

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



**"BIOLOGIA FLORAL DE POBLACIONES
SILVESTRES Y CULTIVADAS DE
PHASEOLUS COCCINEUS L."**

V.M.L. 1979

T E S I S

que para obtener el título de

B I O L O G O

p r e s e n t a :

JOSE ALBERTO BURQUEZ MONTIJO

México, D. F.

Junio de 1979



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS

INTRODUCCION	1
I ANTECEDENTES HISTORICOS	1
II SISTEMAS REPRODUCTIVOS	2
i) Generalidades	2
ii) Tipos de sistemas reproductivos en plantas	3
iii) Evidencias experimentales e hipótesis	4
iv) Sistemas reproductivos en diferentes comunidades	9
v) Sistemas reproductivos y la relación Polen-Ovulos	13
III ASPECTOS ENERGETICOS	14
i) Ecología de la polinización y sus relaciones energéticas	14
IV POLINIZACION EN LA FAMILIA LEGUMINOSAE	21
V POLINIZACION EN <u>PHASEOLUS VULGARIS L.</u> <u>PHASEOLUS LUNATUS L.</u>	24
VI POLINIZACION EN <u>PHASEOLUS COCCINEUS L.</u>	25
OBJETIVOS	29
MATERIAL Y METODOS	30
I SITIOS DE ESTUDIO	30
i) Sitio 1: "La Cima"	30
ii) Sitio 2: Huitzilac, Mor. Cultivado abonado y no abonado	33
iii) Sitio 3: Huitzilac silvestre	36
iv) Sitio 4: Nepopualco	37
v) Sitios adicionales	42
II METODOS	43
1 Fase de observación	43
i) Observaciones planta-polinizador	43
ii) Fenología	44
2 Fase experimental	43
i) Concentración y abundancia del nectar	45
ii) Cuento del número de partes florales en condiciones naturales.	46
iii) Proporciones Polen/Ovulos	47
iv) Cruzas artificiales	47
v) Comparaciones estadísticas	48

RESULTADOS Y DISCUSION	49
1 Visitantes y polinizadores	49
2 Conducta de los polinizadores	53
3 Fenología	54
4 Concentración y abundancia del nectar	65
5 Coloración	70
6 Comparación entre poblaciones	72
6.1 Comparación entre poblaciones: número promedio de flores por inflorescencia	72
6.2 Comparación entre poblaciones: producción de frutos y semillas número de semillas por fruto	75
6.3 Comparación entre poblaciones: peso de las semillas	79
6.4 Comparación entre poblaciones: proporciones Polen/Ovulos, número de granos de polen por antera, número de óvulos por ovario	82
7 Resultados de las cruas artificiales	
CONCLUSIONES	93
BIBLIOGRAFIA	95

PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS

El hombre siempre se ha fascinado con la contemplación de los contrastantes colores de las mariposas y las flores que estas visitan, desde los antiguos Neanderthal, hasta nosotros, producto de las grandes metrópolis de concreto y metal. Por otro lado, el estudio de las coadaptaciones entre los polinizadores y las flores es un campo que permite la fuerte interacción de dos disciplinas que se han mantenido disyuntas en alto grado dentro de la Biología: Zoología y Botánica y que para un biólogo resultan fascinantes también. Así pues, teniendo ambos elementos y la mentalidad práctica de trabajar con una especie de interés económico y que se encuentra profundamente arraigada en nuestro pueblo, surgió este trabajo.

Agradezco al Dr. José Sarukhán K. su valiosa asesoría, dirección y apoyo y sus siempre acertados comentarios y sugerencias. A los miembros del jurado Alfonso Delgado, Enrique González, Daniel Piñero, Víctor Toledo y José Sarukhán por su cuidadosa revisión y sus críticas al manuscrito final. A todos los compañeros del laboratorio de Ecología, especialmente a Oscar Chávez, Daniel Piñero, Miguel Franco y Miguel Martínez por sus valiosas y acaloradas discusiones. A Francisco Espinoza por la identificación de muchos de mis colectas botánicas, a Fernando Vite la revisión y crítica del manuscrito final y a Pilar Fernández las salidas al campo en las que conocí a

al frijol ayocote.

Agradezco a Alfonso Delgado del Colegio de Postgraduados, Chapingo, la identificación de algunos himenópteros y a Alberto Ramos también del Colegio de Postgraduados, sus oportunos comentarios en torno a los frijoles. A Mario Butze del Instituto de Biología UNAM, la identificación de las especies de dípteros visitantes de esta planta. Al Sr. Gabino García y a toda su familia, especialmente a su hijo Reyes, quienes siempre me brindaron una mano en el trabajo y un delicioso taco y un vaso de pulque al final de la jornada, además de facilitarme sus milpas de frijol con las cuales se llevó a cabo la parte de poblaciones cultivadas de esta tesis.

Finalmente a Gela mi esposa, quien contribuyó grandemente con sus discusiones y críticas al trabajo, además de que ella elaboró la versión final de esta tesis.

Este trabajo se realizó en el laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología UNAM, bajo la dirección del Dr. José Sarukhán K.

INTRODUCCION

I ANTECEDENTES HISTORICOS*

Las bases empíricas de la polinización se extienden mucho en el pasado (como lo son los métodos de polinización de las palmas datileras o las higueras por los egipcios y sumerios), sin embargo la investigación se inició formalmente en el s. XVIII con los trabajos de Dobbs (1750) y Muller (1751) a los que siguieron los de Koeireuter (1761-1766) y Sprengel (1793). La importancia de estos primeros trabajos reside en el descubrimiento de muchos mecanismos y características florales que intervienen en la polinización y fertilización subsecuente como son: la presencia de guías de nectar y nectarios, la atractividad de la corola, mecánica floral, transferencia de polen entre estructuras reproductivas (v.gr. polinización cruzada, autopolinización) para llevar a cabo la fertilización e hibridización. Estos aspectos básicos son la piedra fundamental de la ecología de la polinización.

Los trabajos de Hermann y Fritz Müller, F. Delpino, P. Knuth y E. Loew durante el siglo pasado, han sido cuidadosamente recopilados por Leenderth van der Pijl (1960-1961), en

*Esta parte se basa principalmente en las recopilaciones históricas realizadas por Meeuse (1961), Percival (1965), Faegri & van der Pijl (1971) y Proctor & Yeo (1973).

la que se revive, a través de una serie de trabajos cristalizados en forma de libro, muchas de las investigaciones clásicas en polinización, principalmente el sistema de clasificación de síndromes propuesto por Federico Delpino de 1868 a 1875. van der Pijl reconoce formalmente una serie de clases florales (síndromes de la polinización) con base en los agentes transportantes, tipo de transporte, hora en que se presenta la antesis, color, olor forma y profundidad de la flor, guías de nectar, etc. encontrando tendencias de carácter general entre el agente transportante y la forma o "tipo" floral. Estas clases en muchos casos presentan fronteras difusas, pero tienen un claro centro de diferenciación (Delpino, 1868-1875; van der Pijl, 1960-1961; Percival, 1965; van der Pijl & Dodson, 1966; Baker & Hurd, 1968; Faegri & van der Pijl, 1971; Proctor & Yeo, 1973).

II SISTEMAS REPRODUCTIVOS

i) Generalidades

La selección natural mas que actuar sobre mutaciones incide sobre combinaciones génicas, esto lleva implícitamente la afirmación de que la recombinación como promotora del proceso evolutivo tiene tanta o mayor importancia que las mutaciones (Stebbins, 1950). El tamaño y estructura de las poblaciones y los sistemas genéticos afectan la recombinación de manera diferencial, en este párrafo nos referiremos solo a

estos últimos poniendo especial énfasis en los tipos de reproducción.

El término sistemas genéticos acuñado por Darlington (1958), se refiere a la maquinaria cromosómica (número forma y cambio en los cromosomas, mutaciones cromosómicas) y a los tipos de reproducción, siendo quizá estos últimos, tanto o más importantes que los primeros en el cambio evolutivo (Stebbins, 1950).

ii) Tipos de sistemas reproductivos en plantas.

En vegetales la diversidad de sistemas reproductivos parece ser mayor que en animales ya que la abundancia relativa de cada sistema reproductivo parece estar más uniformemente distribuida en las plantas (Stebbins, 1950; Faegri & van der Pijl, 1971; Proctor & Yeo, 1973).

La reproducción en plantas superiores puede asumir dos formas básicas: reproducción asexual y reproducción sexual. En el primer caso se produce la replicación de un mismo genotipo ya sea por apomixis, esto es la producción de semillas diploides por la duplicación de los cromosomas maternos sin fusión de gametas, o por reproducción vegetativa, que involucra el establecimiento de partes diploides de la planta madre a partir, por lo general, de estructuras especializadas (estolones, rizomas, bulbos, cormos, etc.). En el caso de la reproducción sexual, esta comprende un gradiente de sistemas

de recombinación, desde sistemas totalmente cerrados como es el caso de plantas que presentan cleistogamia obligada y en las que para producir frutos no se precisa de polinizadores hasta plantas xenógamas, que presentan fenómenos de autoincompatibilidad, dioicismo, protandria y protoginia, o maduración diferencial de ovarios y anteras, y heterostilia, como mecanismos para promover la polinización cruzada y por consiguiente liberar gran parte de la variabilidad en las plantas que la presentan, a diferencia de las plantas autógamas, que aún cuando pueden tener una alta variabilidad genética potencial a nivel de población, esta no se manifiesta a nivel de progenie, ya que existe muy poco intercambio genético entre individuos y estos se comportan como ínsulas poco variables. La descendencia obtenida por reproducción sexual y asexual es de esperarse diferente ya que la progenie asexual esta dada por una estandarización mitótica mientras que la sexual representa una diversificación alcanzada por meiosis (Williams, 1975; Tabla 1).

iii) Evidencias experimentales e hipótesis.

La función de los sistemas genéticos (sistemas reproductivos, sistemas de recombinación, sistemas de cruzamiento) es la de establecer un balance entre las demandas contrastantes de adecuación inmediata y flexibilidad genética en poblaciones naturales. Diferentes organismos presentan diferentes requerimientos, sin embargo encontramos en condiciones naturales un gran

espectro de sistemas reproductivos; desde abiertos, hasta restringidos y cerrados (Grant, 1975; Stebbins, 1950), ambos parecen ser igualmente exitosos en condiciones naturales.

Stebbins (1950), conjunta la información genética y ecológica sobre sistemas reproductivos y muestra que los sistemas productores de adecuación están correlacionados con hábitats pioneros, mientras que aquellos productores de gran variabilidad, lo están con hábitats clímax. Grant (1958; 1975) demuestra que diferentes estados en el desarrollo de comunidades vegetales presentan diferentes estrategias reproductivas, argumento la vez apoyado por un gran cúmulo de evidencias experimentales (Stearns, 1977). Esta suposición descansa en el hecho de que existe, una mucho mayor asignación energética a eventos reproductivos en especies fugitivas en hábitats intermitentemente abiertos, que en especies de hábitats naturales abiertos (v.gr. zonas áridas y desiertos) o densamente pobladas-cerrados-bosques y selvas). Esto último, establece un balance entre fecundidad y selección estabilizante. En hábitat cerrados, por ejemplo, un bosque clímax, los eventos reproductivos suceden periódicamente y existe una gran eliminación de plántulas. Bajo estas condiciones, restricciones a sistemas reproductivos abiertos no son necesarias para la preservación de la constancia reproductiva. Ya que estas poblaciones tienen grandes potencialidades genéticas y sistemas genéticos que les permiten expresar esta variabilidad, es probable que la constancia se mantenga principalmente por selección estabilizante (Grant,

1975). Mientras que en especies colonizadoras, las demandas en el potencial reproductivo son contrastantes con aquellas de habitats no perturbados. Al invadir un área perturbada, el crecimiento poblacional no está fuertemente limitado y por lo tanto es ventajoso que el máximo de cigotos lleven combinaciones génicas bien adaptadas, (Grant 1975). Esto se alcanza solo a través de sistemas reproductivos cerrados, (v. gr. autopolinización y en extremo apomixis), los cuales están caracterizados por eventos de recombinación esporádicos (Baker, 1974) que promueven variabilidad y diferenciación en biotipos.

Solbrig (1976) propone un modelo que entra en contradicciones con la tendencia general en cuanto a sistemas reproductivos. Este modelo predice las condiciones bajo las cuales se favorecería la autogamia o alogamia, con base en el patrón de distribución, densidad local, grado de predecibilidad ambiental y longevidad de semillas y adultos como variables independientes determinantes de la eficiencia en producción de semillas y heterogeneidad de la progenie. Las conclusiones que se desprenden del modelo son cuatro:

1. La polinización cruzada es el sistema favorecido en las fanerógamas. La autopolinización será favorecida solo cuando las inversiones reproductivas totales sean bajas y el costo-beneficio en adecuación también sea bajo.
2. La autogamia será el sistema reproductivo prevalente en poblaciones pequeñas y agrupadas.

3. La autogamia estará presente en plantas de ciclo de vida corto, ya que a expensas de la polinización cruzada se da un incremento en adecuación por unidad de costo, y por que las plantas pequeñas dedican menor energía a la reproducción.
4. En ambientes poco predecibles, será favorecida la polinización cruzada y lo contrario sucederá en ambientes muy predecibles.

El modelo funciona para predecir los sistemas reproductivos en diferentes especies del género Leavenworthia (Solbrig & Rollins, 1977) y falta ser probado en otras especies. Sin embargo, las evidencias experimentales sugieren tendencias contrarias, en muchos casos, a las afirmaciones anteriores, y hasta que no se tenga un esquema complementario, evidencias experimentales - modelos teóricos, no podrán aclararse de manera fina, los factores determinantes en el funcionamiento global de los diferentes sistemas reproductivos, en comunidades naturales. Se precisa además, de datos empíricos de carácter general para determinar el valor selectivo diferencial que tienen las diversas variables abióticas y bióticas, de las cuales solo tenemos indicaciones vagas de su impacto sobre los sistemas reproductivos, esto es, cuales y de que tipo son los factores que mas los afectan. El modelo de Solbrig parece altamente sugestivo, pero carece de amplias bases experimentales y, las deducciones de Stebbins y Grant, aún cuando tienen un gran soporte experimental en cuanto a distribución de sistemas reproductivos a nivel general, carecen de apoyo teórico en forma de modelos que predigan situaciones particulares.

Williams (1975) parece establecer un término medio entre estas dos tendencias sin adoptar la posición radical de Solbrig (1976) ni la conservadora de Stebbins (1950) y Grant (1975), conciliando ambas corrientes (Tabla 1).

Descendencia asexual (mitóticamente estandarizada)	Descendencia sexual (meióticamente diversificada)
Tamaños iniciales grandes	Pequeños
Producción continua	Limitada estacionalmente
Desarrollo cerca del padre	ampliamente dispersada
Desarrollo inmediato	Latencia
Medioambiente predecible al igual que el genotipo óptimo respecto a los paternos	Medioambiente y genotipo impredecibles
Baja tasa de mortalidad	Alta
Baja selección natural	Intensa

TABLA 1

Diferencias esperadas entre la descendencia producida sexual y asexualmente. (tomado de Williams, 1975).

Levin (1975) pone fuertes objeciones respecto al enfoque "clásico" de sistemas reproductivos, ya que este, no toma en

cuenta las presiones que representan la depredación y las enfermedades, lo cual apoya aún más, el aspecto básico de estructurar un cuadro general de modelos, mas datos experimentales de biología floral y relaciones competitivas y de depredación como fuertes modificadores de los sistemas reproductivos.

iv) Sistemas reproductivos en diferentes comunidades.

Existe poca información a nivel de comunidades para los sistemas reproductivos. Las especies mas estudiadas pertenecen a comunidades templadas, mientras que para los ecosistemas tropicales contamos con menor información. Un conocimiento de los sistemas reproductivos, nos permitirá entender los patrones del flujo y diferenciación genética inter e intrapoblacional, lo que redundará en un entendimiento cada vez mayor de los procesos de especiación y las relaciones genéticas entre especies (Bawa, 1974).

Especies colonizadoras: uno de los casos mas documentados sobre sistemas reproductivos se refiere a las especies colonizadoras y, principalmente a las malezas, que tienen importancia económica desde el punto de vista agrícola. En poblaciones de malezas, el caso generalizado es la autogamia (Stebbins, 1950; Fryxell, 1957; Baker, 1965; Mulligan, 1972; Baker, 1974) aún cuando existen algunos casos de alogamia (Mulligan, 1972; Baker, 1974) y de dioicismo, sin embargo

bajo estas condiciones, los agentes polinizadores son el viento o insectos generalizados. La autogamia es una característica derivada (Stebbins, 1950; Baker, 1974) y en malezas es común encontrar en las especies afines, la condición ancestral (alagamia), sin embargo la autogamia (y también la apomixis) no lleva implícita la persistencia de un solo genotipo (caso claro bajo la evidencia de que la selección actúa sobre combinaciones génicas mas que sobre alelos simples), Janzen, 1975; Baker, 1974). Por consiguiente, a pesar de que los sistemas reproductivos prevalentes son cerrados, tenemos un espectro que corre desde alta uniformidad genética, hasta alta variabilidad, ambos casos no son excluyentes, ya que parece ser que la alta variabilidad poblacional es un importante factor en el establecimiento en nuevas áreas, mientras que para poblaciones ya establecidas y en plena expansión, se favorece selectivamente la autopolinización (Allard, 1965). Baker (1974) concilia esta posible paradoja de manera muy simple; la estrategia de un genotipo de propósitos generales no es incompatible con la variabilidad genética, simplemente es cuestión de hablar de genotipos que pueden dar una variabilidad poblacional muy grande, mas que de un genotipo individual poco variable, debido a la continua autogamia.

Las malezas son elementos cosmopolitas y, no se han encontrado diferencias fundamentales correlacionadas con su presencia en regiones geográficas disímolas en cuanto a fac-

tores medioambientales. Son de especial interés por otro lado, las interacciones continuas entre las malezas y sus parientes cultivados, ya que las malezas parecen actuar como reservorios de plasma germinal que fluye periódicamente hacia los cultivos (Harlan, 1965). Los casos que ilustran esto, son numerosos y en ciertas instancias, las malezas parecen ser la posición ancestral en diferentes cultivos; por ejemplo Capsicum (Pickersgill, 1971), o Euchlaena que han influenciado fuertemente las características del maíz a través de hibridización interespecífica e infiltración genética (De Wet, Harlan & Grant, 1971; Galinat, 1971).

