i>A. scabra</i>	si	si	no	no
<i>A. shrevei</i>	si	si	no	no
Total de especies	82			

Cuadro 5.3. Proporción de magueyes que se propagan por diversos procesos de propagación (sexual y clonal). Entre paréntesis se indica la frecuencia relativa de especies para cada subgénero que muestran la estrategia de propagación correspondiente. Los vástagos hipógeos corresponden a los mecates y vástagos rizomatosos; los bulbilos, son los propágulos originados en el escape; y los vástagos axilares corresponden a los propágulos originados de las axilas foliares de las rosetas.

Litsea (53 spp.)

REPRODUCCIÓN		PROPAGACIÓN		VEGETATIVA (FREC)		
SEXUAL (FREC)		Ausente	Presente	TIPO DE PROPÁGULO		
spp. (%)	spp. (%)	spp. (%)	spp. (%)	Hipógeo	Bulbilo	Axilar
Ausente	12 (22.64)	0	12 (22.64)	10 (18.86)	1 (1.88)	1 (1.88)
Posible	31 (58.49)	10 (18.86)	21 (39.62)	20 (37.74)	4 (7.55)	4 (7.55)
Presente	10 (18.86)	5 (9.43)	5 (9.43)	5 (9.43)	0	0
ESTRATEGIA DE PROPAGACIÓN		PRESENTE		TIPO DE PROPÁGULO		
		spp. (%)		Hipógeo	Bulbilo	Axilar
Reproducción. Sexual		41 (77.35)		-	-	-
Propagación vegetativa (clonal)		38 (71.07)		35 (66.04)	5 (9.43)	5 (9.43)

Agave (82 spp.)

REPRODUCCIÓN		PROPAGACIÓN		VEGETATIVA (FREC)		
SEXUAL (FREC)		Ausente	Presente	TIPO DE PROPÁGULO		
spp. (%)	spp. (%)	spp. (%)	spp. (%)	Hipógeo	Bulbilo	Axilar
Ausente	19 (23.17)	0	19 (23.17)	19 (23.17)	5 (6.10)	0
Posible	48 (58.53)	17 (20.73)	31 (37.80)	27 (32.93)	9 (10.98)	1 (1.22)
Presente	15 (18.29)	8 (9.76)	7 (8.53)	7 (8.53)	1 (1.22)	0
ESTRATEGIA DE PROPAGACIÓN		PRESENTE		TIPO DE PROPÁGULO		
		spp. (%)		Hipógeo	Bulbilo	Axilar
Reproducción. Sexual		63 (76.82)		-	-	-
Propagación vegetativa (clonal)		57 (69.51)		53 (64.63)	15 (18.29)	1 (1.22)

Cuadro 5.4. Estimación de la producción de estructuras de propagación a lo largo de la vida de diferentes especies del género *Agave*, de acuerdo a diversas fuentes. *A. chrysoglossa* es la única especie perteneciente al subgénero *Littaea*, mientras que las demás especies corresponden al subgénero *Agave*. El porcentaje de semillas producidas en ausencia de polinizadores fue estimado a partir de la cantidad total de semillas producidas por individuo. El número uno indica especies cultivadas por el hombre, aunque también hay poblaciones silvestres. Mientras que el signo de interrogación corresponde a datos no cuantificados para la díaspota en cuestión.

ESPECIE	FRUITOS (CANTIDAD)	SEMIAS (CANTIDAD)	SEMIAS (PORCENTAJE)	REFERENCIAS
① <i>A. angustifolia</i>	?	100	8-15	Granados 1993
<i>A. chrysoglossa</i>	500,000	no	?	Gentry 1972
<i>A. deserti</i>	65,000	no	?	Nobel 1977
<i>A. macroacantha</i>	2,804 153 (5.5%)	3.75 (±0.9) -	2.3-10 -	Este trabajo (c/polinizadores) (Con exclusión de polinizadores)
<i>A. palmeri</i>	38,000 1,600 (4.2%)	no -	? -	Howell y Roth 1981 (c/polinizadores) (Localidad sin polinizadores)
① <i>A. americana</i>	?	-	5	Gentry 1982, Granados 1993
① <i>A. angustifolia</i>	?	?	8-15	Gentry 1982, Granados 1993
<i>A. salmiana</i>	?	-	4-7	Martinez-Morales y Meyer 1985
① <i>A. sisalana</i>	no	2,000-3,000	?	Álvarez 1987
① <i>A. tequilana</i>	no	?	15-20	Granados 1993, Valenzuela 1994
① <i>A. fourcroydes</i>	no	varios	5-8	Gentry 1982, Benítez 1965

Cuadro 5.5. Especies de *Agave* en las que se utiliza el tallo o las hojas por el hombre para obtener bebidas, fibras y/o alimento. Se indica el mecanismo de propagación más probable, de acuerdo a Gentry (1982). El signo de interrogación implica que es posible ese uso, ya que en la fuente original no se especifica. ① Especies cultivadas y silvestres, ② Especies cultivadas y ③ Observación personal.

