



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ASPECTOS ECOLOGICOS SOBRE LA POLINIZACION Y LA DISPERSION

DE Nicotiana glauca Grah.

T E S I S P R O F E S I O N A L

DESCARTE

HECTOR MANUEL HERNANDEZ MACIAS

México, D.F.

6380

Julio de 1979.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A la memoria de mi Padre,
a mi Madre, a mis hermanos
Luis y Miguel y a mi compañera
Alina quienes son también
responsables de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi sincero agradecimiento al M. en C. Mario Sousa Sánchez por su asesoría y colaboración al desarrollo de este trabajo.

De la misma manera doy las gracias a los miembros de la Comisión Dictaminadora M.en C. Victor Manuel Toledo, Biol. Alfonso Delgado Salinas , Dr. José Sarukhán Kermez y Biol. Maru García Peña por sus atinadas críticas al manuscrito final . Especialmente, deseo agradecer su valiosa colaboración a lo largo de este trabajo al Biol. Alfonso Delgado Salinas, así como la información proporcionada de los especímenes de N. glauca del herbario Royal Botanic Gardens, Kew y del dibujo de la figura seis.

Agradezco al Biol. Miguel Campomanes y al Dr. Miguel Lara del Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM por su ayuda en el análisis de aminoácidos del néctar; al Mtro. Javier Valdez por su colaboración con la traducción de algunos artículos del alemán y al Dr. John L. Neff de la Universidad de California, Santa Cruz por la información brindada sobre la especie en Argentina.

Doy las gracias a Luis Herrera por sus dibujos de las figuras cuatro y cinco y a Oscar Chavez y Pilar Ponce por su ayuda en la captura de aves.

Finalmente agradezco a mis compañeros del Herbario Nacional quienes, de una forma u otra colaboraron en el desarrollo de este trabajo.

CONTENIDO

INTRODUCCION	1
LA ESPECIE ESTUDIADA	3
AREA DE ESTUDIO Y METODOS	6
FENOLOGIA FLORAL	9
MORFOLOGIA FLORAL	10
NECTAR	12
SISTEMA DE REPRODUCCION	15
VISITANTES FLORALES	17
OTROS VISITANTES	20
FRUTO: PRODUCCION DE SEMILLAS Y GERMINACION	23
DISPERSION	24
DISCUSION	
Adaptaciones a la polinizacion cruzada	
Competencia por polinizadores y la importancia de <u>N. glauca</u> como recurso alimenticio.	
Repercusiones de <u>N. glauca</u> sobre los movimientos estacionales de los colibríes.	
Conductas de forrajeo y sistema de reproducción	
Plasticidad en sus mecanismos de polinización y dispersión	26
LITERATURA CITADA	34

INTRODUCCION

El curso reciente de la evolución y la distribución de los seres vivos ha sido modificado por la influencia del hombre. Con el aumento de la población y la intensificación de sus actividades sobre la biósfera, el hombre ha modificado la dirección y acelerado las tasas evolutivas de algunas plantas y animales y, de esta manera, se ha convertido en el agente más poderoso de dispersión a través de todo el mundo.

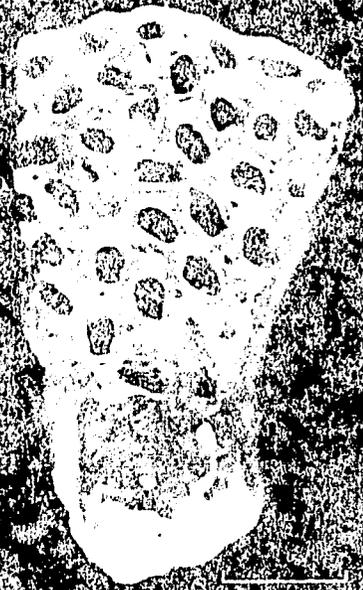
En el caso de las plantas, esta influencia ha tomado dos formas: por un lado, ha producido nuevas variedades por selección artificial; y por el otro, ha creado las condiciones medioambientales que han facilitado el establecimiento de especies. A estas especies, comúnmente designadas con el nombre de malezas, se les define en forma general como plantas cuyas poblaciones crecen en hábitats predominantemente perturbados por el hombre, sin incluir, por supuesto, a las especies cultivadas (Baker, 1965).

Las malezas comparten una serie de características que les permiten comportarse como tales; algunas de las más importantes son las que a continuación se mencionan (según Salisbury, 1961; Baker, 1965 y Hill, 1977):

1. Amplio rango de tolerancia a variaciones en el ambiente físico.



0.5 mm



0.5 mm

0.5 mm



0.5 mm

0.5 mm

2. Fuerte habilidad competitiva.
3. Capacidad para reproducirse vegetativamente.
4. Plántulas de crecimiento rápido y de fácil establecimiento.
5. En floración después de un corto período de crecimiento vegetativo.
6. Floración y producción de frutos a través de un largo período de crecimiento vegetativo.
7. Considerable longevidad de las semillas en el suelo, etc.