En zonas templadas, parecen ser la regla los sistemas reproductivos abiertos, los cuales son alcanzados de dos maneras diferentes: la flora especializada de estas regiones se extendió grandemente a partir del enfriamiento gradual que comenzó durante el Terciario y culminó con las glaciaciones del Pleistoceno (Dorf, 1960 in Baker & Hurd, 1968). Esto trajo como consecuencia, grandes extensiones dominadas por muy pocas especies, lo que aparentemente llevó a una reversión en los mecanismos de polinización de entomofilia, a anemofilia, lo que sin duda representó una ventaja en condiciones de alta densidad y baja predecibilidad respecto a los polinizadores (Baker & Hurd, 1968). La coníferas y angiospermas como Salix, Quercus, Lithocarpus, Alnus, etc. y muchas gramíneas de pradera, ejemplifican esta tendencia. El segundo caso se refiere a la entomo-

filia, esta desempeña un papel sumamente importante en dicotiledoneas de praderas, en los estratos arbustivo y herbáceo de bosques templados y en zonas desérticas (Baker, 1959) y, aún en la flora ártica, parece ser que los dípteros son visitantes relativamente frecuentes, aunque un gran porcentaje de esta es autógena. En el caso de anemofilia, la floración es sincrónica y de corta duración, mientras que en plantas entomófilas, esta es mas larga y no presenta una sincronización perfecta.

Para las zonas cálido-húmedas, se han hecho relativamente, pocos estudios. De las diferentes formas de crecimiento, las más estudiadas han sido árboles. Las primeras especulaciones respecto a sus tipos de reproducción, sugerían un alto grado de autopolinización, basándose estas, en que existía una floración asincrónica y de que los polinizadores restringían sus visitas a plantas muy cercanas (Corner, 1954; Fedorov, 1966), o de que dada la estructura tan compleja en la vegetación, los movimientos entre árboles serían muy restringidos (Baker, 1959). No fue sino hasta 1969, en que Ashton propuso que la alogamia sería un mecanismo generalizado en selvas tropicales y, Bawa (1974) demostró que un 86% de las especies en una comunidad tropical, poseían mecanismos promotores de la polinización cruzada. Se ha demostrado además que los insectos presentan grandes capacidades de desplazamiento (Janzen, 1971; Frankie & Baker, 1974; Frankie, Opler & Bawa, 1976).

Los mecanismos de polinización en vegetación tropical, conducen esencialmente a la xenogamia, y esto se ve evidenciado por la prevalencia de dioicismo o fuertes barreras de auto-incompatibilidad. Sin embargo, existe la posibilidad de que dada la baja densidad y los pequeños tamaños poblacionales efectivos, conduzcan a cierta proporción de autogamia. La prueba final, está en la demostración de que existan altos grados de heterogeneidad genética (Bawa, 1974).

En montañas tropicales es frecuente la autogamia, Docters van Leewuen (1933) demostró que un gran porcentaje de la flora de las montañas de Java es autógena y se tienen ciertas evidencias de que el mismo caso puede estar ocurriendo en las montañas tropicales mexicanas, (Búrquez y Franco, 1978). El síndrome de polinización mejor representado en estos últimos ecosistemas, parece ser el de ornitofilia, debiéndose posiblemente a las ventajas competitivas obtenidas a través de un mayor éxito reproductivo respecto a plantas con otros síndromes de polinización (Cruden, 1972).

v) Sistemas reproductivos y la relación Polen-Ovulos.

Cruden (1976, 1977a, 1977b), propone el conteo de la relación número de granos de polen sobre el número de óvulos (P/O) como una medida del tipo de sistema reproductivo. Las bases en la proposición del cociente P/O descansan en el hecho evidente, de que el gasto en granos de polen depende de la prede-

cibilidad del agente transportante; así pues en plantas cleistógamas encontraremos P/O muy pequeños y, en plantas anemófilas P/O desproporcionadamente grandes, existiendo además una estrecha correlación entre los diferentes estadios sucesionales y la P/O, correspondiendo valores mayores a plantas de estadios tardíos y menores en fases tempranas. Respecto a sistemas reproductivos se encontró que las relaciones P/O están en concordancia con la "hipótesis clásica" (v.gr. Stebbins, 1950; 1958; Baker, 1959; Grant, 1975). Lo anterior, es una evidencia más de que los sistemas reproductivos responden en gran medida a las interacciones impuestas por el tipo de hábitat (con todo su contingente de presiones bióticas) (Tabla 2).

Además, los P/O tienen un valor práctico de suma importancia por la facilidad con que puede predecirse el sistema reproductivo de una planta en particular, contando el número de granos de polen totales por flor y dividiéndolos entre el número de óvulos presentes en el ovario de la misma.

III ASPECTOS ENERGETICOS

i) Ecología de la polinización y sus relaciones energéticas.

Los aspectos evolutivos en la relación polinizador-planta han sido estudiados principalmente a la luz de coadaptaciones morfológicas. Sin embargo, el aspecto de recompensas energéticas ("energetic rewards") ha sido muy poco tratado, siendo este quizá, el factor atractivo más importante, ya que los pre-

TABLA 2

Relaciones entre las proporciones polen-óvulos sistemas reproductivos y estadios sucesionales (según Cruden, 1976)

Proporciones P/O	Número de poblaciones	Sistema reproductivo	Estadio sucesional	Número de poblaciones	Proporciones P/O
27.7 ± 3.1	7	Autogamia obligada	Alta perturbación	23	134.6 ± 23.5
168.5 ± 22.1	20	Autogamia facultativa	Temprano	24	588.7 ± 100.3
796.6 ± 87.7	38	Xenogamia facultativa	Tardío	23	1877.4 ± 423.6
5859.2 ± 936.5	25	Xenogamia	Tardío Polinizadores confiables	15	7251.5 ± 1396.1

15

supuestos energéticos de los polinizadores están fuertemente relacionados con los ofrecimientos calóricos de las plantas (Heinrich & Raven, 1972). El grado de constancia y fidelidad de un polinizador dependerá entonces, de dos factores: morfología funcional y la relación entre demandas energéticas y cantidad de energía recolectable de las flores (eficiencia en el forrajeo) (Hainsworth & Wolf, 1972; Stiles, 1971; Heinrich, 1975). La cantidad de energía brindada al polinizador estará además correlacionada con los movimientos entre flores y plantas; si la energía ofrecida por flor es muy grande, habrá una restricción en los movimientos mientras que, si esta es escasa, el polinizador aprenderá a evitar dichas flores. Estos eventos tendrán una gran influencia en el equilibrio dinámico de los sistemas reproductivos. Con base en esta información, podemos establecer una analogía entre la conducta del polinizador y la de un depredador, siendo la respuesta evolutiva de la presa (la planta) la maximización en su descubrimiento y explotación (Heinrich, 1975).

Butler (1945), fue uno de los primeros en poner en evidencia, que existían dos factores de carácter energético muy importantes en la atracción de polinizadores: la abundancia y concentración del nectar. Las diferencias entre los gastos energéticos de diferentes polinizadores, pueden ser grandes, de tal manera que las cantidades específicas de nectar por flor que permitan la polinización cruzada, están relacionadas con las

tasas características de gasto de los polinizadores. En plantas melitófilas, encontraremos invariablemente cantidades mucho menores que en plantas ornitófilas. Por ejemplo, en el primer caso, las abejas y abejorros que se posan en las flores tienen gastos aproximados de 0.08 cal/min, mientras que un colibrí promedio, gasta más o menos, 11 cal/min, (Heinrich & Raven, 1972). Así mismo la concentración de azúcares tiene relaciones con el tipo de polinizador (Tabla 3), encontrándose que los néctares de flores ornitófilas son más diluidos que los de cualquier otro polinizador, lo que posiblemente está relacionado con los efectos de la viscosidad sobre las tasas de extracción (Baker, 1975).

Además de los azúcares, en ciertos casos los lípidos desempeñan un papel energético importante, (Vogel, 1969; Faegri & van der Pijl, 1971; Baker & Baker, 1975). El néctar también contiene otros compuestos importantes, como aminoácidos y proteínas, pero el papel de estos es nutricional esencialmente, ya que su aportación energética es escasa (Baker & Baker, 1973a, 1973b, 1975).

Heinrich y Raven (1972), con base en la correlación existente entre la temperatura y gasto energético en termoregulación (la evidencia indica que los grupos más avanzados de polinizadores son endotérmicos), proponen que las flores, ofrecerán mayor energía a bajas temperaturas, respecto a aquellas que flo-

TABLA 3

Concentración de azúcar en el nectar de
varios tipos de polinización floral en el sudeste
de Jamaica, calculados de Percival (1974)

Tipo de Polinización	Número de especies	Media (%)	Rango (%)
Colibríes	9	21	13 - 30
Mariposas	13	22	13 - 44
Abejas solitarias	6	25	16 - 50
Avispas	8	24	13 - 49
Moscas	5	20	16 - 23
Escarabajos	-	-	-
Hormigas	25	20	5 - 50
<u>Thrips</u>	11	22	5 - 40
<u>Apis mellifica</u>	14	21	19 - 27
TOTAL	39	23	5 - 50

según Baker (1975)

recen a temperaturas mayores, o que estas estarán mucho más densamente distribuidas, de tal forma que puedan ser visitadas en rápida sucesión. Asimismo, a partir de estas suposiciones, predicen que los sistemas reproductivos estarán reflejados en las ofertas energéticas. En la naturaleza se encuentran dos estrategias contrastantes respecto a los ofrecimientos en néctar para obtener polinización cruzada; en un caso, existen colonias muy densas, a la vez que inflorescencias con numerosas florecillas que ofrecen muy poco néctar, que sin embargo, puede ser colectado, ya que el gasto energético en búsqueda y vuelo inter-planta es bajo; el otro caso, se refiere al ofrecimiento de cantidades copiosas de néctar en poblaciones muy dispersas de tal manera que sea redituable al polinizador el gasto energético en búsqueda y traslado entre diferentes plantas o poblaciones. Estas dos estrategias pueden mantener un balance energético con el polinizador. Una excepción de esto lo encontramos en las orquídeas, que no establecen relaciones energéticas con el polinizador, ya que no ofrecen néctar y "engañan" al visitante, éstas pueden ser polinizadas por animales en una sola visita, debido a que el transporte de polen es masivo (polinias), en eventos separados tanto en espacio como en tiempo.

En regiones templadas, las plantas zoófilas generalmente crecen en colonias densas y sus polinizadores por lo general son organismos cuyas demandas energéticas son bajas (Diptera,

Hymenoptera, Lepidoptera) mientras que, en regiones tropicales parecen darse dos tendencias respecto al tipo de polinización. Estas fueron identificadas por primera vez por Janzen (1971); la primera ellas, se refiere a la floración sincrónica de una especie en épocas muy precisas en el año, habiendo así una fuente grande de energía que puede ser explotada por un gran número de polinizadores con bajas demandas calóricas. En la segunda tendencia, los polinizadores con grandes requerimientos energéticos como colibríes, esfinges, abejas grandes y murciélagos, explotan plantas que florecen durante todo el año y que producen pocas flores con inmensas cantidades de néctar. Los patrones de visita de estos polinizadores son muy constantes y, siguen un "camino de polinización" ("trapline", polinización nomádica). De esta manera entonces, las plantas consiguen servicios de polinización cruzada y, al existir menores recompensas energéticas, los polinizadores las evitarán, esto puede tener dos consecuencias: o una tendencia al aumento en néctar ofrecido, como resultado de la producción diferencial de semillas por plantas lo suficientemente atractivas, o el paso a sistemas reproductivos autógamos (Heinrich & Raven, 1972; Levin, 1973; Búrquez y Franco, 1978).

En regiones de elevada altitud, parece ser que la frecuente ocurrencia de plantas entomófilas autógamas, se debe a que los ofrecimientos energéticos son relativamente bajos para polinizadores capaces de termoregulación (v.gr. Bombus spp)

además de que estos son relativamente escasos dadas las condiciones locales de impredecibilidad del clima, mientras que las plantas ornitófilas, tienen un éxito mucho mayor en polinización cruzada. Los colibríes, son animales con altos requerimientos energéticos, pero son altamente constantes en condiciones de clima desfavorable (Cruden, 1972).

IV POLINIZACION EN LA FAMILIA LEGUMINOSAE

La familia Leguminosae, se encuentra entre una de las mas grandes familias de angiospermas, presenta una gran variedad en tipos florales, estructuras reproductivas y de dispersión. Junto con las compuestas y las orquídáceas, representan una gran fuente de alimento para muchos polinizadores, además de animales superiores y el hombre (Leppik, 1966).

Leppik (1963, 1966) discute las presiones de selección que han ejercido los himenópteros en la evolución de un patrón floral entre las Leguminosas, desde una flor típicamente pentámera -muy cercano al tronco de las Rosales- hasta una complicada estructura zigomórfica, como la que presentan las papilionadas o la reducción en pétalos de las mimosoideas.

Muchas leguminosas han sido estudiadas en su comportamiento reproductivo y polinización, siendo los visitantes mas comunes abejas y abejorros (Darwin, 1858, 1876; Hawkins, 1961;

Knuth, 1895-1905; Blackwall, 1971; Platt, Hill & Clark, 1974; Kendall & Smith, 1975; Tasei, 1976; etc.), aún cuando hay reportes de ornitofilia (Toledo, 1974; Cruden & Toledo, 1976) y quiropterofilia (Baker & Harris, 1957).

La subfamilia Papilionoideae, comprende un gran número de géneros que se explotan comercialmente como fuentes alimenticias, de consumo humano directo, (Phaseolus, Vicia, Pisum, Cajanus, Glycine), o indirecto, (Trifolium, Medicago, Lotus, Melilotus, Lupinus), o con fines de ornato, (Lathyrus, Clitoria, Pisum, Phaseolus).

El síndrome característico de la subfamilia es la entomofilia, (melitofilia), destacándose entre los polinizadores más importantes en regiones templadas: Bombus spp, Apis mellifera, Megachile spp, Nomia spp, Osmia spp, Andraena spp y Halictus spp (Free, 1970), mientras que en los trópicos existe una gran diversidad de síndromes como son los casos contrastantes de ornitofilia en Erythrina, quiropterofilia en Parkia y el gran número de abejas tropicales que polinizan Cassia, Lonchocarpus, Acacia, Phaseolus, etc.

Piper (1926) en una revisión de la subtribu Phaseolinae, caracteriza a la misma por la presencia de un estilo "barbado" y de pedúnculos nudosos, es decir, con glándulas pedicelares. La diferenciación entre especies del género Phaseolus se basó

principalmente en la forma y pubescencia de los foliolos; esto para Piper, merece muy poca confianza y él supone de mayor significado las diferencias en las envolturas florales. El trabajo mas reciente de la revisión del género en Mesoamérica lo están realizando Delgado y Sousa en el Colegio de Postgraduados, Chapingo y en el Instituto de Biología, UNAM respectivamente. Ellos toman en cuenta principalmente, semejanzas en las estructuras florales, mecánica floral, polinización, formación de callos en los pétalos, tamaño y vistosidad de la flor, forma y características del polen, número cromosómico, tamaño y pubescencia de los frutos, forma, tamaño y color de las semillas, caracterización de las plántulas y otros (Delgado, com.pers.; Sousa y Delgado, 1979).

El género Phaseolus está caracterizado por una quilla en espiral dentro de la cual se encuentran los estambres y el pistilo colocados en la misma forma, la presentación del polen es por lo general de tipo secundario, es decir, no directamente de las anteras sino a través de un cepillo situado en la parte superior del estilo. Este, recoge el polen de las anteras y los transporta a la parte exterior de la quilla (Faegri & van der Pijl, 1971).

Los estudios de biología floral en Phaseolus, se han concentrado principalmente en 3 especies bajo condiciones de cultivo: P. vulgaris, P. lunatus y P. coccineus. El estudio de

poblaciones silvestres en la gran mayoría de los casos, se han visto relegados a un segundo plano al igual que el de otras muchas especies que no presentan interés comercial y, para los cuales, no existen datos de carácter particular, aún cuando en este momento ya se empiezan a trabajar un gran número de especies de frijol por Delgado y Sousa (1978).

V POLINIZACION EN PHASEOLUS VULGARIS L. PHASEOLUS LUNATUS L.

En P. vulgaris y P. lunatus se han encontrado grandes porcentajes de autopolinización, Darwin (1876) aisló plantas de P. vulgaris por medio de una red que impedía el paso de los insectos y no encontró diferencias significativas en cuanto a producción de frutos con aquellas plantas que no se habían aislado. Free (1966) confirma este resultado y además de no encontrar diferencias en la producción de frutos, observa que las semillas no son ni mas pesadas, ni dan lugar a plantas mas vigorosas.

Los porcentajes de cruzamiento natural en cultivares de esta especie, varían del 0.0% al 12.99% dependiendo de la variedad, condiciones ambientales, densidad de siembra, etc. (Kristofferson, 1921; Lamprecht, 1929; Mackie & Smith, 1935; Barrons, 1939; Vieira, 1960; Crispín, 1961; Alan & Moh, 1966; Free, 1970).

Para P. lunatus, Amos (1943) encontró que la exclusión de insectos no mermaba considerablemente la producción.

Barrons (1939) cita porcentajes de cruzamiento entre el 1% y el 89% dependiendo de las condiciones ambientales, disponibilidad de polinizadores y variedad sujeta a estudio. Mackie y Smith (1935) encontraron que esta especie es autopolinizada por Frankiniella occidentalis, (Thysanoptera) y no por himenópteros como era de esperarse; los primeros, dado su pequeño tamaño, pueden penetrar a las flores antes de que se abran y dispersar el polen dentro de las mismas, quizá esta evidencia explique los porcentajes de cruzamiento tan variables que se presentan en esta especie.

VI POLINIZACION EN PHASEOLUS COCCINEUS L.

Se ha considerado el área México-Guatemala como un importante centro de diversificación del género Phaseolus (Vavilov, 1949). El origen de casi todas las especies cultivadas parecen radiar de este centro (Piper, 1926; Bukasov, 1930; Burkhart, 1952; Miranda, 1967). Phaseolus coccineus ocupa una extensa área cubriendo casi por completo Mesoamérica y extendiéndose tan al sur como el Istmo de Panamá y el norte de Colombia. Los cultivares de esta especie, son numerosos y se presentan -además de las montañas mesoamericanas- en Gran Bre-

taña y Estados Unidos de Norteamérica donde han sido cultivados desde finales del siglo pasado. En Africa y Asia, se están haciendo los primeros intentos de cultivo formal (Delgado, com. pers.). En el Altiplano Central Mexicano, se han detectado un gran número de poblaciones silvestres y cultivares recibiendo los primeros, el nombre de "frijol de monte" y "frijol cimarrón" que son utilizados esporádicamente como forraje, sus flores son cocinadas al igual que la flor de calabaza y sus semillas en algunos casos, se utilizan en juegos y para consumo humano (Hernández y Arias, 1978). Los cultivares son designados con el nombre genérico de "ayocote" y el híbrido natural P. coccineus darwinianus (P. coccineus x P. vulgaris), como "acalete" (Hernández, Miranda y Prywer, 1959; Miranda, 1967).