SUBGRPO	ESPECIE	PRODUCTOS OBTENIDOS			PROPAGACIÓN	
		BEBIDA	FIBRA	ALIMENTO	SEXUAL	CLONAL
<i>Littaea</i>	<i>A. utahensis</i>	-	-	si	posible	hipogeo
<i>Agave</i>	<i>A. akites</i>	?	-	-	posible	hipogeo
	<i>A. glaucilipes</i>	?	-	-	posible	hipogeo
	<i>A. havardiana</i>	?	-	-	si	hipogeo
	<i>A. parryi</i>	?	?	?	no	hipogeo
	<i>A. bovicornuta</i>	mezcal	-	-	posible	
	<i>A. cupreata</i>	mezcal	-	-	posible	
	<i>A. duranguensis</i>	mezcal	-	-	posible	hipogeo
	<i>A. jaiboli</i>	mezcal	-	-	si	
	<i>A. palmeri</i>	mezcal	si	si	posible	hipogeo
	<i>A. shrevei</i>	mezcal	-	si	si	hipogeo
	<i>A. zebra</i>	mezcal	-	-	posible	
	③ <i>A. marmorata</i>	pulque?	-	-	posible	hipogeo
	<i>A. wocomahi</i>	bebida	si	si	si	
	<i>A. neomexicana</i>	-	si	si	posible	hipogeo
	<i>A. colorata</i>	-	-	si	si	hipogeo
	<i>A. fortiflora</i>	-	-	si	posible	hipogeo
	<i>A. subsimplex</i>	-	-	si	posible	hipogeo
	① <i>A. americana</i>	pulque	si	-	no	hipogeo
	① <i>A. atrovirens</i>	pulque	-	-	si	
	① <i>A. hookeri</i>	pulque	-	-	posible	hipogeo
② <i>A. mapisaga</i>	pulque	-	-	no	hipogeo	
① <i>A. salmiana</i>	pulque	-	-	no	hipogeo	
① <i>A. angustifolia</i>	mezcal?	si	-	posible	hipo y bulb	
① <i>A. tequilana</i>	tequila	-	-	posible	hipo y bulb	
① <i>A. applanata</i>	-	si	-	posible		
① <i>A. cantala</i>	-	si	-	no	hipo y bulb	
① <i>A. fourcroydes</i>	-	si	-	no	hipo y bulb	
② <i>A. sisalana</i>	-	si	-	no	hipo y bulb	
TOTAL	29	16	9	8	22	

Cuadro 5.6. Especies de *Agave* que son consumidas a nivel de: (a) escapo y (b) flores. Se indica asimismo, el tipo de estrategia de propagación que presentan. El número uno fue citado por Martínez-Morales y Meyer 1985, el número dos corresponde a especies que son depreedadas en el Valle de Tehuacán (Arizaga, observación personal) y las especies restantes fueron citadas por Gentry 1982.

(a)						
SUBGRUPO	ESPECIE					
<i>Litaea</i>	<i>A. peacockii</i>	-	ganado	-	posible	
	<i>A. pelona</i>	insectos	ganado	-	si	
	<i>A. potrerana</i>	-	ganado	-	si	
	<i>A. utahensis</i>	-	ganado	-	posible	hipogeo
<i>Agave</i>	<i>A. deseti</i>	b. cimarrón	ganado	-	posible	hipogeo
	<i>A. palmeri</i>	roedores	ganado	-	posible	hipogeo
	<i>A. parryi</i>	-	ganado	-	no	hipogeo
	<i>A. shawii</i>	-	ganado	-	posible	hipogeo
	<i>A. macroaculmis</i>	-	-	si	si	
	ⓐ <i>A. marmorata</i>	-	-	si	posible	hipogeo
	ⓐ <i>A. salmiana</i>	-	-	si	posible	hipogeo
TOTAL	10	3	8	3	10	

<i>Litaea</i>	<i>A. ornithobroma</i>	aves	-	posible	hipogeo
	<i>A. pelona</i>	insectos y roedores	si	si	
	<i>A. kerchovei</i>	-	si	posible	hipo y axilar
	<i>A. stricta</i>	-	si	no	hipogeo
<i>Agave</i>	<i>A. moranii</i>	-	si	posible	
	ⓐ <i>A. potatorum</i>	-	si	posible	
TOTAL	6	2	5	5	

Cuadro 5.7. Fauna asociada a las inflorescencias de diferentes especies de magueyes que potencialmente pueden participar en un sentido positivo o negativo sobre la biología de la polinización de las flores. El asterisco representa especies del subgénero *Littaea*, mientras que los demás especies pertenecen al subgénero *Agave*.