P. coccineus difiere grandemente de P. vulgaris y P. lunatus en cuanto a la producción de semilla sin visitas de insectos (Free, 1970). Darwin (1876) cubrió plantas completas con una red y encontró que la producción de frutos en estas era claramente mas baja que en aquellas que permanecieron descubiertas. Estos mismos resultados los obtuvieron Free (1966), Free y Racey (1968), Blackwall (1971) y Kendall y Smith (1976). Teodoradze (1959), en Georgia (URSS), obtuvo resultados mas variables; un año encontró diferencias significativas en la producción de frutos (plantas aisladas - plantas disponibles a los polinizadores) con una relación 6% - 72%, mas el siguiente año, las diferencias no fueron significativas (63% - 76%).

Las flores producían fruto sin importar las condiciones de manejo de cultivo, sin embargo, esta proporción puede incrementarse al polinizar a mano (Kendall & Smith, 1975) indicando que la polinización natural es insuficiente.

Los requerimientos de polinización en estas tres especies, hasta ahora las mejor conocidas del género, han sido estudiadas principalmente en condiciones de domesticación (v.gr. altas densidades) y, bajo muy diversas situaciones ambientales, lo que provoca una gran variación en los datos obtenidos, pero no invalida las conclusiones generales que de esto se pueden obtener:

- 1) Las tres especies carecen de mecanismos de autoincompatibilidad hasta donde se conoce.
- 2) Los visitantes en general, son los mismos o muy cercanoamente relacionados (Hymenoptera: Apoidea).
- 3) *P. vulgaris* y *P. lunatus*, comparten en general, la habilidad de autopolinizarse automáticamente en un alto grado, esto es, producir frutos sin el concurso de un agente polinizador, debiéndose el transporte de granos anteras → estigma, tan solo a los movimientos de apertura de la flor, mientras que *P. coccineus* sigue esta conducta en mucha menor escala, o no la presenta, lo que posiblemente tiene origen en la mecánica floral.

OBJETIVOS

Los objetivos de este trabajo pueden resumirse de manera general en conocer los sistemas reproductivos y las variables que modifican a estos, en poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L. en medios ambientes diferentes:

1. Conocer los polinizadores y evaluar su importancia en la reproducción de las diferentes poblaciones.
2. Determinar la secuencia de eventos florales en función del tiempo (fenología floral).
3. Evaluar los ofrecimientos energéticos a los polinizadores en cada una de estas poblaciones.
4. Conocer la producción de flores, frutos y semillas como consecuencia de la actividad de los polinizadores, estableciendo la posible existencia de diferencias entre poblaciones.
5. Determinar para cada población, su sistema reproductivo e integrar la información obtenida en este contexto y efectuar el cálculo de las proporciones Polen-Ovulos y, compararlo con los resultados obtenidos con base en las cruces artificiales.

MATERIAL Y METODOS

I SITIOS DE ESTUDIO

Se eligieron 4 sitios de estudio en la región sur del Valle de México y parte norte del Valle de Cuautla, con base en sus características de altitud, clima y vegetación diferentes. Estos cubren un gradiente altitudinal desde los 2200 msnm a los 3000 msnm. Además de estos sitios, se visitaron esporádicamente otros dos, a partir de los cuales se obtuvo información adicional.

i) Sitio 1: "La Cima"

El sitio de mayor altitud (3000 msnm) se encuentra localizado en el kilómetro 41.5 de la carretera federal México-Cuernavaca sobre la serranía del Ajusco que mira hacia el Valle de México, en el costado norte del volcán La Cima en el cual se encuentra la estación del ferrocarril "Cima" (entre los $19^{\circ}07'$ de lat N y $99^{\circ}12'$ de long W) (Figura 1).

Los suelos son de origen volcánico y están compuestos por brechas volcánicas de relleno en las tierras ahora planas y bajas que rodean una serie de pequeñas elevaciones compuestas de bloques de basalto (carta geológica CETENAL, 1971). Estas rocas posiblemente son derivadas de los volcanes Chichinautzin

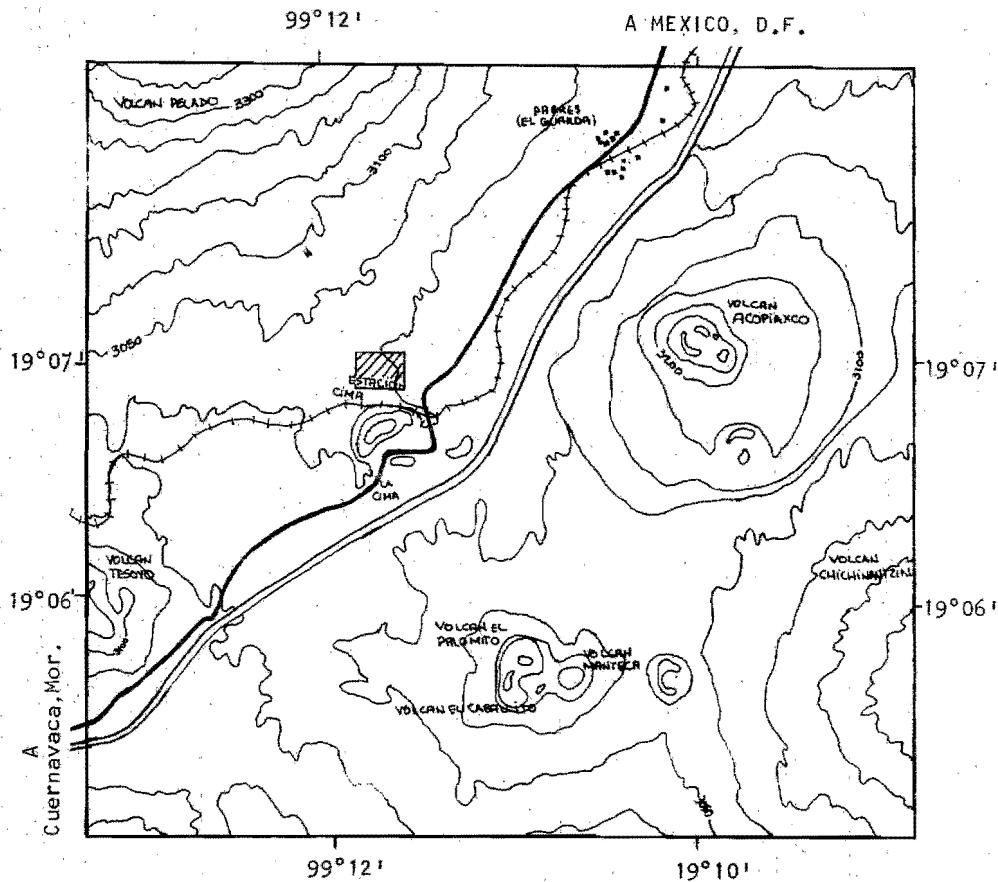


FIGURA 1

Localización del sitio de mayor altitud "La Cima"
 Km 41.5 carretera federal México-Cuernavaca, 19°07' lat N
 99°12' long W, (3000 msnm). Rayado transversal: sitio de estudio.

y Volcán Pelado. Como es el caso de gran parte de la serranía del Ajusco, su origen puede situarse en el Pleistoceno Superior. El tipo de suelo es característicamente andosol siendo muy somero en las elevaciones y un poco más profundo en los sitios planos y de relleno (Rzedowski, 1978).

La vegetación se compone principalmente de un bosque de Pinus rudis como único dominante en el estrato arbóreo y, en algunos casos se presentan individuos aislados de Juniperus monticola spp monticola en las zonas más pedregosas e inaccesibles. En el sotobosque, se pueden observar espesos matorrales de Quercus frutex y algunos madroños (Arbutus xalapensis) achaparrados. Entre las especies herbáceas, están bien representadas las gramíneas, formando en las partes bajas zacatonales densos compuestos por Stipa sp, Festuca sp y Muhlenbergia sp principalmente. Penstemon kunthii y Penstemon campanulatus florecen profusamente durante la época de lluvias, destacando igualmente Geranium potentillaefolium, Ribes microphyllum, Dahlia sp y Eryngium sp. En las laderas norte de los cerros y las cañadas, se encuentran en cierto casos bosques de Abies religiosa bordeados por encinos (Quercus sp).

P. coccineus es muy abundante en estado silvestre en las pequeñas lomas de topografía muy accidentada a la vez que está ausente en las partes planas y de relleno.

La estación climatológica mas cercana a este sitio, se localizó siguiendo las isotermas e isoyetas que cruzaban dicha zona (carta climatológica del Inst. Georg. UNAM, 1970; García, 1973) encontrándose que la estación "Desierto de los Leones, D.F." era presumiblemente la mas cercana a las condiciones de esta localidad (Figura 4). El clima correspondiente a esta zona es semifrío húmedo con un verano fresco y largo, la marcha de la temperatura presenta muy poca oscilación anual y las lluvias se concentran principalmente durante los meses de abril a noviembre; el invierno es mas bien seco, con un porcentaje de lluvia invernal menor del 5% del total anual. La disponibilidad de agua no es quizá el principal factor limitante en el crecimiento vegetal, sino que bajo estas condiciones, la alta incidencia de heladas y las bajas temperaturas promedio invernales, restringen la época de crecimiento principalmente a los meses comprendidos entre mayo y octubre, en los que se registran temperaturas promedio mayores de 10°C, además de que existe una menor ocurrencia de heladas y agua disponible para el crecimiento.

ii) Sitio 2: Huitzilac, Mor. Cultivado abonado y no abonado.

En Huitzilac, Mor. se trabajaron dos milpas de P. coccineus bajo diferentes condiciones. La primera, se sembró añadiendo al suelo abono orgánico de gallina, caballo y ganado vacuno en una cantidad que varía entre 0.35 y 1.0 Kg/m². La densidad inicial de semillas de frijol fue de 4.85 semillas/m². El

segundo sitio cultivado, fue sembrado a una densidad inicial de 2.8 semillas/m² sin adición de abono orgánico. En ambas milpas se sembró maíz a las mismas densidades que el frijol, en un área de 2500 m² sembrada por esta asociación. El frijol característicamente es de guía con desarrollo simultáneo (Hernández, Ramos y Martínez, 1979). Estas milpas se encuentran localizadas en las cercanías del pueblo (19°02' lat N y 99°17' long W) a 2500 msnm aproximadamente (Figura 2). Los campos de cultivo se hallan sobre pendientes pronunciadas formando terrazas de c. 100 m de largo por 5 m de ancho con un desnivel de 1 a 2 m. Los suelos son andosoles relativamente profundos con buen drenaje y con un origen de rocas ígneas basálticas.

El inicio de las labores de campo se dió en el mes de abril, hasta finales de mayo se empezó la siembra de ambos cultivos, los cuales emergieron a mediados de junio. Cuando las plantas de maíz tenían 20 cm y 50 cm aproximadamente se hicieron escardas, para aflojar la tierra y cubrir las raíces adventicias de este. La cosecha, al final de la estación reproductiva, se llevó a cabo hasta finales de diciembre.

En Huitzilac, Mor. existe una estación meteorológica que funciona desde 1961. Los datos correspondientes a esta, se procesaron hasta el año de 1977 y con base en ellos se obtuvo la clasificación climática para la zona. En Huitzilac impera un clima mucho menos severo que el existente en "La Cima" siendo este, el templado mas húmedo de los subhúmedos, con una

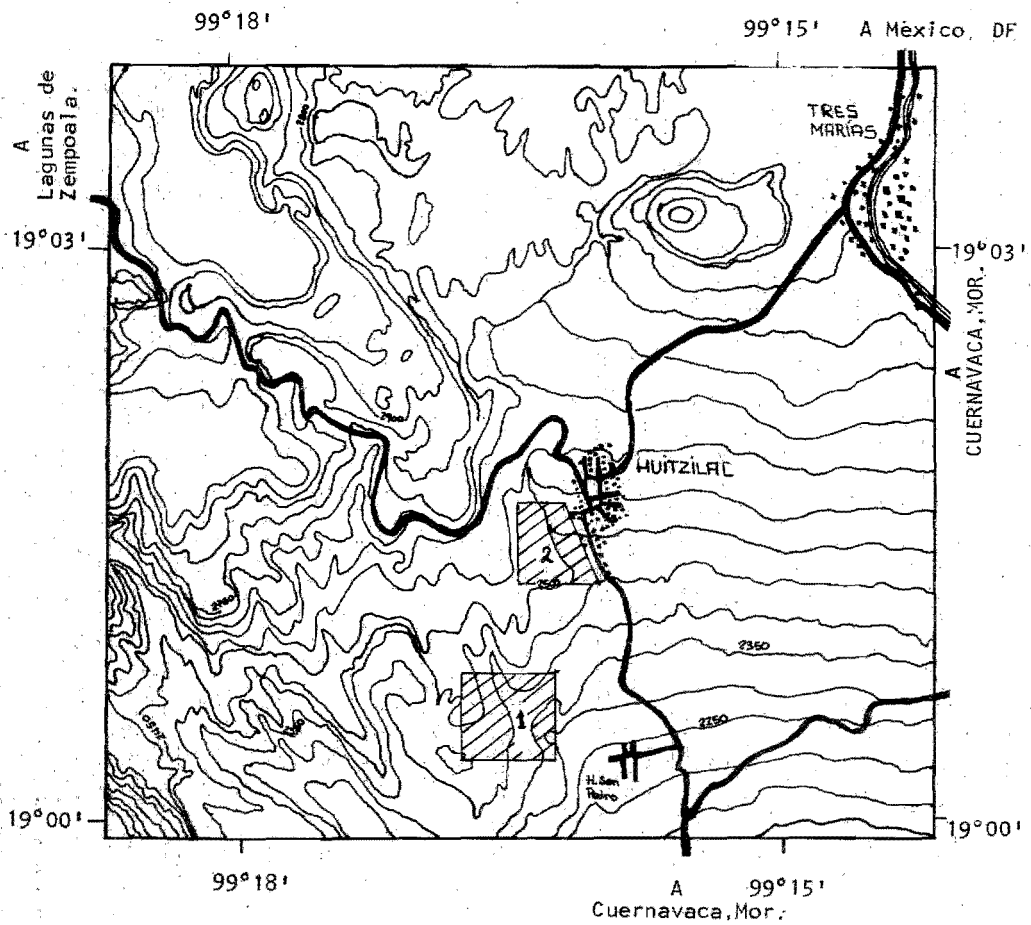


FIGURA 2

Localización de los cultivos (1) y población silvestre de Huitzilac, Mor. (2). Rayado transversal; sitios de estudio.

marcha anual de la temperatura isoterma. Al igual que el sitio anterior, presenta un verano largo y fresco, con régimen de lluvias de verano y con dos épocas de sequía durante el invierno. Entre los meses de junio a octubre, existe una alta disponibilidad de agua (Figura 4), sin embargo, las épocas de sequía no son tan drásticas que impidan el crecimiento vegetal, como lo evidencian la gran cantidad de especies perennifolias y el cultivo sin riego de especies frutales poco resistentes a la sequía. Por otro lado, el número de heladas anuales es muy bajo comparativamente con el sitio anterior, aunque la nubosidad por lo general es mayor.

iii) Sitio 3: Huitzilac silvestre.

Un poco mas abajo del poblado de Huitzilac, sobre las montañas que bordean a Huertas de San Pedro (c. 2300 msnm, entre los 19°00' y 19°01' lat N y 99°16' y 99°17' long W), (Figura 2) se localizó una población silvestre de P. coccineus. Los suelos son andosoles someros derivados de rocas ígneas basálticas (carta geológica CETENAL, 1975).

La vegetación característica de la zona la componen principalmente bosques de encino (Quercus spp) como dominantes, con Pinus, Tilia, Arbutus, Budleia, Alnus y Cupresus aff. lindleyi, dispersos entre el bosque. Además, en las zonas abiertas es característico el cultivo del capulín (Prunus serotina subsp. capuli) y del tejocote (Crataegus pubescens)

los cuales crecen casi en condiciones silvestres. En cuanto a las especies herbáceas y arbustivas, pueden citarse diversas especies de los géneros Lupinus, Vicia, Desmodium, Trifolium, Dalea, Salvia, Rubus, Macroptilium, Calliandra, Erythrina, y las epífitas Tillandsia y Peperomia principalmente.

En el caso de las milpas fueron características las leguminosas Crotalaria, Trifolium, Astragalus, Dalea; las compuestas Bidens, Helianthus, Gnaphalium, Tagetes y otras especies; Chenopodium, Rumex, Castilleja. etc. que son arvenses acompañantes de la asociación maíz-frijol.

iv) Sitio 4: Npopualco.

A la altura de los kilómetros 51-54 de la carretera panorámica Xochimilco-Oaxtepec, se localizó el sitio de estudio de menor altitud (2200-2300 msnm aprox.). Este se encuentra entre el volcán El Aire y el Cerro Tezoyo, sobre una curva muy pronunciada de la carretera, entre las coordenadas 19°01 lat N y 98°55' y 98°56' long W (Figura 3). Las rocas características de la zona son ígneas básicas de origen reciente; los suelos son andosoles de textura limosa, relativamente profundos y bien drenados. El tipo de vegetación es muy similar al de Huitzilac: bosques de encino, bosques de pino-encino con intrusiones de algunas especies tropicales (leguminosas, especialmente Acacia, Calliandra y Erythrina).

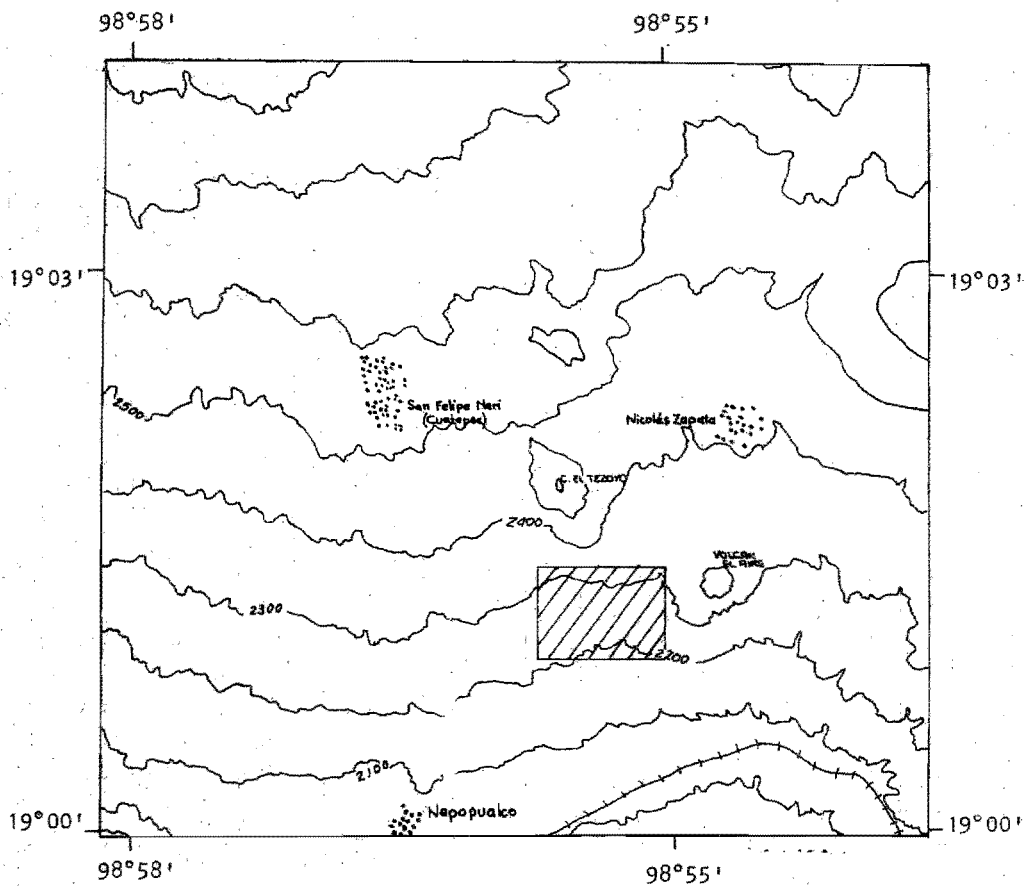


FIGURA 3

Localización del sitio de menor altitud "Nepopualco" Km 51-54 carretera panorámica Xochimilco-Oaxtepec, Mor. Rayado transversal: sitio de estudio.

Para el sitio de menor altitud (Km 51-54) se utilizó, en la elección de la estación meteorológica, el mismo criterio que en el caso del de mayor altitud, localizándose la estación "Atlatlahucan" como la mas cercana, que presumiblemente reflejaba las condiciones de este sitio. El tipo de clima, es semicálido del grupo de los cálidos, subhúmedo, con la época de lluvias concentrada en los meses de abril a noviembre y con una sequía pronunciada al principio y al final del año. Las condiciones, en relación a los otros dos sitios de estudio, difieren además, en que la temperatura promedio anual es mucho mas elevada, en la ausencia casi total de heladas y en la presencia de una sequía intraestival que es perceptible, aunque muy leve. La disponibilidad de agua está restringida a los meses de mayo a octubre (Figura 4) lo que limita la época de crecimiento de la vegetación, aún cuando en las cañadas, no parece faltar agua durante todo el año produciendo asociaciones vegetales muy características.

La figura 4 y la tabla 4 ilustran de manera gráfica y con mas detalle las características y descripción climática de cada sitio, así como el gradiente en orden creciente de precipitabilidad ambiental: "La Cima" --> Huitzilac --> Nepopualco, expresado como la varianza del número promedio anual de días con heladas, entre años.

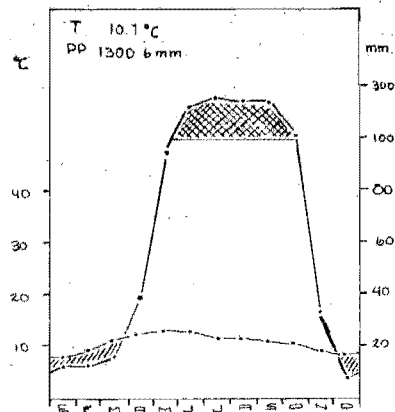
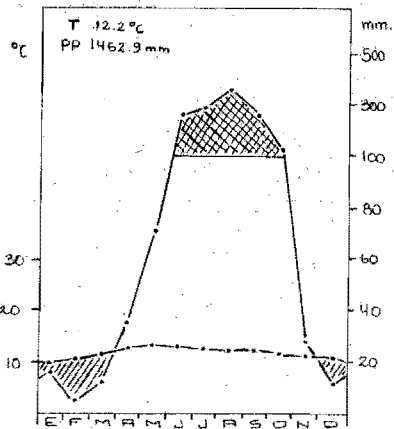
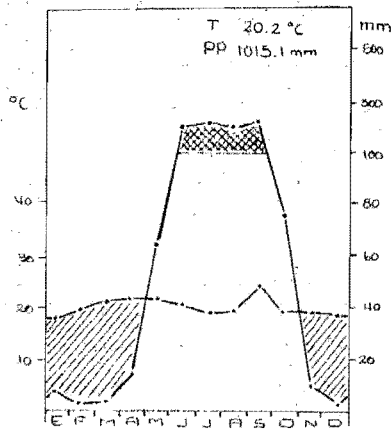


FIGURA 4

DATOS CLIMATOLÓGICOS

A = Estación Atlatlahucan, Mor. ("Nepopualco").

B = Huitzilac, Mor. ("Huitzilac").

C = Desierto de los Leones, D.F. ("La Cima").

(Rayas diagonales: déficit de agua; rayas cruzadas: superávit de agua).

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGÍA

TABLA 4

Tipo de clima y grado de predecibilidad climática expresada como la varianza del número de días con heladas entre años, (a una mayor varianza el grado de predecibilidad es menor).

LOCALIDAD	AÑOS	TIPO DE CLIMA	DÍAS CON HELADA	VARIANZA DE LOS DÍAS CON HELADAS ENTRE AÑOS
"La Cima"	15	$C(w_2)(w) (b)ig$	72.33 ± 21.42	428.09
Huitzilac, Mor.	15	$C(w_2)(w) big$	5.8 ± 7.42	51.36
Nepopualco	30	$A(C) w'' 1(w)(i)$	0.3	≈ 0.0

v) Sitios adicionales.

Los sitios restantes, fueron el kilómetro 44.5 de la carretera federal México-Cuernavaca (c. 3000 msnm) y el kilómetro 38 de la carretera panorámica Xochimilco-Oaxtepec (c. 2800 msnm), que proporcionaron información complementaria a la zona de mayor altitud.

En general, todas las áreas de estudio carecen de corrientes fluviales de importancia, restringiéndose a torrentes y cañadas que acarrear agua esporádicamente.

En resumen, los sitios de estudio* se localizan a lo largo de un gradiente altitudinal, encontrándose el de mayor altitud a 3000 msnm y el de menor a 2200 msnm aprox. Este gradiente refleja diferencias marcadas en cuanto al régimen climático y el grado de predecibilidad ambiental, mientras que los suelos, el origen geológico e hidrología de la zona son mas o menos similares para todos los sitios, siendo de entre estos, el relieve, el que reviste quizá, mayor importancia.

*A lo largo del texto nos referiremos a estos sitios de manera recurrente por lo que llamaremos de forma convencional a cada sitio por su ubicación de la siguiente manera:

Km 41.5 carretera federal México-Cuernavaca (3000 msnm) = "La Cima".
Huitzilac, Mor. cultivado abonado (2500 msnm) = Huitzilac cultivado A.
Huitzilac, Mor. cultivado no abonado (2500 msnm) = Huitzilac cultivado NA.

II METODOS

En los sitios de estudio se llevaron a cabo una serie de observaciones sistemáticas en orden cronológico, a partir de principios de marzo de 1978 a mediados de diciembre del mismo año, pudiéndose dividir estas, en dos fases claramente diferenciadas. Una primera, de carácter observacional comprendió tanto la descripción del comportamiento de los polinizadores en su interacción con las plantas que se encontraban en floración, como la fenología floral de P. coccineus. De esta manera, se tuvo una idea general de la relación planta-polinizador en cada uno de los sitios de estudio. En la segunda fase, básicamente experimental, se abordaron aspectos de sistemas reproductivos, energética y cuantificación de características florales.

1. Fase de observación

1) Observaciones planta-polinizador.

Se elaboraron listados de visitantes y se evaluó de manera relativa su abundancia y eficiencia en la polinización. Además,

*(cont.)

Huertas de San Pedro (Huitzilac, Mor.) (2350-2450 msnm) = Huitzilac silvestre.

Km 51-54 carretera panorámica Xochimilco-Oaxtepec (2200 msnm) = Nepopualco.

Km 44.5 carretera federal México-Cuernavaca (3000 msnm) = Tres Cumbres.

Km 38 carretera panorámica Xochimilco-Oaxtepec (2800 msnm) = Juchitepec.

se hicieron colectas de todas aquellas plantas que real o potencialmente podrían representar competencia por polinizadores. Estos últimos y principalmente en el caso de insectos, se capturaron y montaron ejemplares en el laboratorio. Estas colecciones se encuentran depositadas en el Herbario Nacional (MEXU) y en la colección entomológica, ambos del Instituto de Biología de la UNAM.

Para realizar estas observaciones, se procuró llegar al campo antes del amanecer, esto es, antes de que los visitantes comenzaran a llegar, prolongándose hasta las últimas horas de la tarde. Las visitas a los sitios se hicieron periódicamente (cuando menos una vez por semana) durante toda la estación reproductiva.

ii) Fenología.

En cada una de las poblaciones de estudio, se registraron las fechas de emergencia de los primeros brotes de las estructuras subterráneas perennes y, de las plántulas, así como las fechas de desaparición de las partes aéreas al finalizar la época de crecimiento. Igualmente, se marcaron 12 plantas en cada una de las poblaciones de baja altitud (cultivados y silvestres), a las cuales se les contó periódicamente, el número de partes reproductivas; número de inflorescencias, número de botones florales, número de flores abiertas, número de frutos y de frutos por inflorescencia; permitiendo esto

elaborar gráficas de fenología floral con las cuales se pudo seguir detalladamente el comportamiento reproductivo a través del tiempo, así como el registro de la aparición de los diferentes grupos de polinizadores, en el caso del sitio de mayor altitud, se tomaron al azar 26 plantas en cada uno de los recuentos de partes reproductivas. Para evaluar la hora de inicio de la antesis, se marcaron antes del amanecer, botones que se encontraban situados junto a una flor abierta en la inflorescencia, registrándose la hora de apertura de estos a lo largo del día, entendiéndose por apertura, la máxima expansión de los pétalos.

2. Fase experimental

1) Concentración y abundancia del nectar.

Para efectuar las mediciones de concentración y volumen del nectar, se aislaron flores con bolsas de malla fina de nylon de 0.35 mm de apertura durante las primeras horas de la mañana, asegurándose así que ningún polinizador había visitado aún la flor. Las muestras se tomaron durante las horas pico de visitas de los polinizadores.

Para la cuantificación del volumen de nectar, se utilizaron micropipetas de 5 y 20 microlitros, este método aunque muy preciso probó ser lento y complicado por lo que se sustituyeron por jeringas desechables estériles de 1 ml, sumándose

Las cantidades obtenidas en un número de flores que variaban entre 15 y 106 y, calculando por último, el volumen promedio por flor. La concentración de azúcares se midió con las muestras de volumen por medio de un refractómetro de campo "ERMA" Mod. A-400A con rangos de 0 a 32% de azúcares totales expresados como un porcentaje de sacarosa. En el caso de néctares cuya concentración era mayor del 32%, se utilizó un refractómetro con rangos de 28 a 62% ("ERMA" Mod. A-401A).

ii) Cuento del número de partes florales en condiciones naturales.

En todas las poblaciones se colectaron al azar cuando menos 250 inflorescencias maduras, a las cuales se les contó, el número de cicatrices florales y frutos para así evaluar el porcentaje de producción de frutos (número de frutos/número de cicatrices florales x 100), en estos últimos se contaron el número de semillas, abortos y semillas vanas. De esta manera se calculó el porcentaje de producción de semillas (número de semillas/número de óvulos x 100). Además, se calculó el número de frutos por inflorescencia y el número de semillas y óvulos por fruto. Se evaluó también, el peso promedio de las semillas, con base en una muestra tomada al azar en cada población, estas se secaron en un horno a 85°C durante tres días y posteriormente se pesaron en una balanza analítica con una incertidumbre de 5×10^{-5} gr.

iii) Proporciones Polen/Ovulos.

El cálculo de las proporciones Polen/Ovulos (P/O), se hizo siguiendo el método sugerido por Cruden (1976), consistente en contar los granos de polen contenidos en una antera previa tinción con lactofenol-azul de anilina ó acetocarmín. Para el conteo de los granos de polen, se utilizaron flores diferentes, procedentes de varias colectas al azar de botones florales en cada población, a las cuales se les extrajo una antera, para el conteo de granos por medio de un microscopio esteroscópico y una retícula como base. La evaluación del número de óvulos se llevó a cabo en los frutos maduros en los cuales son fácilmente distinguibles los óvulos no fertilizados o bien abortados. En número mínimo de anteras se cuantificó por medio del cálculo de la varianza acumulada; al estabilizarse esta, se interpoló el número mínimo.

iv) Cruzas artificiales.

Para evaluar la capacidad potencial de polinización cruzada, autocompatibilidad y autopolinización automática, se hicieron una serie de experiencias de polinización artificial aislando botones florales con pequeñas bolsas de malla de nylon muy fina que impedian el paso de cualquier insecto. Una vez que los botones se abrieron, cierto número de flores se dejaron cubiertas sin aplicarles ningún tratamiento (autopolinización automática), otras se descubrieron y por medio de un pincel muy fino se transportó el polen de la brocha estilar

de la flor, al estigma de la misma, (autocompatibilidad), esterilizando el pincel con alcohol absoluto antes de tratar cada flor. En el último tratamiento (polinización cruzada), se tomó polen de diferentes flores, permitiendo una gran acumulación de granos en el pincel, depositándose estos en los estigmas de otras flores en diferentes plantas. La formación de frutos en los 10 días subsecuentes a la polinización artificial, se consideró como éxito en la fertilización y se expresó como un porcentaje del total en cada tratamiento.

v) Comparaciones estadísticas.

Para efectuar la comparación de los datos, se utilizaron diversas pruebas estadísticas; en el caso de dos muestras, la prueba adecuada fue la de *t* de student, mientras que si el número de muestras era mayor de 2 se usó un análisis de varianza ("ANOVA one way") precedida de una prueba de comparación múltiple de medias de Newman-Keuls (Zar, 1974).

Para los datos expresados como porcentajes o proporciones, se efectuó una transformación angular (Arcseno), antes de hacer cualquier prueba (Sokal & Rohlf, 1969), y en el caso de las proporciones Polen/Ovulos, se analizaron los datos previa transformación raíz cuadrada ($\sqrt{x + 0.5}$) (Snedecor & Cochran, 1975).

RESULTADOS Y DISCUSION

1. Visitantes y polinizadores.

El primer paso en este trabajo fue el de conocer de manera general los visitantes reportados en la literatura para Phaseolus coccineus, de esta búsqueda surgió un listado (Tabla 5) del cual, destacan los himenópteros del género Bombus principalmente. Esta coincidencia en la información es de esperarse de una especie melitófila con adaptaciones muy específicas en la interacción flor-insecto, sin embargo, existen reportes de visitas por aves, coleópteros, tisanópteros y hormigas que evidentemente se salen del esquema general del síndrome de melitofilia. Los visitantes observados en los sitios de estudio comprendieron esencialmente los antes citados, salvo en el caso de aves en el que se describe quizá por primera vez a 6 especies de colibríes como visitantes de P. coccineus como puede observarse en la Tabla 6.

Los colibríes son los únicos visitantes comunes a los diferentes sitios, lo que sugiere que las áreas de estudio pueden formar dos grupos con fronteras más o menos laxas. El primero comprende tan solo a "La Cima" en el que el único visitante constante y, presumiblemente único polinizador, es el colibrí Hylocharis leucotis, esto se debe posiblemente a implicaciones de carácter energético como veremos más adelante. El segundo grupo lo componen los sitios restantes en los cua-

TABLA 5

Visitantes reportados para Phaseolus coccineus L.

AUTOR	PAIS	ESPECIES VISITANTES	
Darwin, 1858 1876	Inglaterra	<u>Apis mellifera</u> <u>Bombus</u> spp	Hymenoptera
Knuth, 1895-1905	Diversas localidades europeas	<u>Bombus terrestris</u> <u>B. hortorum</u> <u>Aucera longicornis</u>	Hymenoptera
Lenz, 1920*	América y Europa	abejas, abejorros, colibríes, moscas, mariposas	
Fruwirth, 1924*	Inglaterra	<u>Megachile maritima</u> <u>Osmia maritima</u> <u>Dielephila galii</u> <u>Chariclea umbra</u> <u>Bombus terrestris</u> <u>B. hortorum</u>	Hymenoptera
Free, 1966; Free & Racey, 1968	Inglaterra	<u>Bombus</u> spp <u>Apis mellifera</u>	Hymenoptera
Blackwall, 1971	Inglaterra	<u>Bombus pratorum</u> <u>B. lapidarius</u> <u>B. hortorum</u> <u>B. terrestris</u> <u>B. locorum</u> <u>B. agrorum</u> <u>Apis mellifera</u> <u>Meligethes</u> sp <u>Thrips</u> sp	Hymenoptera Coleoptera Thysanoptera
Kendall & Smith, 1976	Inglaterra	<u>B. hortorum</u> <u>B. agrorum</u> <u>B. terrestris</u> <u>B. locorum</u> <u>Apis mellifera</u>	Hymenoptera
Cruden & Toledo, 1976	México	Colibríes, abejas abejorros	
Miranda Colín, 1978 (com. pers.)	México	abejas abejorros	
Sousa y Delgado, 1978	México	Abejas, abejorros colibríes	

* en Miranda Colín, 1967.

TABLA 6

Lista de visitantes de las flores de Phaseolus
coccineus L. en diferentes poblaciones de los Valles de
México y Cuautla.

	"La Cima"	Huit. Silv.	Huit. Cult. A y NA	Nepopualco
INSECTA				
THYSANOPTERA				
<u>Thrips</u>	-	?	?	+
LEPIDOPTERA				
<u>Phoebis sennae</u>	+(R)	-	-	-
	-	?	?	+(R)
COLEOPTERA				
<u>Lytta</u> sp	?	?	?	+
DIPTERA				
<u>Bombylus</u> sp	-	-	-	+(R)
<u>Mochlosoma</u> sp	+(R)	-	-	+(R)
HYMENOPTERA: APOIDEA				
<u>Bombus</u> spp	-	+(C)	+(C)	+(C)
<u>Apis mellifera</u>	-	?	?	+(C)*
<u>Anthophorinidae</u> : 2 sp	-	-	-	+(R)
HOMOPTERA: APHIDIDAE	+(I)	?	?	+(I)
AVES				
<u>Hylocharis leucotis</u>	+(C)	+(C)	+(C)	+(C)
<u>Atthis heloise</u>	-	-	+	-
<u>Heliomaster constanti</u>	-	-	+	-
<u>H. longirostris</u>	-	-	+	-
<u>Archilochus alexandri</u>	+	-	-	-
<u>Calothorax lucifer</u>	+(R)	-	-	-
LACERTILIA				
<u>Sceloporus torquatus</u>	+(I)	-	-	-

(C) = Visitante muy constante

(I) = Depredador en inflorescencias y flores

(R) = Visitante ocasional, raro

* = Robador de nectar

? = Observado en poblaciones cercanas

les juegan el papel mas relevante los himenópteros siguiéndoles los colibríes en orden de importancia.