ESPECIE	FAUNA VISITANTE	CITA
	Diversos insectos y aves (como colibríes: Trochilidae)	Gentry 1982
<i>A. deserti</i>	Murciélagos (Phyllostomidae) Diversos insectos y aves (como colibríes: Trochilidae)	Gentry 1982 Granados 1993
* <i>A. lechuguilla</i>	Diversa fauna diurna y nocturna (como polillas)	Freeman y Reid 1985 Silva et al. 1998
<i>A. macroacantha</i>	Escarabajos (Tenebrionidae) Abejas y abejorros robadores de polen (Hymenoptera) Avispas robadores de néctar (Hymenoptera) Mariposas diurnas y microlepidópteros Polillas y esfingidos (Piralidae, Noctuidae, Sphingidae) Colibríes (Trochilidae) Murciélagos (Phyllostomidae) Murciélagos (Phyllostomidae) Escarabajos diversos (Coleoptera)	Este trabajo
<i>A. palmeri</i>	Abejas (<i>Xylocopa</i>) y abejorros (<i>Bombus</i> ; Hymenoptera) Microlepidópteros y esfingidos (Sphingidae) Colibríes (Trochilidae) Murciélagos (Phyllostomidae)	Schaffer y Schaffer 1971 Howell y Roth 1981 Gentry 1982 Waring y Smith 1987
<i>A. salmiana</i>	Aves perchadoras (<i>Icterus</i> , <i>Colaptes</i> , <i>Toxostoma</i> , <i>Melanotis</i> , <i>Diglossa</i>) Colibríes (<i>Eugenes</i> , <i>Amazilia</i> y <i>Hylocharis</i>) Abejorro (Hymenoptera)	Martínez del Río y Eguiarte 1987
* <i>A. schottii</i>	Esfingidos (Lepidoptera) Colibríes (Trochilidae)	Schaffer y Schaffer 1971
* <i>A. toumeyana</i>	Abejas (<i>Xylocopa</i> ; Hymenoptera)	Schaffer y Schaffer 1971
* <i>A. utahensis</i>	Abejas (<i>Xylocopa</i> ; Hymenoptera)	Granados 1993

Cuadro 5.8. Frecuencia de establecimiento de plántulas sexuales y vástagos vegetativos para diversas especies de *Agave* bajo condiciones naturales, y las causas que provocan su mortalidad, de acuerdo con diversos autores.

<i>A. deserti</i>	raro	común (rizomas)	Mortalidad denso-independiente y herbivoría de semillas	Nobel 1977
<i>A. lechuguilla</i>	raro	común (rizomas)	Mortalidad denso-independiente	Freeman 1973,
<i>A. macroacantha</i>	raro	común (hijuelos y rizomas)	Mortalidad denso-independiente herbivoría de semillas y plántulas	Este trabajo
<i>A. parryi</i>	raro	común (rizomas)	Mortalidad denso-independiente	Freeman y Reid 1975
Diversas especies	raro	común (rizomas)	Mortalidad denso-independiente	Gentry 1972, 1982

Cuadro 5.9. Especies de agave en las que Gentry (1982) ha reconocido introgresiones y los híbridos resultantes. Entre asteriscos se indica las especies pertenecientes al subgénero *Littaea*, mientras que las demás pertenecen al subgénero *Agave*. Se indica, asimismo, el grupo del subgénero al que pertenece cada especie. El signo de interrogación corresponde a híbridos que comparten características muy similares a los padres, o bien, individuos cuya taxonomía no ha sido aún aclarada, por lo que potencialmente pueden corresponder a nuevas especies.

ESPECIE HÍBRIDA	ESPECIES PARTICIPANTES	GRUPO DEL SUBGÉNERO
* <i>A. glomeruliflora</i>	* <i>A. lechuguilla</i> X <i>A. gracilipes</i>	Marginatae vs. Parryanae
<i>A. gracilipes</i>	* <i>A. lechuguilla</i> X <i>A. neomexicana</i>	Marginatae vs. Parryanae
* <i>A. peacockii</i>	<i>A. marmorata</i> X * <i>A. kerchovei</i>	Marmoratae vs. Marginatae
<i>A. promontori</i>	<i>A. aurea</i> X <i>A. capensis</i>	Campaniflorae
* <i>A. pumila</i>	* <i>A. lechuguilla</i> X * <i>A. victoria-reginae</i>	Marginatae
<i>A. fourcroydes</i>	<i>A. sp1</i> X <i>A. sp2</i>	
<i>A. sisalana</i>	<i>A. sp3</i> X <i>A. sp4</i>	
?	* <i>A. lechuguilla</i> X <i>A. havardiana</i>	Marginatae vs. Parryanae
?	* <i>A. lechuguilla</i> X * <i>A. lophantha</i>	Marginatae
?	<i>A. americana</i> X <i>A. scabra</i>	Americanae
?	<i>A. americana</i> X <i>A. salmiana</i>	Americanae vs. Salmianae
?	<i>A. angustifolia</i> X <i>A. rhodacantha</i>	Rigidae
?	<i>A. applanata</i> X <i>A. durangensis</i>	Ditepalae
?	<i>A. hookeri</i> X <i>A. inaequidens</i>	Crenatae
?	<i>A. deserti</i> X <i>A. mckelveyana</i>	Deserticolae
?	<i>A. deserti</i> X <i>A. moranii</i>	Deserticolae
?	<i>A. palmeri</i> X <i>A. chrysantha</i>	Ditepalae
?	<i>A. palmeri</i> X <i>A. shrevei</i>	Ditepalae
?	* <i>A. victoria-regianae</i> X <i>A. scabra</i>	Marginatae vs. Americanae)