Es interesante hacer notar que como era de esperar, el sitio con mayor número de especies de polinizadores, fue el de menor altitud (Nepopualco), mientras que el que presentaba menor número de especies, fue el de mayor altitud ("La Cima").

Se encontró en algunos casos a lepidópteros, dípteros e himenópteros que ocasionalmente visitaban flores de P. coccineus pero dada su baja incidencia, parecen no tener un impacto importante en estas poblaciones.

Por último, Apis mellifera en Nepopualco, debido a su corta lengua, generalmente perforaba la base del cáliz de tal manera que extraía el nectar sin llevar a cabo polinización alguna. Este efecto, citado en la literatura como deletereo en la producción de frutos y semillas, aparentemente no afecta en grado perceptible a estas poblaciones como se verá mas adelante.

Los áfidos fueron depredadores de inflorescencia y flores de los sitios de mayor y menor altitud principalmente, por lo que es legítimo pensar que estos se presentarían también, en las poblaciones cultivadas y silvestres de altitud

intermedia, sin embargo tal evento no ocurrió. Estos insectos influyen fuertemente en el crecimiento de las inflorescencias y provocan malformaciones en las flores, generando casi siempre, su abscisión.

Un caso curioso, es la depredación de botones, flores y frutos tiernos por Sceloporus torquatus (Lacertilia) en el sitio de mayor altitud; en este sentido, existen ya algunas evidencias aisladas de depredación en elevada altitud (Scott, com. pers.), así como de polinización! (A.S. Rand, com. pers.).

2. Conducta de los polinizadores.

Como ya se anotó anteriormente, el único visitante en el sitio de mayor altitud resultó ser una especie de colibrí, (Hylocharis leucotis), este sigue un patrón de forrajeo del tipo "trapline" o nomádico, es decir, a horas muy específicas visita en determinada sucesión, ciertos agregados de flores, los cuales invariablemente son los mismos día con día. Al acercarse a la flor, introduce sin excepción el pico por el lado izquierdo, deprimiendo el ala del mismo lado lo que permite la extrusión del estilo y estigma y la deposición del polen sobre el pico y rostro del colibrí, lo cual brinda una fuerte evidencia de que estos actúan como polinizadores efectivos. Presumiblemente, este mismo patrón se presenta en las demás poblaciones, resultando quizá más laxa la frecuencia de

visitas. Posiblemente pudiera explicarse esto por la mayor abundancia y agregación de plantas, tanto en los cultivos como en las poblaciones silvestres de menor altitud, así como por la presencia de otros grupos de polinizadores con los cuales entran en competencia.

El comportamiento de los abejorros sigue un modelo totalmente diferente: estos se aproximan a la flor y aterrizan sobre el ala izquierda de la misma la cual se encuentra girada de tal manera, que provee de una plataforma que con el peso del insecto, se deprime provocando la salida del estilo y del estigma, los que hacen contacto con el cuerpo del polinizador; el polen se va acumulando en el cuerpo con cada visita y a la vez es transferido al estigma. Este comportamiento ha sido descrito repetidas veces siendo, quizá Farrer (1868), el primer autor en anotarlo.

3. Fenología.

Para conocer de manera general los periodos de floración de P. coccineus se hizo una revisión de colectas de esta especie en el Herbario Nacional (MEXU), considerando las fechas de colecta de cada uno de los ejemplares. La figura 5 indica que el periodo de floración es muy largo ya que comprende desde marzo hasta diciembre.

Con base en las observaciones de campo, se elaboraron

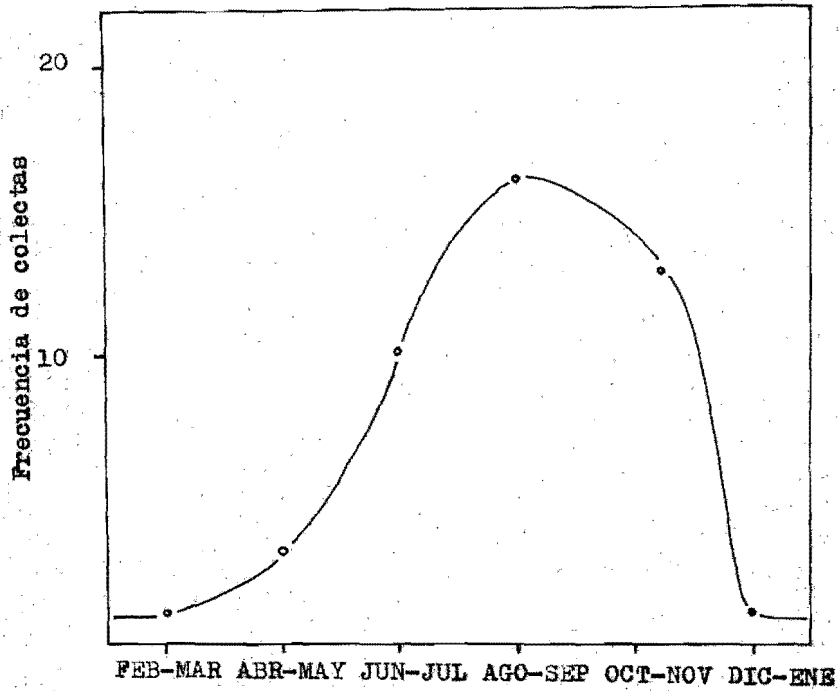


FIGURA 5

Frecuencia de colectas de Phaseolus coccineus L. en función del tiempo, (Datos para México tomados del Herbario Nacional -MEXU-).

diagramas fenológicos para cada población incluyendo tanto el periodo de crecimiento vegetativo como el de reproducción, en los que se puede observar que hay una asincronía en los eventos reproductivos entre los sitios de mayor altitud y los de menor altitud (Figura 6). En cuanto al crecimiento vegetativo las plantas de las poblaciones de mayor altitud, (2800-3000 msnm), comienzan a presentar los primeros renuevos y/o plántulas a principios del mes de mayo, ya en junio aparecen las flores, y no es sino hasta septiembre cuando se detiene su producción. El crecimiento vegetativo continúa hasta el mes de octubre en el cual empiezan a marchitarse y secarse las partes aéreas de las plantas, debido a la mayor frecuencia de heladas y disminución en la precipitación.

En contraste, las poblaciones de menor altitud -incluso los cultivares- (2000-2500 msnm) comienzan a brotar a principios del mes de junio en promedio, y la reproducción no se presenta sino hasta el mes de septiembre, concluyendo hacia finales de noviembre y principios de diciembre. Durante este mes, las plantas se marchitan y pierden sus partes aéreas debido presumiblemente a un déficit hídrico.

Este desplazamiento de la floración entre los sitios, sugiere un alto grado de aislamiento reproductivo, hecho que es reforzado por la aparición de diferentes grupos de polinizadores en cada sitio. Así pues, en elevada altitud tenemos en el

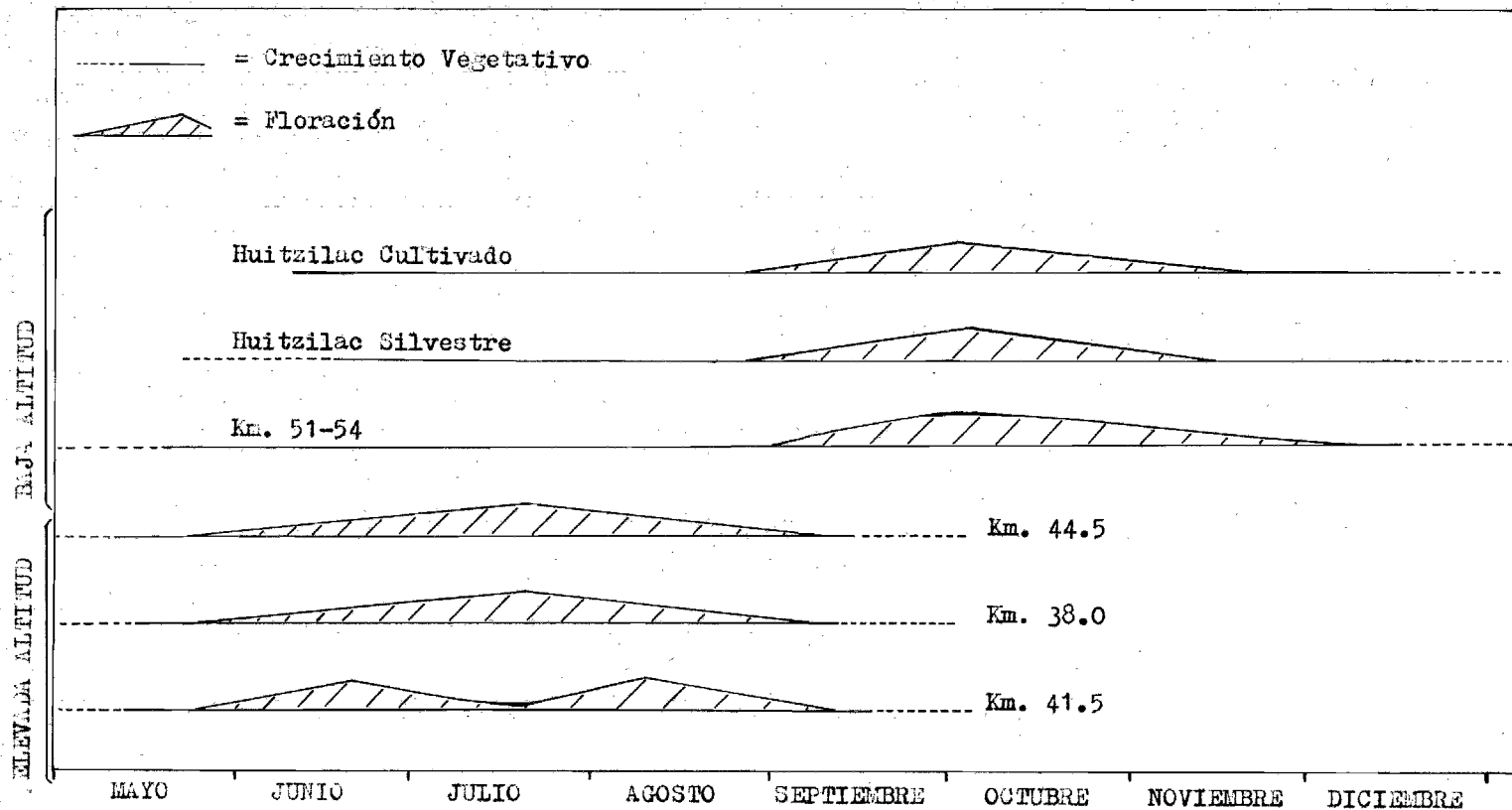


FIGURA 6

Diagramas fenológicos para diferentes poblaciones de *Phaseolus coccineus* L. en el Valle de México y Valle de Cuautla.

mes de julio un máximo en la floración y como principal polinizador al colibrí Hylocharis leucotis, mientras que, en baja altitud el máximo en la floración se presenta entre septiembre y octubre y los polinizadores más importantes son los abejorros (Bombus).

Un análisis más detallado en fenología floral, consistió en contar el número de partes florales por planta. En "La Cima" (Figura 7), se encontraron dos picos de floración diferenciados: el primero, se localizó hacia el final de junio y el segundo a principios de agosto, esto sugiere la escisión de la población, en plantas de floración temprana y plantas de floración tardía. La aparición de los primeros polinizadores (colibríes) se detectó el 5 de julio y la de los frutos el 9 de julio, lo que sugiere que los colibríes son polinizadores eficientes en esta población. Las últimas visitas de estas aves, se registraron durante el último tercio de julio, en el que empezaron a visitar grandes poblaciones de Penstemon campanulatus y P. kunthii que para esa fecha estaban cerca de su máxima floración. Asimismo, se alcanzaron dos picos en la producción de frutos: el primero hacia el 1° de agosto, como resultado de las flores de principios de julio, mientras que el segundo se presentó hasta el 9 de septiembre siendo estos frutos, el producto de las flores de principios de agosto. Las últimas flores producidas por esta población se localizaron el 15 de septiembre, fecha en la que ya no se esperan fru

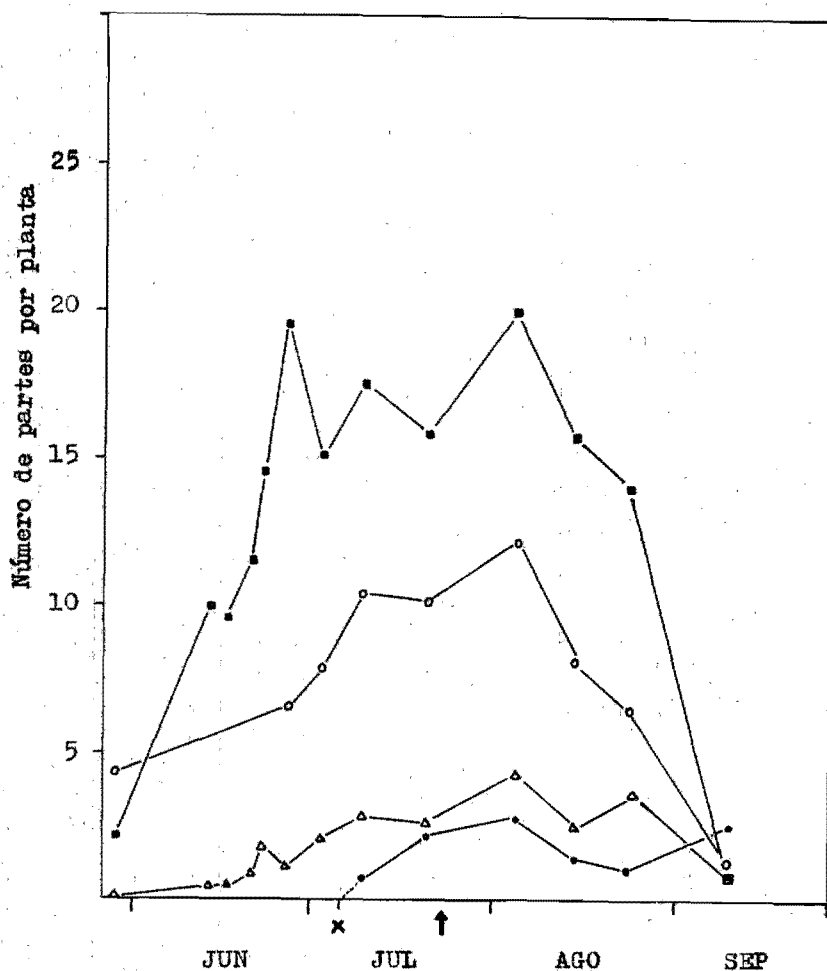


FIGURA 7

FENOLOGIA FLORAL; cambios en el número de partes reproductivas por planta en función del tiempo. Número de inflorescencias por planta (o), número de botones por planta (●), número de flores abiertas por planta (Δ), número de frutos por planta -datos acumulados- (◐). La cruz en el eje del tiempo, indica la primera observación de colibríes visitando esta población; la flecha; la última observación. (Datos promedio de 26 plantas). Km 41.5 carretera federal México-Cuernavaca. "La Cima".

tos por la cada vez mayor incidencia de heladas que provocan la muerte de las partes aéreas de las plantas.

En las poblaciones cultivadas de Huitzilac, Mor. (Figuras 8 y 9), la floración comenzó durante los primeros días del mes de septiembre, alcanzándose en ambos sitios, (abonado y no abonado) un pico de floración hasta el inicio del mes de octubre, los primeros frutos se detectaron el 21 de septiembre y los primeros polinizadores, (Bombus y colibríes) justo con la aparición de las primeras flores abiertas (12 de septiembre). Esto sugiere que no existen problemas de disponibilidad de polinizadores y, que la fertilización y posterior desarrollo de los frutos es una función directa del número de flores presentes en la población. Esta relación se cumple hasta el 21 de octubre, fecha en la cual la cantidad de frutos presentes comienza a decaer, (esto es, hay abscisión de frutos inmaduros), debiéndose posiblemente a que las plantas se encuentran por encima de su capacidad de carga en frutos, (Blackwall, 1971). La población abonada parece estabilizarse en un promedio de 25 frutos por planta el 24 de noviembre, mientras que la población no abonada sufre de una abrupta caída en el número de frutos presentes, quedando, el 24 de noviembre menos de 10 frutos por planta en promedio; la coincidencia en los puntos entre ambas poblaciones se pierde, y para este último recuento, las diferencias entre los puntos son significativas en un 95%. Esto sugiere que el

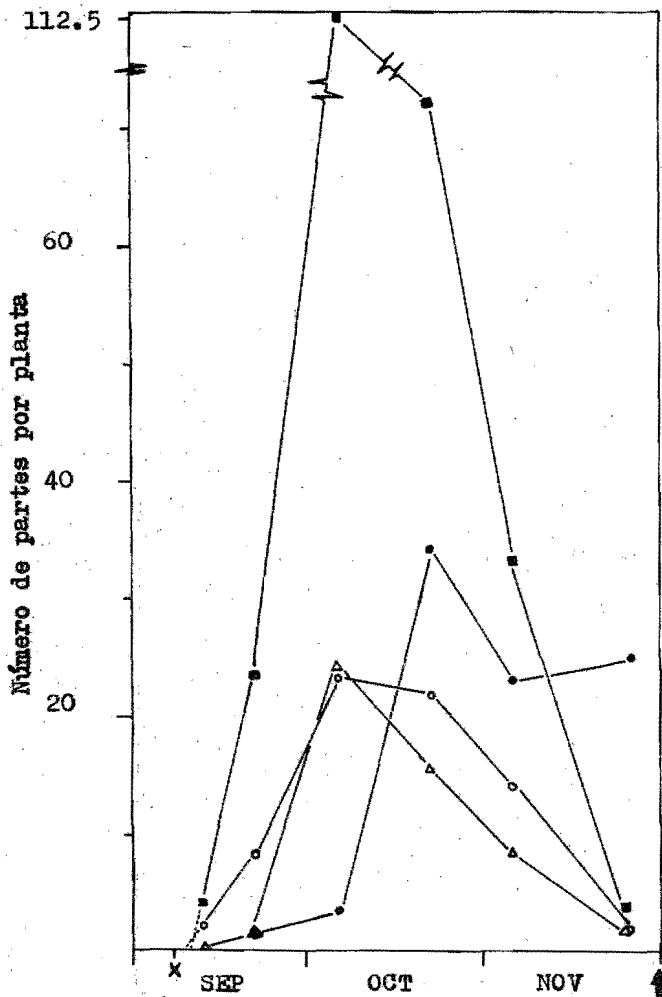


FIGURA 8

FENOLOGIA FLORAL: cambios en el número de partes reproductivas por planta en función del tiempo. Número de inflorescencias por planta (o), número de botones por planta (■), número de flores abiertas por planta (Δ), número de frutos por planta -datos acumulados- (●). La cruz en el eje del tiempo indica la primera observación de abejorros visitando esta población; la flecha, la última observación. (Datos promedio de 12 plantas). Huitzilac abonado.

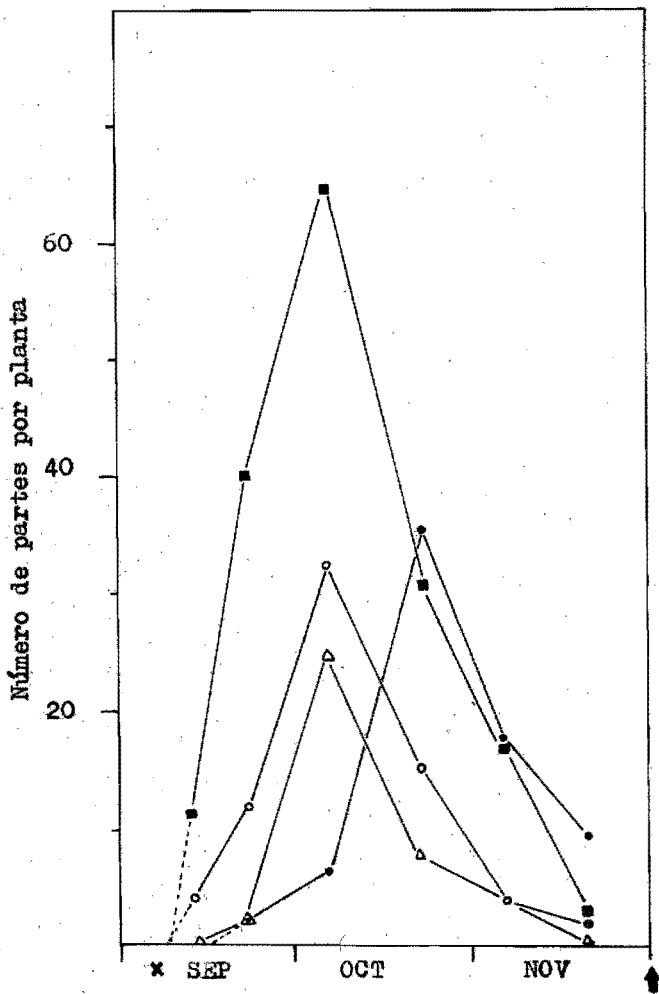


FIGURA 9

FENOLOGIA FLORAL; cambios en el número de partes reproductivas por planta en función del tiempo. Número de inflorescencias por planta (o), número de botones por planta (■), número de flores abiertas por planta (Δ), número de frutos por planta -datos acumulados- (●). La cruz en el eje del tiempo indica la primera observación de abejorros visitando esta población; la flecha, la última observación. (Datos promedio de 12 plantas). Huitzilac no abonado.

abono orgánico añadido, no afecta la producción de flores ni su fertilización, sino el llenado y persistencia de los frutos; las demandas de nutrientes juegan un papel de suma importancia en la producción de grano al final de la temporada. Algunas de las posibles causas de la abscisión de los frutos, parecen ser la humedad aprovechable en el suelo, -hecho ya citado por Mojarro (1977 in Kohashi, 1979)- y la cantidad de abono orgánico aplicado como fuente de nitrógeno; siendo la producción de vainas, la que muestra mayor plasticidad ante estos dos factores (Kohashi, 1979).

La población silvestre de Huitzilac, Mor. (Figura 10), sigue en general, el mismo patrón que el observado en los cultivares. La máxima floración se halla desplazada hacia fines de octubre y se sobrepone con la producción máxima de frutos, la que a partir de ese momento se mantiene constante entre 11 y 12 frutos por planta en promedio independientemente del tiempo, en este caso, los fenómenos de abscisión parecen darse principalmente a nivel de flor o en los primeros estadios del desarrollo del fruto. Las últimas flores detectadas, se sitúan hacia finales del mes de noviembre.

En la población de Nepopualco, tuvo que suspenderse la observación de los eventos fenológicos ya que parte de la población marcada con este fin, se perdió, desgraciadamente a causa de un incendio forestal.

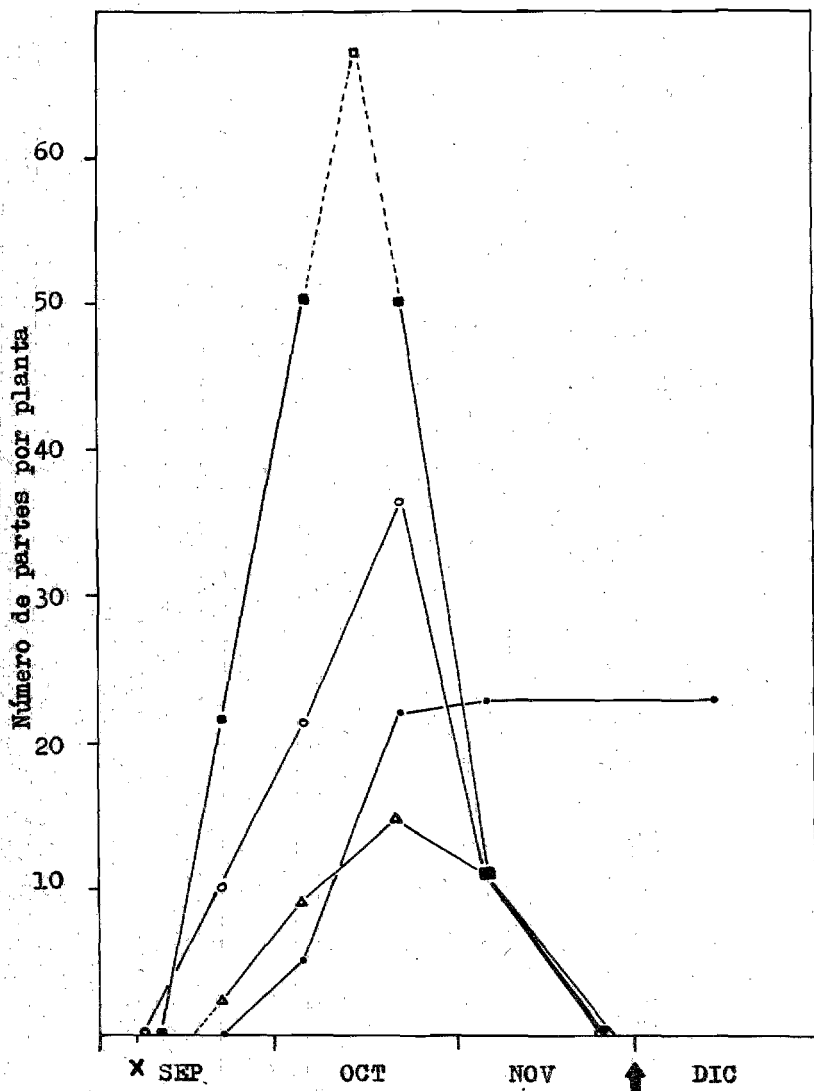


FIGURA 10

FENOLOGIA FLORAL: cambios en el número de partes reproductivas por planta en función del tiempo. Número de inflorescencias por planta (o), número de botones por planta (■), número de flores abiertas por planta (Δ), número de frutos por planta -datos acumulados- (●), datos estimados (□). La cruz en el eje del tiempo indica la primera observación de abejorros visitando esta población; la flecha, la última observación. (Datos promedio de 12 plantas). Huitzilac silvestre.

En las gráficas analizadas anteriormente, se puede apreciar que las tasas de cambio en el número de partes florales, reflejan la pérdida por abscisión en cada estadio (botones florales \rightarrow flores abiertas \rightarrow frutos). La pérdida de partes florales parece estar más profundamente relacionado con aspectos fisiológicos internos que con variables externas por lo que en un trabajo posterior, se hará un análisis cuantitativo de estas observaciones.

4. Concentración y abundancia del nectar.

Con base en las mediciones de concentración y abundancia del nectar (Tabla 7), queda una vez más en evidencia la división de las poblaciones sujetas a estudio en dos grupos. El primero -elevada altitud-, presenta concentraciones de azúcar bajas (\bar{x} = 24.75%) características de flores ornitófilas como lo demuestra Baker (1975). Esta afirmación brinda soporte a la presunción de que en estas poblaciones la interacción con los colibríes ha sido selectivamente ventajosa. Cruden (1972) comprobó además, que estos son polinizadores eficientes respecto a los abejorros en ecosistemas de elevada altitud, debido a su mayor capacidad de vuelo en condiciones medioambientales adversas, por lo que se han visto favorecidas las plantas ornitófilas o bien en vías de ornitofilia. Los colibríes visitan también P. coccineus, por ser una especie que comienza su floración muy temprano respecto a otras de la misma área, por lo que representa el único recurso disponible a ellos. Como

TABLA 7

Concentración, volúmen máximo del néctar y cantidad de azúcar por flor en diferentes poblaciones de Phaseolus coccineus L. Grupo 1: elevada altitud (3000 msnm). Grupo 2: baja altitud (2200-2500 msnm). La cifras entre paréntesis indican el número de muestras.

	"La Cima"	Huitzilac cultivado A	Huitzilac cultivado NA	Huitzilac silvestre	Nepopualco
	GRUPO 1	GRUPO 2			
Concentración del néctar (%)	24.8 (20) 24.7 (20)	37.8 (25)	34,8 (30)	32.5 (15)	33.0 (20)
Volúmen del néctar (μ l/flor)	7.8 (106) 4.5 (7)	12.0 (25)	12.5 (30)	10.0 (15)	12.4 (20)
mg de azúcar por flor	0.019 0.011	0.045	0.044	0.033	0.041

Penstemon kunthii = 39.33% de azúcar, 1.06 μ l de néctar por flor, 0.004 mg de azúcar por flor (420). "La Cima".

ya se mencionó anteriormente, estos dejan de visitarlo hacia finales de junio, recurriendo cada vez mas a Penstemon, planta ornitófila que presenta paradójicamente altas concentraciones de azúcar en el nectar y que energéticamente ofrece menor azúcar total por flor, de tal manera que una flor de Phaseolus coccineus equivale aproximadamente a 3.75 flores de Penstemon. ¿A que puede deberse este cambio?; Penstemon kunthii presenta poblaciones muchas veces mas densas que P. coccineus por lo que el nectar se halla en grandes cantidades aunque muy finamente subdividido, esto es, parece existir un balance entre la cantidad de nectar ofrecido y el gasto energético para obtenerlo (Heinrich, 1975). Si la densidad de flores es alta, aún cuando las ofertas sean pequeñas, la explotación del recurso es redituable, pues los gastos de forrajeo son bajos y la eficiencia se incrementa (por un factor de cuando menos 3.75 en el caso de Phaseolus - Penstemon). El segundo grupo -baja altitud- presenta concentraciones de nectar mas bien altas (32.5-38.8%), valores típicos de flores melitófilas. Esto concuerda con el esquema clásico ya que los principales polinizadores son abejorros.

Las diferencias en volúmen y concentración del nectar reflejan asimismo, la cantidad de energía disponible por flor expresada en mg de azúcar. Contrariamente a lo esperado, tenemos para el sitio de mayor altitud una menor cantidad de energía por flor (\bar{x} = 0.015 mg/flor) en comparación con los

sitios de baja altitud ($\bar{x} = 0.033-0.045$ mg/flor). Estas diferencias pueden deberse a dos factores: o los requerimientos energéticos de los colibríes en los sitios de elevada altitud son menores respecto a los de baja altitud, o la densidad de polinizadores es menor en los primeros, lo que reduce la competencia y permite una mejor explotación del recurso, a diferencia de los sitios de baja altitud, en los que compiten por el néctar un gran número de polinizadores y grupos distintos, evidentemente esta última observación está más apegada a la realidad.

En "La Cima", se hicieron además observaciones diarias del ritmo de visitas, volumen acumulado y concentración del néctar y temperatura ambiental, encontrando que no se produce néctar sino hasta que las envolturas florales empiezan a desplegarse (entre 06.00 hr y 11.00 hr). Con esta información, se aislaron botones de los cuales se tenía la certeza de que abrirían ese día, con bolsas de malla muy fina (0.35 mm de apertura) y, a intervalos de una hora se registró la temperatura (con un termómetro Taylor de máximas - mínimas) y se extrajo el néctar a submuestras ($n = 10$) de la población de flores encapuchadas ($n = 60$), además, se contaron los colibríes que visitaron un cuadro de 5 x 5 m que delimitaba un amplio agregado de flores. Los datos así obtenidos, se graficaron encontrándose una estrecha correlación entre la producción de néctar, marcha de la temperatura y frecuencia de visitas hasta las 11.00 A.M.

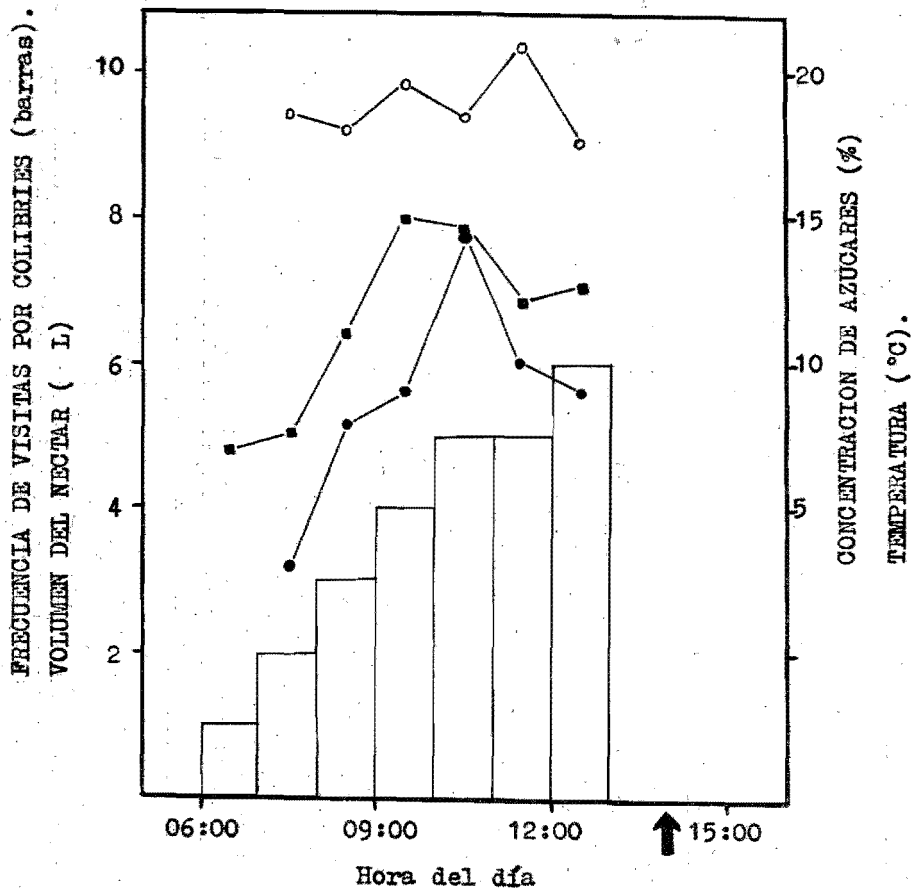


FIGURA 11

Cambios en la concentración (○) y abundancia del néctar (●), frecuencia de visitas por colibríes (barras) y marcha en el eje del tiempo. La flecha en el eje del tiempo, indica la hora en que empieza a llover. (Datos promedio de 3 días de observación). "La Cima", Km 41.5 carretera federal México-Cuernavaca.

hora en que se estabilizaba la producción de nectar y la temperatura comenzaba a bajar (Figura 11). Así pues, el incremento en la temperatura parece desempeñar un relevante papel en cuanto a la producción de nectar, alcanzándose el máximo volumen cuando la temperatura a lo largo del día es máxima; las tasas de incremento en el volumen van a la par con el incremento en la temperatura, siendo muy altas en las primeras horas de la mañana cuando la temperatura se eleva rápidamente y estabilizándose cuando la temperatura alcanza un máximo. La frecuencia de visitas por colibríes, sigue también un patrón creciente alcanzando un máximo a las 12:30 hr, poco antes de las lluvias vespertinas, mientras que la concentración se mantiene mas o menos constante a lo largo del tiempo con una media igual a 24.1%.

Esto confirma nuevamente, la estrecha relación que existe entre colibríes y P. coccineus en poblaciones de elevada altitud y, junto con los argumentos de fenología floral apoya el hecho de que los sitios de mayor altitud están reproductivamente aislados respecto a los de baja altitud.

5. Coloración.

Para cada población se tipificó el color del estandarte (Tabla 8), encontrándose que las poblaciones de baja altitud presentaban una coloración muy uniforme (Grupo B; escarlata

1 - L2 según Maerz & Paul, 1950) mientras que las de elevada altitud (Grupo A), presentaron una amplia gama de coloración, desde tonos rojo oscuro, hasta rosados muy tenues. Este polimorfismo sugiere un mayor grado de heterocigosis expresado cuando menos en este carácter y, se refleja en la capacidad de desplazamiento de los polinizadores, la heterogeneidad ambiental expresada como la probabilidad de encuentro con un polinizador y los sistemas reproductivos, como se verá más adelante.

6. Comparación entre poblaciones

Al final de la época reproductiva, se hicieron colectas intensivas de inflorescencia al azar para poder calcular la producción en frutos y semillas, así como el peso y el número de semillas por fruto. Estos datos se analizaron estadísticamente para conocer si existían diferencias significativas entre poblaciones.

6.1) Comparación entre poblaciones: número promedio de flores por inflorescencia.

Del análisis del número de flores producidas por inflorescencia, se puso en evidencia el hecho de que existían en todas las poblaciones diferencias significativas entre el número promedio de cicatrices florales en inflorescencias que presentaban frutos, respecto a aquéllas que no los presentaban (Tabla 9). Este resultado apunta hacia una producción

TABLA 9

Comparación entre poblaciones: número promedio de flores por inflorescencias productoras y no productoras de frutos en cada población.

SITIOS	\bar{x} FLORES/INFL. CON FRUTO	\bar{x} FLORES/INFL. SIN FRUTO	P*	
"La Cima"	8.20 \pm 5.70	4.49 \pm 2.63	0.02	A**
Huitzilac cultivado A	27.23 \pm 11.46	16.79 \pm 10.13	0.05	
Huitzilac cultivado NA	25.31 \pm 12.17	13.29 \pm 9.28	0.05	B**
Huitzilac silvestre	30.16 \pm 11.79	16.73 \pm 8.75	0.01	
Nepopualco	19.34 \pm 3.88	-	-	

*Probabilidad de que existan diferencias significativas entre medias.