BIBLIOGRAFÍA

- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. *En: O. Solbrig (ed.) Demography and evolution in plant populations. Botanical Monographs Vol 15. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pags. 89-106.*
- Aguilera, N. 1970. Suelos de las zonas áridas de Tehuacán, Puebla y sus relaciones con las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 15: 51-63.
- Alcorn, S. M., S. E. McGregor y G. Olin. 1962. Pollination requirements of the organ-pipe cactus. *Cactus and Succulent Journal of America* 34(5): 134-138.
- Álvarez, A. 1986. Inflorescencias de Agaváceas. *Revista del Jardín Botánico Nacional de la Habana, Cuba, Vol VII (2): 2-14.*
- Álvarez, A. 1987. Sistemática y filogenia de la familia Agavácea Endlicher. Tesis Doctoral. Facultad de Biología, Jardín Botánico Nacional. Universidad de la Habana.
- Álvarez, A. 1989. Distribución geográfica y posible origen de las Agaváceas. *Revista del Jardín Botánico Nacional de la Habana, Cuba, Vol X (1): 25-36.*
- Álvarez, T. y L. González-Quintero. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-165.
- Anderson, R.C. y O.L. Louck. 1973. Aspects of the Biology of *Trientalis borealis* Raf. *Ecology* 54: 798-808.
- Arias, S., S.Gama y L.U. Guzmán. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Cactaceae A.L. Juss. Fascículo 14. Instituto de Biología-UNAM. México, 146 pags.
- Arita, H. T. y D. E. Wilson. 1987. Long-nosed bats and agaves: the tequila connection. *Bats* 5(4): 3-5.
- Arizaga, S. y E. Ezcurra. 1995. Insurance against reproductive failure in a semelparous plant: bulbil formation in *Agave macroacantha* flowering stalks. *Oecologia* 101: 329-334.
- Arroyo-Cabrales, J., R. R. Hollander y J. K. Jones, Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian species* 291: 1-5.
- Baker, H.G. 1986. Yuccas and yucca moths - a historical commentary. *Annals of Missouri Botanical Garden* 73: 556-654.
- Barbour, R. W. y W. H. Davis. 1969. Bats of America. University of Kentucky Press, Lexington, Kentucky, USA.

- Barker, D.A. 1997. Behavior of the genus *Agave* in cultivation. Agavaceae symposium. 7th IOS Inter-Congress. The Huntington, San Marino, California, USA., del 25-29 de septiembre, pag 9.
- Barkham, J.P. 1980. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) I. Clonal growth, seed reproduction, mortality and the effects of density. *Journal of Ecology* 68: 607-634.
- Baskin J.M. y C.C. Baskin. 1971. The ecological life history of *Agave virginica* L. in Tennessee Cedar Glades. *The American Midland Naturalist* 86: 449-462.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1995. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. Omega, Barcelona.
- Benítez, F. 1965. El drama de un pueblo y una planta: Ki, vida y pensamiento de México. FCE, México.
- Berlanga, C. A., L.A. González y H. Franco. 1992. Metodología para la evaluación y manejo de lechuguilla en condiciones naturales. Folleto Técnico No. 1. SARH- INIFA. Centro Regional del Noreste, Campo Experimental "La Saucedá", Saltillo, Coahuila, México, 22 pags.
- Bertin, I.R. 1982. Paternity and fruit production in trumpet creeper (*Campsis radicans*). *The American Naturalist* 119: 694-709.
- Bishop, G.F., A.J. Davy y R.L. Jefferies. 1978. Demography of *Hieracium pilosella* in a breck grassland. *Journal of Ecology* 66: 615-629.
- Bogler, D.J. 1995. Systematics of *Dasyliirion*: Taxonomy and molecular phylogeny. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 56: 69-79.
- Böhm, W. 1979. Methods of studying root systems. Springer-Verlag. Berlin, 188 pags.
- Bormann, F.H. y G. Berlyn. 1981. Edad y tasa de crecimiento de los árboles tropicales. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. CECSA, México.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, 743 pags.
- Butanda-Cervera, A., C. Vázquez-Yanes y L. Trejo. 1978. La polinización quiropterófila: una revisión bibliográfica. *Biótica* 3: 29-35.
- Callaghan, T.V. 1984. Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge, *Uncinia meridensis*. *J. Ecology* 72: 529-546.
- Callen, E.O. 1965. Food habits of some precolumbian mexican indians. *Economic Botany* 19: 335-343.

- Castorena-Sánchez, I., R.M. Escobedo y A. Quiroz. 1991. New cytotaxonomical determinants recognized in six taxa of *Agave* in the sections *Rigidae* and *Sisalanae*. *Canadian Journal of Botany* **69**: 1257-1264.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican Mammals. En: Mares, M.A. y D.J. Schmidly (eds.). *Topics in Latin American Mammalogy: history, biodiversity and education*. University of Oklahoma Press, Norman, USA, pags. 167-197.
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* **62**: 315-344.
- Cockrum, E.L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats Family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zool.* **62**: 181-202.
- Cockrum, E.L. y Y. Petryszyn. 1991. The long-nosed bat, *Leptonycteris*: An endangered species in the southwest? Occasional Papers, *The Museum, Texas Tech. University* **142**: 1-32.
- Colunga-GarcíaMarín, P., J. Coello-Coello, L. Espejo-Peniche y L. Fuentes-Moreno. 1993. Agave studies in Yucatán, Mexico. II. Nutritional value of the inflorescence peduncle and incipient domestication. *Economic Botany* **47**: 328-334.
- Colunga-GarcíaMarín, P. y F. May-Pat. 1993. Agave studies in Yucatán, México. I. Past and present germplasm diversity and uses. *Economic Botany* **47**: 312-327.
- Cook, R.E. 1979. Asexual Reproduction: A further consideration. *The American Naturalist* **113**: 769-772.
- Cook, R.E. 1983. Clonal plant populations. *American Science* **71**: 244-253.
- Cook, R.E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds.). *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press. New Haven, pags. 259-300.
- Craig, D.J., M. T. Hoffman, D.C. Lightfoot, G.S. Forbes y W.G. Whitford. 1993. Pollination ecology of *Yucca elata*. *Oecologia* **93**: 12-517.
- Crawley, M. J. 1993. *Glim for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, USA, 379 pags.
- Cruden, R.D., S. Kinsman, R.E. Stockhouse y Y.B. Linhart. 1976. Pollination, fecundity and distribution of moth-flowered plants. *Biotropica* **3**: 204-210.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford University Press. New York.

- Dahlgren, R.M.T., H.T. Clifford y P.F. Yeo. 1985. The families of Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag. New York, 520 pags.
- Dávila, A. P., J. L. Villaseñor, L. R. Medina, R. A. Ramírez, T. A. Salinas, J. Sánchez-Ken y L. P. Tenorio. 1993. Listados florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, UNAM, México.
- DeLameter, R. y W.C. Hodgson. 1986. *Agave arizonica*: a perplexing problem. *Agave* 2: 9-10.
- Dobzhansky, T. 1975. Genética del proceso evolutivo. Editorial Extemporáneos, México, 463 pags.
- Draper, N. y H. Smith. 1981. Applied regression analysis. Second edition, J. Wiley & Sons, New York, 709 pags.
- Easterla, D. A. 1972. Status of *Leptoncyteris nivalis* in Big Bend National Park, Texas. *The Southwestern Naturalist* 17: 287-292.
- Eguiarte, L. 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dahlgren (Asparagales): análisis molecular sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae *sensu* Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 56: 45-56.
- Eguiarte, L. y A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous Agavaceae. *The Southwestern Naturalist* 32: 169-178.
- Eguiarte, L. y A. Búrquez. 1988. Reducción en la fecundidad en *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose, una agavácea polinizada por murciélagos: los riesgos de la especialización en la polinización. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48: 147-149.
- Eguiarte, L., C. Martínez del Río y H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19: 74-82.
- Eltheringer, J.R. 1985. Annuals and perennials of warm deserts. *En*: B.F. Chabot y D.A. Mooney (eds.). *Physiological Ecology of North Plant Communities*. Chapman & Hall, pags. 162-180.
- Ellstrand, N.C. y M.L. Roose. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant. *American Journal of Botany* 74: 123-131.
- Eriksson, O. 1989. Seedling dynamic and life history in clonal plants. *Oikos* 55: 231-238.
- Eriksson, O. 1992. Evolution of seed dispersal and reclutment in clonal plants. *Oikos* 63: 439-444.
- Faegri, K., y L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. Oxford.