**Diferencias entre A y B, $P < 0.0005$. No existen diferencias significativas dentro de cada grupo, para cada registro.

diferencial de inflorescencia; unas, que resultan relativamente "mas baratas" en cuanto a energía invertida ya que presentan un eje floral muy corto y delgado y un escaso número de flores, mientras que las otras, -productoras de frutos-, provocan un gasto energético mayor, haciendo ejes florales mas gruesos y largos con un gran número de flores respecto a las anteriores. Una posible hipótesis para explicar lo anterior, es que las inflorescencias que no producen fruto y resultan de bajas inversiones, juegan meramente un papel atractivo o de fuentes de polen. Al ser menor el número de flores, la frecuencia de visitas disminuirá en un grado mayor del esperado, a la vez, las inflorescencias con mayor número de flores mostrarán una tasa de visitas mayor, lo que redundará en una mayor fertilización, el resultado final será un aumento en el atractivo total de la población, (inflorescencias con pocas flores más inflorescencias con muchas flores) y a corta distancia un atractivo diferencial entre inflorescencias.

Es notable el hecho de que el número de flores por inflorescencia, tanto con frutos como sin ellos, es significativamente distinto entre las poblaciones de elevada altitud (Tabla 9, Grupo A) y las de baja altitud (Tabla 9, Grupo B); las cuales entre sí no presentan diferencias, esto apoya los resultados obtenidos por Fernández y Sarukhán (1978) en los que demuestran que las inversiones energéticas en partes reproductivas son menores en poblaciones de elevada altitud

respecto a las de baja altitud.

6.2) Comparación entre poblaciones: producción de frutos y semillas, número de semillas por fruto.

Con base en las diferencias en la producción de frutos por las inflorescencias, se decidieron tomar tan solo las inflorescencias con fruto para evaluar el porcentaje de flores que se desarrollaron en frutos, esto es, la producción de frutos (Tabla 10). En este renglón, se observa una vez mas la división -poblaciones de elevada altitud contra poblaciones de baja altitud y cultivares-, en estas últimas se apreciaba una producción significativamente menor de frutos respecto a las de elevada altitud, esta diferencia tiene un origen múltiple donde juegan el papel mas importante dos factores:

i) en las poblaciones de elevada altitud, la producción de flores por inflorescencia es significativamente menor que en el caso de las poblaciones de baja altitud, siendo el número menor; la cantidad de frutos producidos será mayor en forma relativa, lo que redundará en un porcentaje mayor de producción, aún cuando el número real de frutos sea menor,

ii) los grupos de polinizadores son diferentes en ambos casos, por lo que pueden esperarse diferencias en la polinización efectiva.

Así pues, no puede pensarse que tan solo a los polinizadores

TABLA 10

Comparación entre poblaciones; producción de frutos (No. frutos/No. cicatrices florales x 100), producción de semillas (No. semillas por vaina/No. óvulos por ovario x 100) y número de semillas por fruto.

PRODUCCION DE FRUTOS[†]

Huitzilac silvestre	Huitzilac cultivado NA	Huitzilac cultivado A	Nepopualco	"La Cima"
	C	B		A
5.8%	7.7%	7.8%	11.8%	15.8%
4.61-6.18	6.02-9.95	5.77-10.07	8.07-16.03	18.26-50.70*

PRODUCCION DE SEMILLAS**

Huitzilac silvestre	Huitzilac cultivado NA	Huitzilac cultivado A	Nepopualco	"La Cima"
50.7%	77.67%	68.41%	69.05%	74.70%

NUMERO DE SEMILLAS POR FRUTO^{††}

Huitzilac cultivado A	Huitzilac cultivado NA	Huitzilac silvestre	Nepopualco	"La Cima"
C		B		A
2.35 ± 1.04	2.62 ± 0.94	3.22 ± 1.18	3.97 ± 1.45	3.95 ± 1.08

[†]Diferencias entre A ≠ B y C, P < 0.0005

*Intervalo de confianza 95%

**No existen diferencias significativas

^{††}Diferencias entre A ≠ B ≠ C, P < 0.0005

dores -como es usual en la literatura- las diferencias en la producción de frutos, sino que en esta parece desempeñar un importante papel el número de flores por inflorescencia.

Al comparar la producción de semillas y no encontrar diferencias significativas entre sitios (Tabla 10), podemos afirmar con mayor seguridad, que la producción de frutos está fuertemente determinada por factores relacionados al equilibrio interno de la planta y no, a diferencias en la efectividad de la polinización. Ya que la producción de semillas nos refleja de manera fiel la eficiencia en las visitas del polinizador, al no encontrar diferencias en esta, esperamos entonces eficiencias de polinización comparables. Por tanto, nos queda tan solo comparar el número de semillas por fruto en número absolutos (Tabla 10), aunque esto nos reflejará un tanto las diferencias en el número de óvulos, como veremos mas adelante.

En el caso del número de semillas por fruto, se preciben tres grupos diferentes: el primero (Tabla 10, Grupo C), reúne las poblaciones cultivadas en las que las presiones selectivas bajo domesticación han actuado principalmente en el incremento en peso y tamaño de la semilla, por lo que como consecuencia -y manteniendo otras características constantes- el número de semillas disminuye el igual que el número de óvulos, esto tiene como base, consideraciones respecto al

equilibrio energético de la planta.

Como vimos en el párrafo anterior, la eficiencia de los polinizadores es similar en todas las poblaciones, mas no es así para el número de semillas por fruto, en la que podemos apreciar, (dejando a un lado las poblaciones cultivadas ya descritas) dos grupos. Las poblaciones que producen el mayor número de semillas (Tabla 10, Grupo A) resultan contrastantes, la población de mayor altitud a pesar de presentar un número de óvulos significativamente mas bajo que las otras dos poblaciones silvestres, da lugar a un número mayor de semillas por lo que quedan de nuevo las interrogantes anteriores, o la eficiencia de los polinizadores es mayor o, la capacidad de sustento de semillas es mayor. A la vez, la población de Neopualco resulta por demás interesante, como ya citamos, en esta existen robadores de néctar (Apis mellifera) que, a través de perforaciones practicadas en la base de la corola extraen el mismo. Esto se ha considerado como deletéreo en la producción de semillas, sin embargo en este caso se dan las consecuencias inversas, en este punto coincidimos con las observaciones de Hawkins (1961), Lyon y Chadeck (1971) y Hernández y Toledo, (1979), quienes han detectado incrementos en la producción de semillas cuando existen robadores de néctar. Por lo tanto, esta población que tiene un número comparable de óvulos por ovario con la población silvestre de Huitzilac, presenta una producción signifi-

cativamente mayor de semillas por fruto, debido principalmente a que en esta existen robadores de néctar que decrementan la cantidad de energía disponible a los polinizadores, obligándoles a visitar un mayor número de flores, para llenar su presupuesto energético, fenómeno que no sucede en la población silvestre de Huitzilac. De ahí que la frecuencia de visitas a la misma flor es menor lo que provoca consecuentemente una menor producción de semillas por fruto.

6.3) Comparación entre poblaciones: peso de las semillas.

El peso de las semillas (Tabla 11), se comporta en forma logarítmica inversa al número de semillas por fruto, así al tener mas semillas por fruto (Figura 12), el peso de estas es significativamente menor, siendo mas ligeras y numerosas las semillas de las poblaciones silvestres y mas pesadas la de los cultivares.

Obviamente, la respuesta de estas en cuanto al número y peso parece ser muy plástica, en el sitio abonado tenemos mas semillas pero con menor peso, mientras que en el sitio no abonado se da el caso contrario, por lo que se establece un balance posiblemente dependiente de la disponibilidad de nutrientes, hecho no evidente al ver la producción de frutos y semillas en forma aislada, es importante notar como la planta ha respondido a la selección artificial en el incre-

TABLA 11

Peso de las semillas para diferentes poblaciones de Phaseolus coccineus L. (gr x 10⁻²).

Nepopualco	7.06 ± 2.44	A
"La Cima"	7.88 ± 2.46	
Huitzilac silvestre	8.24 ± 1.70	
Juchitepec	8.68 ± 3.38	
Huitzilac cultivado NA	74.80 ± 15.60	B
Huitzilac cultivado A	85.97 ± 18.43	C

A ≠ B ≠ C; P < 0.0005

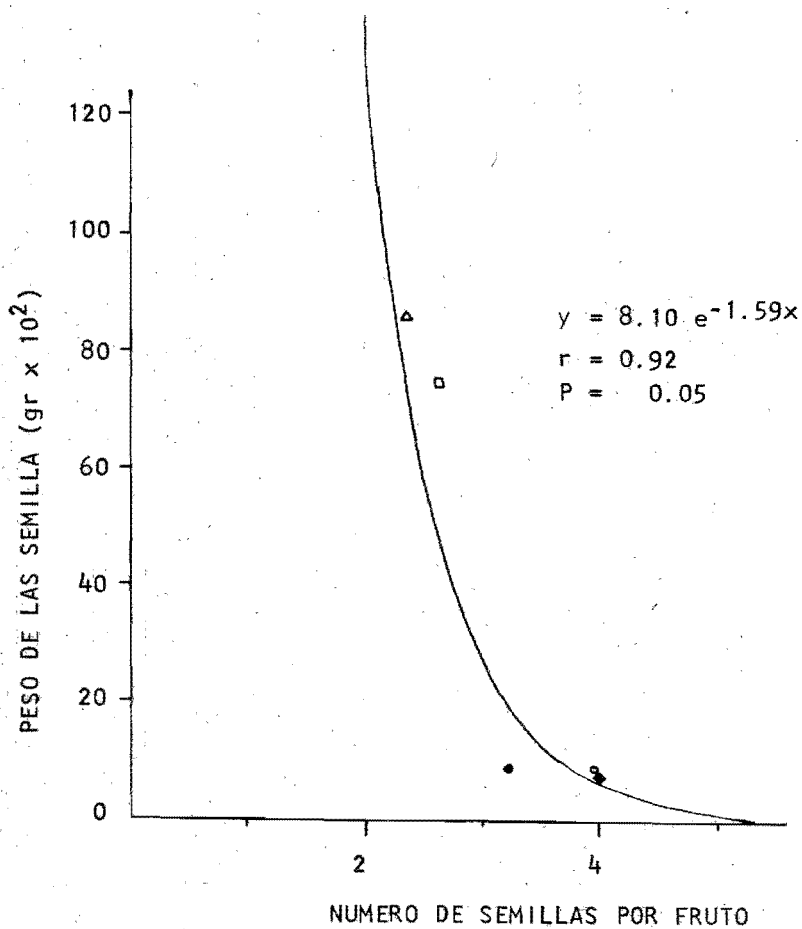


FIGURA 12

Relaciones entre el peso de las semillas ($\text{gr} \times 10^{-2}$)
 y el número de estas por ovario.
 □ = Huitzilac cultivado abonado; ● = Huitzilac silvestre;
 ◆ = Nepopualco; ○ = "La Cima".
 △ = Huitzilac cultivado no abonado.

mento en peso de la semilla, disminuyendo el número de óvulos y por consiguiente el número de semillas potenciales. esto es, para producir semillas mas pesadas, se precisa producir menos semillas:

6.4) Comparación entre poblaciones: proporciones Polen/Ovulos, número de granos de polen por antera, número de óvulos por ovario.

Como paso preliminar para evaluar las proporciones Polen/Ovulos (P/O), se consideró importante conocer si existían diferencias entre poblaciones en cuanto al número de granos de polen por antera y número de óvulos por ovario (Tabla 12), para así determinar que característica estaba influyendo mas intensamente en el cociente P/O. Del resultado obtenido, puede apreciarse una vez mas que la población de mayor altitud se segrega para ambas características, lo que sugiere diferencias de tipo genético respecto a las demás poblaciones. En cuanto a la relación P/O, se obtienen dos grupos: uno, en el que se encuentran asociadas las poblaciones silvestres, mientras que en el otro, lo integran las poblaciones cultivadas que presentan un P/O mucho mayor.

Para hacer un poco mas claro este esquema, se construyó un diagrama en el cual se expresan las diferentes características como un porcentaje del máximo observado entre las poblaciones (Figura 13). En este, se aprecia que en las pobla-

TABLA 12

Comparación entre poblaciones; proporciones
Polen/Ovulos, número de granos de polen por antera,
número de óvulos por ovario.

NUMERO DE GRANOS DE POLEN POR ANTERA[†]

Huitzilac cultivado A + NA C	Huitzilac silvestre	"La Cima" B	Nepopualco A
627.81 ± 73.95	603.0 ± 98.50	467.40 ± 134.60	419.82 ± 116.35

NUMERO DE OVULOS POR OVARIO^{††}

Huitzilac cultivado A C	Huitzilac cultivado NA	Huitzilac silvestre B	Nepopualco A	"La Cima" A
3.63 ± 0.38	3.73 ± 0.38	6.28 ± 0.69	6.25 ± 0.83	5.26 ± 0.56

PROPORCIONES POLEN/OVULOS^{†††}

Huitzilac cultivado A + NA C	Huitzilac silvestre B	"La Cima" A	Nepopualco A
1704.99 ± 201.62	906.19 ± 156.85	831.57 ± 239.34	671.49 ± 186.25

[†]Diferencias entre grupos P < 0.005

^{††}Diferencias entre grupos P < 0.001

^{†††}A y B diferentes de C, P < 0.0005

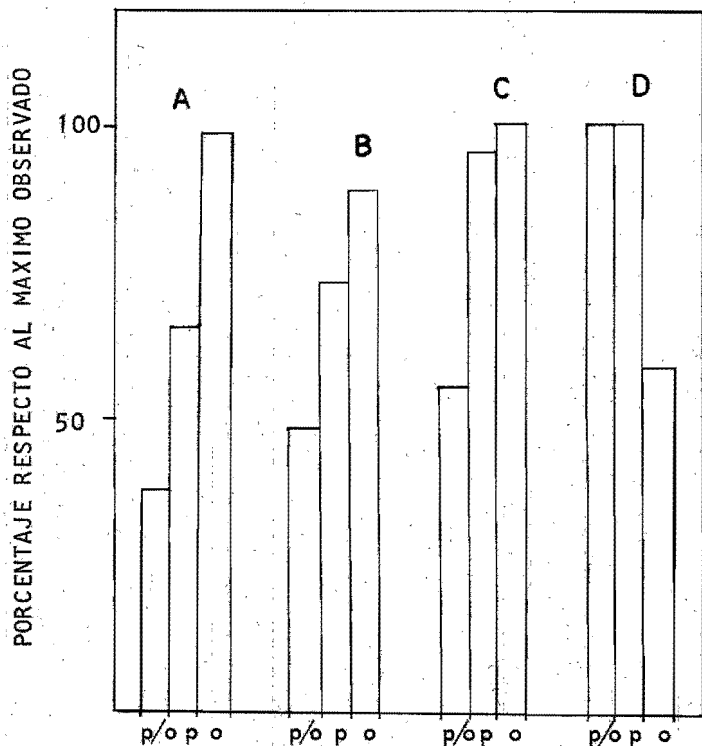


FIGURA 13

Comparación entre poblaciones; proporciones relativas de granos de polen por antera, óvulos por ovario y Polen/Ovulos expresados como un porcentaje del máximo observado. A = Nepopualco, B = "La Cima", C = Huitzilac silvestre, D = Huitzilac cultivado A + NA.

ciones silvestres el factor mas modificable y que afecta mayormente al P/O es el número de granos de polen por flor (observese la moda sesgada hacia la derecha), mientras que en los cultivares, como era de esperar, la característica mas modificada ha sido el número de óvulos/ovario como consecuencia de la selección por tamaños de semilla cada vez mas grandes. De este factor depende entonces, el P/O en las poblaciones cultivadas (moda sesgada hacia la izquierda).

La población silvestre de Huitzilac, plantea un interesante caso. En esta las proporciones relativas de granos de polen y el número de óvulos parecen muy cercanos, esta equivalencia es comprensible a la luz del continuo flujo genético entre esta y los cultivares con los que se asemeja en cuanto a fenología, producción de frutos y disponibilidad de los mismos polinizadores, este flujo se pone en evidencia además, en el hecho de que las semillas son ligeramente mas pesadas (aunque no existen diferencias significativas) que las de las demas poblaciones silvestres y que estas presentan polimorfismo respecto a la coloración, detectándose variantes similares a los cultivares en los silvestres y viceversa.

Una solución "barata" a la relación P/O, es la alta variación en el número de granos de polen, manteniendo los óvulos "caros" constantes en número. Esta ruta es la seguida por las poblaciones silvestres, mientras que en las cultivadas

se ha seguido una ruta contrastante; se han seleccionado altas probabilidades de fertilización (gran número de granos de polen), a la vez que un número menor de óvulos, que darán lugar a pocas semillas mas grandes.

La Tabla 13 ilustra los sistemas reproductivos que se esperan con base en el cálculo de las proporciones P/O y, que después se compararán con los resultados de las cruza artificiales.

7. Resultados de las cruza artificiales.

Las proporciones Polen/Ovulos nos dieron una indicación de los sistemas reproductivos en estas poblaciones, (Tabla 13) por lo que ahora el único factor que nos falta para completar nuestro cuadro, es la comparación con el resultado de las cruza artificiales.

Como mencionamos al principio de esta sección, la población de "La Cima" parecía dividirse en dos fases: una primera con plantas de floración temprana, y la segunda, con plantas tardías. Nuestros únicos argumentos eran los de fenología y observaciones empíricas, los resultados de las cruza en esta población nos dan una base cuantitativa para poder afirmar la existencia de esta división (Tabla 14). Al principio de la estación reproductiva, las pruebas de autocompatibilidad indican que en esta población existen barreras de compati-

lidad, las cuales se van perdiendo -en la población- conforme pasa el tiempo, hasta que la autogamia es tan importante como la alogamia, así pues, podemos detectar diferencias genéticas entre plantas individuales, y poblaciones, con base en las pruebas de compatibilidad. Una primera fase, con plantas tempranas en la floración con mecanismos de autoincompatibilidad (Tabla 14, Grupo A), una fase de superposición con las plantas de floración tardía autocompatibles (Grupo C), y al final de la estación reproductiva, plantas autoincompatibles (Grupo B). Esto se relaciona estrechamente con las condiciones medioambientales y de disponibilidad de polinizadores al principio de la estación reproductiva. Existe una alta predecibilidad respecto a los polinizadores, ya que estos tienen casi como único recurso en esta localidad a Phaseolus coccineus dado que la mayoría de las plantas zoófilas no han florecido, a la vez en condiciones de baja predecibilidad climática es importante promover la variabilidad, por lo que se conservan mecanismos de autoincompatibilidad, durante el último tercio de la estación favorable, la gran mayoría de las fanerógamas de la región están floreciendo y entran con Phaseolus coccineus en fuerte competencia por polinizadores de tal manera, que estos no visitan más estas poblaciones. Al volverse impredecible al polinizador, es ventajoso tener mecanismos promotores de autocompatibilidad para la producción de semillas y de esta manera, con una sola visita del polinizador baste para que haya producción de frutos al haber autopolinización. Ambas

variantes -tempranas y tardías- ocurren simpátricamente y, es de esperar que exista flujo genético entre ellas, manteniéndose este polimorfismo por selección natural.