- Felger, R.S. y M.B., Moser. 1970. Seri use of *Agave*. *Kiva* 35: 159-167.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez y L. L. Sternberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75.
- Flores-Martínez, A. 1994. Papel de *Mimosa luisana* en la estructura de la comunidad y su relación con *Neobuxbaumia tetetzo* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis Doctoral. Centro de Ecología-UNAM, 104 pags.
- Freeman, C.E. 1973. Some germination responses of lechuguilla (*Agave lechuguilla* Torr.) *The Southwestern Naturalist* 18: 125-134.
- Freeman, C.E. 1975. Germination responses of a New Mexico population of parry agave (*Agave parryi* Engelm. var. *parryi*) to constant temperature, water stress, and pH. *The Southwestern Naturalist* 20: 69-74.
- Freeman, C. E. y W. H. Reid. 1985. Aspects of the reproductive biology of *Agave lechuguilla* Torr. *Desert Plants* 7: 75-80.
- Galván, R. 1990. El género *Agave* en el Valle de México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 35: 30-34.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones climáticas de la República Mexicana). 4ª edición. Instituto de Geografía, UNAM, México, 217 pags.
- García-Mendoza, A. 1995. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. En: Linares, E., P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elias (eds.). Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques. Universidad Nacional Autónoma de México, pags. 51-75.
- García-Mendoza, A. y R. Galván. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 56: 7-24.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. En: R. L. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter (eds.). Biology of bats of the New World. Family Phyllostomidae. Part III. Spec. Publ. Mus., *Texas Tech. Univ.* 16: 1-441.
- Gentry, H. S. 1972. The agave family in Sonora. U.S. Dep. Agric., Handbook No. 399, Washington DC, USA, 195 pags.
- Gentry, H. S. 1976. La simbiosis hombre-agave. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 11: 16-23.
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of continental North America. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA, 670 pags.

- Gentry, H. S. 1983. The many kinds of species in *Agave*. *Agave* 1: 4-5, 12-14.
- Gómez-Pompa, A. 1963. El género *Agave*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 8: 3-25.
- Gonçalves y Lima, O. 1956. El maguey y el pulque en los códices mexicanos. Fondo de Cultura Económica, México, 275 pags.
- González, M. y R. Galván. 1992. El maguey (*Agave* spp.) y los Tepehuanes de Durango. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 37: 3-11.
- Granados, D. 1993. Los agaves en México. Universidad Autónoma Chapingo, México, 252 pags.
- Granick, E.B. 1944. A karyosystematic study of genus *Agave*. *American Journal of Botany* 31: 283-298.
- Grime, J.L. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester, 291 pags.
- Hernández, S.L. 1995. Análisis cladístico de la familia Agavaceae. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 56: 57-68.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London.
- Harper, J.L. 1985. Module, branches, and the capture of resources. *En*: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds.). *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press. New Haven, pags. 1-33.
- Hartnett, D.C. y F.A. Bazzaz. 1985. The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in an abandoned field. *Journal of Ecology* 73: 407-413.
- Herrera, J. 1987. Flower and fruit biology in Southern spanish mediterranean shrub lands. *Annals Missouri Botanical Garden* 74:69-78.
- Hodgson, W.C. y G.P. Nabhan, L. Ecker. 1989. Conserving rediscovered *Agave* cultivars. *Agave* 3: 9-11.
- Howell, D.J. 1972. Physiological adaptations in the syndrome of chiropterophily with emphasis on the bat *Leptonycteris Lydekker*. Ph. D. Thesis. Univ. Arizona.
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats. *The American Naturalist* 114: 23-49.
- Howell, D. J. y D.L. Hart. 1980. Optimal foraging in glossophagine bats: when to give up. *The American Naturalist* 115: 696-704.

- Howell, D. J. y N. Hodgkin. 1976. Feeding adaptations in the hair and tongue of nectar-feeding bats. *Journal of Morphology* 148: 329-336.
- Howell, D. J. y B.S. Roth. 1981. Sexual reproduction in *Agave*: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology* 62: 1-7.
- Hunziker, J. 1981. Evolutionary relationships of the species of *Larrea*. En: Campos, L.E., T.J. Mabry y S. Fernández (eds.). *Larrea*. 2ª edición. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. México, Pags. 49-56.
- Jonsson, B.O., I. Jónsdóttir y N. Cronberg. 1996. Clonal diversity and allozyme variation in populations of the arctic sedge *Carex bigelowii* (Cyperaceae). *Journal of Ecology* 84: 449-459.
- Jordan, P.W. y P.S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonora Desert. *American Journal of Botany* 66: 1079-1084.
- Lieberman, M., D. Lieberman. 1985. Simulation of growth curves from periodic increment data. *Ecology* 66: 632-635.
- Lieberman, D., M. Lieberman, G. Hartshorn y R. Peralta. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 97-109.
- Lock, G.W. 1985. On the scientific and practical aspect of sisal (*Agave sisalana*) cultivation. En: C. Cruz, L. del Castillo, M. Robert y R.N. Ondarza (eds.). Simposio sobre biología y aprovechamiento integral del henequén y otros agaves. CICY, México, pags. 99-119.
- Lojan, L. 1967. Cálculo de la edad en árboles sin anillos anuales. *Turrialba* 4: 419-429.
- Macedo, E.J. 1950. El manual del magueyero. Editorial Bartolomé Turcco, México, 157 pags.
- Martínez del Río, C. y L. E. Eguiarte. 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: comparisons among hummingbirds and perching birds. *Condor* 89: 57-363.
- Martínez-Morales, R. y S.E. Meyer. 1985. A demographic study of Maguey verde (*Agave salmiana* spp. *crassispina*) under conditions of intense utilization. *Desert Plants* 7: 61-64, 101-103.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination in a tropical forest: its uses in the study of gap dynamics. *Journal of Ecology* 76: 700-716.
- Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez-Buylla. 1995. Ecología de las poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.

- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1998. How old are tropical forest tree? *Trends in Plant Science* 3: 400-404.
- Matuda, E. 1963. Iconografía de los agaves mexicanos. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 8: 74.
- McCullagh, P. y Nelder J.A. 1983. *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, London.
- McGregor, S. E., S. M. Alcorn y G. Olin. 1962. Pollination and pollinating agents of the saguaro. *Ecology* 43: 259-267.
- McVaugh, R. 1989. Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Bromeliaceae to Dioscoreaceae. Vol 15. The University of Michigan Herbarium. Ann. Arbor., pags. 120-283.
- Meyrán, G.J. 1980. Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán. *Sociedad Mexicana de Cactología*, 50 pags.
- MNCP. 1988. El maguey: árbol de las maravillas. Museo Nacional de Culturas Populares, México, 178 pags.
- Moran, R. 1964. Floración de *Agave goldmaniana* a los 31 años. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 9: 87-88.
- Nabhan, G. P. y T.H. Fleming. 1993. Endangered mutualisms. *Conservation Biology* 7: 457-459.
- NAG 1986. The Generalised Linear Interactive Modelling System Release 3.77 Manual. Numerical Algorithms Group, Oxford.
- Niering, W.A., R.H. Whittaker y C.H. Lowe. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142: 15-23.
- Nobel, P.S. 1976. Water relation and photosynthesis of a Desert CAM plant, *Agave deserti*. *Plant Physiology*. 58: 576-582.
- Nobel, P.S. 1977. Water relations of flowering of *Agave deserti*. *Botanical Gazette* 138: 1-6.
- Nobel, P.S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* 62: 310-317
- Nobel, P.S. 1985. Water relations and CO₂ uptake of *Agave deserti* - special adaptations to desert climates-. *Desert Biol.* 7: 51-56.
- Nobel, P.S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press, New York, 270 pags.

- Nobel, P.S. 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University Press, USA, 166 pags.
- Nobel, P.S. y A.G. Valenzuela. 1987. Environmental responses and productivity of the CAM plant, *Agave tequilana* W. *Agricultural Forest Meteorology* 39: 319-334.
- Noble, J.C., A.D. Bell y J.L. Harper. 1979. The population biology of plant with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology* 67: 983-1008.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystem: environment and producers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25-51.
- Oyama, K. 1993. Are age and height correlated in palm *Chamaedorae tepejilote* (Palmae)? *Journal of Tropical Ecology* 9: 381-385.
- Peters, E.M. 1993. Variaciones microclimáticas de un desierto intertropical en el Centro de México: algunas implicaciones sobre la vegetación. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, 63 pags.
- Pinkava, D.J. y M.A. Baker. 1985. Chromosome and hybridization studies of agaves. *Desert Plants* 7: 93-100.
- Piña, I. 1971. Zona ixtlera. *Cactácaes y Suculentas Mexicanas* 16: 27-35.
- Pitelka, L.F. y J.W. Ashmun. 1985. Physiology and Integration of ramets in clonal plants. En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds.). *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press. New Haven, pags. 399-435.
- Pyke, D.A. y J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67: 240-245.
- Ramírez de Arellano, F. 1996. Escurrimiento caulinar y eficiencia arquitectural para la captación de agua en cinco especies de plantas del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM. México, 54 pags.
- Rangel, S. y R. Galván. 1992. Notas sobre el género *Agave* en el Valle del Mezquital. *Cactácaes y Suculentas Mexicanas* 37: 93-99.
- Raphael, D.O. y P.S. Nobel. 1986. Growth and survivorship of ramets and seedling of *Agave deserti*: influences of parent-ramet connections. *Botanical Gazette* 147: 78-83.
- Real, L. A. y B. J. Rathcke. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72: 49-155.
- Rivera, J.E. 1995. Estudio Ecológico de *Agave marmorata* Roehl. en el Valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, México, 49 pags.