En cuanto a la polinización cruzada, los resultados son variables siendo menor al principio de la época de floración (45%), que al fina del esta (61.3). El sistema reproductivo predicho por la relación P/O es el de xenogamia facultativa, esto es, se requiere de un vector de polen pero no existen mecanismos que provoquen incompatibilidad. Esta descripción es adecuada para la variante "plantas tardías" mas no para las plantas tempranas en la floración donde el sistema reproductivo real es xenogamia obligada. Es importante agregar, que al hacer el cómputo P/O no se encontraron diferencias entre ambas variantes por lo que la relación es válida en los dos casos.

En el caso de las poblaciones silvestres y cultivadas en Huitzilac, Mor. (Tabla 15), no se encontraron barreras fuertes de incompatibilidad ni resultados positivos en la autopolinización automática, lo que concuerda con lo reportado en la literatura.

La polinización cruzada, aumenta las probabilidades de producción de frutos en ambos casos y el sistema reproductivo bajo estas condiciones, es el de xenogamia facultativa, dato

TABLA 15

Resultados de las experiencias en las cruzas artificiales de Phaseolus coccineus L. en las poblaciones de menor altitud. (Los valores obtenidos se refieren al porcentaje de éxitos en cada tratamiento).

FECHA	N	AUTOCOMPA- TIBILIDAD	AUTOPOLINIZACION AUTOMATICA	POLINIZACION CRUZADA
5/X /'78	77	56.3%	0.0%	91.7%
5/XI/'78	144	49.2%	0.0%	47.6%
Huitzilac silvestre, 2350 msnm				
ABONADO				
5/X /'78	112	61.8%	0.0%	87.5%
NO ABONADO				
5/X /'78	97	56.5%	4.1%	82.6%
COMBINADO A + NA				
5/XI/'78	127	35.3%	0.0%	63.1%
Huitzilac, Mor., 2450 msnm				

que coincide con las predicciones calculadas de las proporciones P/O. Esta similitud entre las poblaciones silvestres y cultivadas, apunta una vez mas a la idea de que existe un intenso flujo genético entre poblaciones silvestres de baja altitud y los cultivares, mientras que las diferencias entre las poblaciones de elevada altitud y las de baja altitud, incluidos los cultivares, sugieren un alto grado de aislamiento genético entre ellas.

CONCLUSIONES

Se encontró que en un área relativamente pequeña se presentan la mayoría de los polinizadores reportados en la literatura. Se encuentra además, que los colibríes juegan un relevante papel en la polinización de Phaseolus coccineus L. principalmente en condiciones de elevada altitud. Esto concuerda con las observaciones de Cruden (1972) en las que demuestra que la proporción de plantas ornitófilas es mayor en ecosistemas de elevada altitud que en condiciones de baja altitud, siendo los colibríes los polinizadores más eficientes en montañas tropicales.

En todas las poblaciones se encontró que el peso de las semillas se comporta como una relación logarítmica inversa a su número por vaina, lo que explica el escaso número de semillas detectado en los cultivares, los cuales presentan semillas grandes merced a la intensa selección artificial. Aquí se ilustra el compromiso alternativo que existe entre producir muchas semillas o bien semillas grandes.

Con base en el cálculo de las proporciones Polen/óvulos, se determinó de manera general el sistema reproductivo esperado en cada población resultando ser en todos los casos xenogamia facultativa. Esto concuerda con los resultados obtenidos en las experiencias de cruza artificiales excepto

en el caso de la población de mayor altitud en la cual se encontraron plantas xenógamas obligadas y facultativas siendo esta diferencia una posible respuesta a la diferente disponibilidad de polinizadores. En esta población se encontró que existen genes productores de autoincompatibilidad que antes no se habían detectado en esta especie, la cual se consideraba autocompatible.

Del análisis de los datos para las diferentes poblaciones sujetas a estudio, puede desprenderse el hecho de que las poblaciones silvestres de baja altitud comparten en gran proporción características con los cultivares debiéndose esto a que existe un continuo contacto genético causado por la coincidencia en eventos fenológicos y mediación de los mismos polinizadores; asimismo las poblaciones de elevada altitud parecen estar aisladas reproductivamente de las poblaciones de baja altitud debido a:

- i) asincronía en la fenología
- ii) diferentes tipos de polinizadores y
- iii) presencia de autoincompatibilidad.

BIBLIOGRAFIA

- Alan, J.J. y C.C. Moh. 1966. Determinación del porcentaje de cruzamiento natural en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en Atajuela, C. Rica. Turrialba 16(2): 156-58.
- Allard, R.W. 1965. Genetics systems asociated with colonizing ability in predominantly self-pollinated species. In: H.G. Baker & G.L. Stebbins (eds.), The genetics of colonizing species. Academic Press. N.Y.
- Amos, J.M. 1943. A measurement of the value of bees in the pollination of Lima beans. Am. Bees J. 83: 240-1.
- Ashton, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recen evidence. Biol. J. Linn. Soc. 1: 155-96.
- Baker, H.G. 1959. Reproductive methods in flowering plants. Cold. Spring. Harbor Symp. Quant. Biol. 24: 177-91.
- 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: H.G. Baker & G.L. Stebbins (eds.), The genetics of colonizing species. Academic Press. N. Y.
- 1974. The evolution of weeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 1-24.
- 1975. Sugar concentration in nectars from hummingbird flowers. Biotropica 7(1): 37-41.
- & I. Baker. 1973a. Amino-acids in nectar and their evolutionary significance. Nature 241: 543-45.
- 1973b. Some anthecological aspects of the evolution of nectar-producing flowers, particularly amino-acids production in nectar. In: V.H. Heywood (ed.), The interactions of Taxonomy Ecology. London.
- 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. In: L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.), Animal and plant coevolution. Univ. Texas Press. Austin.
- & B.J. Harris. 1957. The pollination of *Parkia* by bats and its attendant evolutionary problems. Evolution 11: 449-60.

- & P.D. Hurd. 1968. Intrafloral ecology. Ann. Rev. Entomol. 13: 385-414.
- Barrons, K.C. 1939. Natural crossing in Lima beans at different degrees of isolation. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 36: 637-40.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution 28: 85-92.
- Blackwall, F.L.C. 1969. Effects of weather, irrigation and pod-removal on the setting of pods and the marketable yield of runner beans (Phaseolus multiflorus). J. Hort. Sci. 44: 371-84.
- 1971. A study of plant-insect relationships and pod setting in the runner bean (Phaseolus multiflorus). J. Hort. Sci. 46: 365-79.
- Bukasov, S.M. 1930. The cultivated plants of México, Guatemala and Colombia. Bull. Appl. Bot. Gen. Pl. Breeds. Suppl. 47: 1-553.
- Burkhardt, A. 1952. Las leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. Buenos Aires.
- Búrquez, A. y M. Franco. 1978. Ofrecimientos energéticos a los polinizadores en montañas tropicales de elevada altitud. Resúmenes de los trabajos del VII Congreso Mexicano de Botánica. Soc. Bot. Méx. México.
- Butler, C.G. 1945. The influence of physical and biological factors of the environment on honeybee activity. An examination of the relationship between activity and nectar concentration and abundance. J. Exp. Biol. 21: 5-12.
- Carta de Climas. CETENAL - Inst. Geogr. UNAM 1970. Secretaría de la Presidencia. México.
- Carta Geológica. CETENAL. 1975. Secretaría de la Presidencia. México.
- Carta Topográfica, CETENAL. 1976. Secretaría de la Presidencia. México.
- Corner, E.J.H. 1954. The evolution of tropical forest. In: J. Huxley, A.C. Hardy & E.C. Ford (eds.), Evolution as a process. Allen Unwin, London.
- Crispín, M., A. 1961. Cruzamiento natural en el frijol. Agric. Tec. Mex. (1960-1961). (11): 38-39.
- Cruden, R.W. 1972. Pollinators in high elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. Science 176: 1439-40.

- 1976. Fecundity as a function of nectar production and Pollen-Ovule ratios. In: J. Burley (ed.), Variation breeding and conservation of tropical forest trees. Academic Press, N.Y.
- 1977a. Intraspecific variation in Pollen-Ovule ratios and nectar secretion -Preliminary evidence of ecotypic adaptation. Ann. Miss. Bot. Gard. 63: 277-89.
- 1977b. Pollen-Ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31:32-46.
- & V.M. Toledo, 1977. Oriole pollination of Erythrina brevipflora (Leguminosae): evidence for polytypic view of ornithophilly. Plant. Syst. Evol. 126:393-403.
- Darlington, C.D. 1958. Evolution of genetic systems. 2nd. Ed. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Darwin, C. 1858. On the agency of bees in the fertilization of Papilionaceous flowers and on the crossing of kidney beans. Ann. Mag. Nat. Hist. 2: 459-65.
- 1876. The effects of cross and self-fertilization in vegetable kingdom. John Murray, London.
- Delpino, F. 1868-1875. Ulteriori osservazione sulla dicogamia nell regno vegetale. I-II. Att. Soc. Ital. Sci. Nat. Milano 11-12.
- De Wet, J.M.J., J.R. Harlan & C.A. Grant. 1971. Origin and evolution of teosinte (Zea mexicana). Euphytica 20: 255-65.
- Docters van Leeuwen, W.M. 1933. Biology of plants and animals occurring in the higher parts of Mount Pangrango-Gedeh in West Java. Verh. Ak. Wetensch. Amsterdam Afd. Natuurk. 31: 1-278.
- Dorf, E. 1960. Climatic changes of the past and present. Am. Sci. 48: 341-64.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. 2nd. Ed. Pergamon Press. Oxford.
- Farrer, T.H. 1868. On the manner of fertilization of the Scarlet Runner and Blue Lobelia
- Fedorov, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. J. Ecol. 54: 1-11.

- Fernández, P. y J. Sarukhán. 1978. Distribución de energía en poblaciones de frijoles silvestres de Phaseolus coccineus L. en un gradiente altitudinal. Resúmenes de los trabajos del VII Congreso Mexicano de Botánica. Soc. Bot. Méx. México.
- Frankie, G.W. & H.G. Baker. 1974. The importance of pollinator behavior in the reproductive biology of tropical trees. An. Inst. Biol. Univ. Méx. 45, Ser. Bot. (1): 1-10.
- P.A. Opler & K.S. Bawa. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. J. Ecol. 64: 1049-56.
- Free, J.B. 1966. The pollination of the beans (Phaseolus multiflorus and Phaseolus vulgaris) by honeybees. J. Apic. Res. 5: 87-91.
- 1970. Insect pollination of crops. Academic Press. N.Y.
- & P.A. Racey. 1968. The pollination of runner beans (Phaseolus multiflorus) in a glass house. J. Apic. Res. 7: 67-9.
- Fryxel, P.G. 1957. Modes of reproduction in higher plants. Bot. Rev. 23: 135-233.
- Galinat, W. 1971. The origin of maize. Ann. Rev. Genet. 5: 447-78.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Inst. Geogr. UNAM. México.
- Grant, V. 1958. The regulation of recombination in plants. Cold. Spring Harbor Symp. Quatn. Biol. 23: 337-63.
- 1975. Genetics of flowering plants. Columbia Univ. Press. N.Y.
- Hainsworth, F.R. & L.L. Wolf. 1972. Energetics of nectar extraction in a small high altitud tropical hummingbird, Selasphorus flammula. J. Comp. Physiol. 80: 377-87.
- Harlan, J.R. 1965. The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. Euphytica 14: 173-76.
- Hawkins, R.P. 1961. Observation on the pollination of red clover. Bees I: the yield of seed in relation to the number and kind of pollinators. Ann. Appl. Biol. 49: 55-65.
- Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 139-70.

- & P.H. Raven. 1972. Energetics and pollination Ecology. Science 176: 597-602.
- Hernandez, H. y V.M. Toledo. 1979. The role of nectar-robbars and pollinators in the reproduction of Erythrina leptorhiza (Leguminosae). Ann. Miss. bot. Gard. (En prensa).
- Hernandez, X., E., S. Miranda C. y C. Prywer. 1959. El origen de Phaseolus coccineus L. darwinianus Hdez. X. y Miranda C. subespecie nova. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. XX: 99-121.
- y L.M. Arias. 1978. Relaciones entre agrohabitats y persistencia de variantes del complejo Phaseolus coccineus L. en Chiapas, Mexico. Resúmenes de los trabajos del VII Congreso Mexicano de Botánica. Soc. Bot. Mex. México D.F.
- , R.A. Ramos y M.A. Martínez Alfaro. 1979. Etnobotánica. In: E. M. Engelman (ed.), Contribuciones al conocimiento del frijol (Phaseolus) en México. C.P. Chapíngo, México.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203-05.
- 1975. What are dandelions and aphids?. Amer. Natur. May 1975.
- Kendall, D. A. & B. D. Smith. 1975. The pollinating efficiency of honeybee and bumblebee to field bean flowers (Vicia faba L.). J. Appl. Ecol. 12: 709-17.
- & -----, 1976. The pollinating efficiency of honeybee and bumblebee visits to flowers of the runner bean (Phaseolus coccineus L.). J. Appl. Ecol. 13: 749-52.
- Knuth, P. 1895-1905. Handbuch der Blütenbiologie. I-III. Engelmann. Leipzig.
- Kohashi, S.J. 1979. Fisiología. In: Engleman E.M. (ed.), Contribuciones al conocimiento del frijol (Phaseolus) en México. C. P. Chapíngo. México.
- Kristofferson, K.B. 1921. Spontaneous crossing in the garden bean Phaseolus vulgaris. Hereditas 2: 395-400.
- Lamprecht, H. 1929. Der artbegriff seine entwicklung und experimentelle klarlegung. Agri. Hortique. Genetica 17: 105-264.

- Leepik, E.E. 1963. Fossil evidence of floral evolution. Lloydia 26: 91-115.
- 1966. Floral evolution and pollination in the Leguminosae. Ann. Bot. Fenn. 3: 299-308.
- Levin D.A. 1973. Competition for pollination service; a stimulus for the evolution of autogamy. Evolution 26: 669-69.
- 1975. Pest pressure and recombination systems in plants. Amer. Natur. 109: 437-52.
- Lyon D.L. & C. Chadek. 1971. Exploitation of nectar resources by hummingbirds, bees (Bombus) and Diglossa baritula and its role in the evolution of Penstemon kunthii. Condor 73: 246-48.
- Mackie W.W. & F.L. Smith. 1935. Evidence of field hybridization in beans. J. Am. Soc. Agronom. 27: 903-09.
- Maerz A.J. & M.R. Paul. 1950. A dictionary of color. 2nd. ed. Mc Graw-Hill, New York.
- Meeuse B.J.D. 1961. The story of pollination. Ronald Press. New York.
- Miranda C., S. 1967. Infiltración genética entre Phaseolus coccineus L. y Phaseolus vulgaris L. C. P. Ser. Inv. 9. Chapingo, México.
- Mojarro D.F. 1977. Efectos de la sequía en el rendimiento del frijol (Phaseolus vulgaris L.) Aspectos fisiológicos. Tesis de maestría en ciencias. C. P. Chapingo, México.
- Mommers J. 1971. De bestuiving von bonen (Phaseolus) onder glass. Bijenteelt. 73: 79-80.
- Mulligan G.A. 1972. Autogamy allogamy and pollination in some Canadian weeds. Can. J. Bot. 50: 1767-71.
- Percival M. S. 1965. Floral Biology. Pergamon Press. Oxford.
- Pickersgill B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers. (Genus Capsicum.). Evolution 25: 683-91.
- Pijl L. van der. 1960-1961. Ecological aspects of flower evolution I-II. Evolution 14: 403-16; 15: 44-59
- & C.H. Dodson. 1966. Orchids and their pollinators. Univ. Miami press. Florida.

- Piper C.B. 1926. Studies in American Phaseolinae. Contr. U.S. Nat. Herb. 22: 663-701.
- Platt W. J., G. R. Hill, & S. Clark. 1974. Seed production in a prairie legume (Astragalus canadensis L.) Interactions between pollination, predispersal seed predation and plant density. Oecologia 17: 55-63.
- Proctor M. & P. Yeo. 1973. The pollination of flowers. Collins. London.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México.
- Snedecor G.W. & W.G. Cochran. 1975. Métodos Estadísticos. 5a.ed. Cecs. Mex.
- Sokal R.R. & F.J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman. San Francisco.
- Solbrig O.T. 1976. On the relative advantages of cross and self-fertilization. Ann. Miss. Bot. Gard. 63: 262-76.
- & R.C. Rollins. 1977. The evolution of autogamy in species of the mustard genus Laevenworthia. Evolution 31: 265-281.
- Sousa M. y A. Delgado. 1979. Herramientas y consideraciones para la revisión del género Phaseolus. In: Engleman E.M. (ed), Contribuciones al conocimiento del frijol (Phaseolus) en México. C.P. Chapíngo, México.
- Stearns S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 145-171.
- Stebbins G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press. N.Y.
- 1958. Longevity, habitat and release of genetic variation in higher plants. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 23: 265-378.
- 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms I: Pollination mechanisms. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 307-26.
- Stiles F.G. 1971. Time, energy and territoriality of the Anna Hummingbird (Calypte anna). Science 173: 818-21.
- Tasei J.N. 1976. Les insectes pollinisateurs de la féverole d'hivier (Vicia faba equina L.) et la pollinisation des plantes male-sterile en production de semence hybride. Apidologie 7: 1-38.
- Teodoradze S.G. 1959. The role of bees in the production of new varieties of beans in the conditions of Georgia. Pchelovodstvo Mosk. 36: 40-42.

- Toledo V.M. 1974. Observations on the relationship between hummingbirds and Erythrina species. Lloydia 37: 482-87.
- Vavilov N.I. 1949. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Chronica Botanica. Mass.
- Vieira C. 1960. Sobre a hibridacao natural em Phaseolus vulgaris L. Rev. Ceres 11: 103-07.
- Vogel S. 1969. Flowers offering fatty oil instead of nectar. Abstr. XIth. Int. Bot. Congr. 229. Seattle.
- Williams G.C. 1975. Sex and Evolution. Princeton Univ. Press. New. Jersey.
- Zar J.H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice Hall. USA.