- Robert, M.L., J.L. Herrera, J.L. Chan y F. Contreras. 1992. Micropropagation of *Agave* spp. *En: Y.P.S. Bajaj (ed.) Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 19. High-Tech and Micropropagation III.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 307-329 pags.
- Ruvalcaba, M.J. 1983. El maguey manso: historia y presente de Epazoyucan, Hidalgo. Dpto. Industrias Agrícolas, Serie Ciencias Sociales No. 4. Universidad Autónoma Chapingo, México.
- Rzedowsky, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 27: 52-65.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, Mexico.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14: 3-21.
- Schaffer, W. M. y M. V. Schaffer. 1977. The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and nectar production in four Arizona agaves. *The Southwestern Naturalist* 22: 157-168.
- Schnabel, A. y L.J. Hamrick. 1990. Organization of genetic diversity within and among populations of *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 77: 1060-1069.
- Sharma, A.K. y U.C. Bhattacharyya. 1962. A cytological study of the factors influencing evolution in *Agave*. *Cellule* 62: 259-279.
- Silander, J.A. Jr. 1985. Microevolution in Clonal Plants. *En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds.) Population biology and evolution of clonal organisms.* Yale University Press, New Haven, pags. 107-152.
- Silva, A.M., A. Cadaval y L. Eguiarte. 1988. Ecología evolutiva de *Agave lechuguilla* Torr. en un gradiente latitudinal. Resúmenes del II Simposio Internacional sobre Agaváceas. VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México, D. F. del 18 al 24 de octubre.
- Slauson, L. 1994. Pollination ecology studies of *Agave chrysantha* Peebles and *Agave palmeri* Engelm. (Agavaceae). Resúmenes del Primer Simposio Internacional sobre Agaváceas. Instituto de Biología, UNAM, México, pags. 20-21.
- Smith, E.C. 1965. Flora, Tehuacán Valley. *Fieldiana Botany* 31: 107-143.
- Sokal, R.R., F.J. Rohlf. 1981. Biometry. Second edition. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 887 pags.

Solbrig, O.T., M.A. Barbour, J. Cross, G. Goldstein, C.H. Lowe, J. Morello y T.W. Yang. 1977. The strategies and community patterns of desert plants. *En*: G.H. Orian y O.T. Solbrig (eds.). *Convergent evolution in warm Deserts. An examination of strategies and patterns in Deserts of Argentina and The United States.* Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pa., pags. 69-106.

Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument. *Ecology* 50: 825-834.

Stephenson, G.A. 1981. Flowers and fruit abortions: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.

Tamm, C.O. 1972. Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behavior of *Primula veris* on permanent plots. *Oikos* 23: 157-166.

Thomas, A.G. y H.M. Dale. 1975. The role of seed reproduction in the dynamics of established populations of *Hieracium floribundum* and comparison with that of vegetative reproduction. *Canadian Journal of Botany* 53: 3022-3031.

Turner, R.M., S.M. Alcorn, G. Olin y J. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127: 95-102.

Tissue, D.T. y P.S. Nobel. 1988. Parent-ramet connections in *Agave deserti*: influences of carbohydrates on growth. *Oecologia* 75: 266-271.

Tuttle, M. D. 1995. Saving North America's beleaguered bats. *National Geographic* 188: 37-57.

Valenzuela, A.G. 1994. El agave tequilero: su cultivo e industrialización. Editorial Agata, Guadalajara, México, 119 pags.

Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación con plantas nodrizas en desiertos. Tesis de doctorado. Centro de Ecología-UNAM.

Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-970.

Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12: 103-119.

Valiente, L. 1991. Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM, 65 pags.

Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50: 135-149.

- Waring, G.L. y R.L. Smith. 1987. Patterns of faunal succession in *Agave palmeri*. *The Southwestern Naturalist* 32: 489-497.
- Watson, M.A. 1984. Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in clonal plant. *The American Naturalist* 123: 411-426.
- Werner, P.A. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia* 20: 197-201.
- Widén, M. 1992. Sexual reproduction in a clonal gynodioecious herb *Glechoma hederaceae*. *Oikos* 63: 430-438.
- Widén, B. y M. Widén. 1990. Pollen limitation and distance-dependent fecundity in female of the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederaceae* (Lamiaceae). *Oecologia* 83: 191-196.
- Wilson, D.E. 1988. Maintaining bats for captive studies. En: Kunz, T.H. (ed.). Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. pags. 247-263.
- Willson, M.F. y P.W. Price. 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31: 495-511.
- Willson, M.F. 1983. Plant reproductive ecology. Ed. John Wiley. New York.
- Worbes, M. y W.J. Junk. 1989. Dating tropical tree by means of ^{14}C from bomb tests. *Ecology* 70: 503-507.
- Zavala-Hurtado, J.A. 1982. Estudios ecológicos en el Valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basado en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biótica* 7: 99-120.