Por otro lado, la evolución de las malezas ha estado frecuentemente asociada a cambios significativos en sus sistemas de reproducción. En este contexto, el presente trabajo pretende contribuir al conocimiento de algunos elementos de la polinización y dispersión de Nicotiana glauca Grah.

(Solanaceae). Sus objetivos generales se resumen a continuación:

1. Obtener información sobre las interacciones planta-polinizador poniendo especial interés en características adaptativas tales como fenología floral, disposición de la inflorescencia, morfología floral, calidad y cantidad de néctar, etc. que funcionan como un estímulo a los visitantes.
2. Evaluar la importancia de los diferentes visitantes sobre la reproducción de la especie a la luz de sus conductas específicas.
3. Evaluar las repercusiones de la especie sobre los hábitos de los visitantes.
4. Discutir la distribución de la especie tomando como marco de referencia su sistema de reproducción y sus mecanismos de dispersión.

LA ESPECIE ESTUDIADA

Nicotiana glauca es una maleza perenne que, por su plasticidad y amplio rango de tolerancia a condiciones ambientales alteradas, está representada en una variedad de hábitats, tales como: terrenos baldíos, bordes de caminos, sitios pedregosos, etc. Una característica notable es su capacidad para crecer en donde las condiciones de humedad y fertilidad del suelo son frecuentemente bajas. Según Lunyeva et al (1970), puede tolerar heladas de -7°C . La presencia de anabaseína en sus hojas y flores (Blohm, 1962), un alcaloide cualitativamente similar a la nicotina pero tres veces más potente (UNESCO, 1960), es probablemente un elemento importante en la defensa frente a depredadores¹. A este respecto, Hardin & Arena (1974) reportan casos de personas envenenadas cuando han comido las hojas; lo mismo ocurre al ganado (Goodspeed, 1954).

Desde el noroeste argentino, su sitio de origen (Goodspeed, 1945, 1954), ha colonizado varias regiones del mundo en donde frecuentemente es un elemento agresivo de la vegetación. También en algunos lugares se le encuentra cultivado, pues existen variedades con valor ornamental. Así, extiende sus sitios

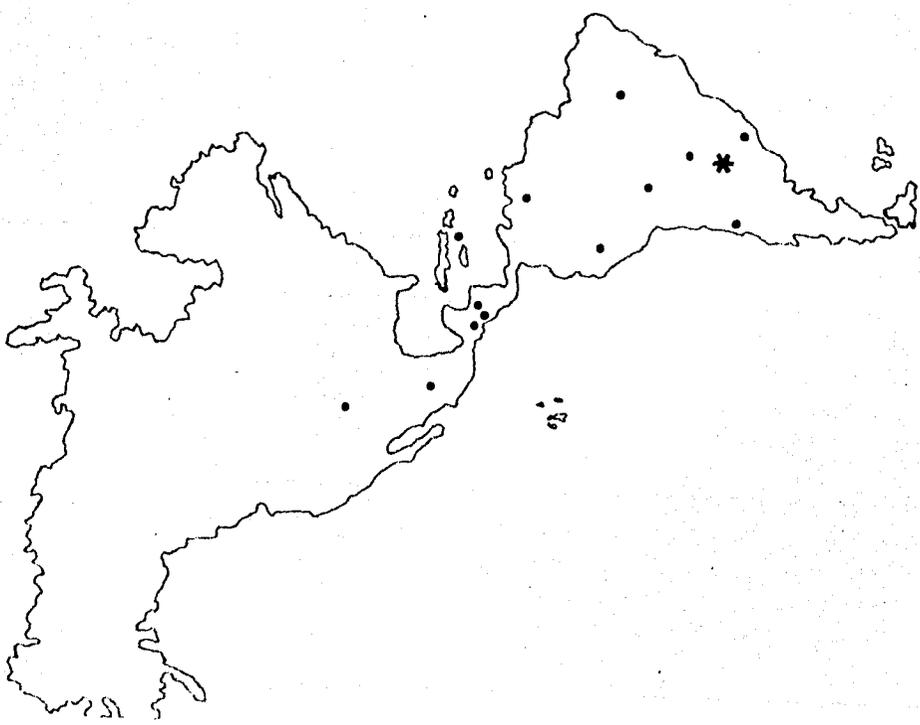
1. Una excepción a esto es la depredación que sufren las hojas de N. glauca por parte de las larvas de la mariposa Rothschildia orizaba. Este es un caso poco frecuente ya que éstas se alimentan básicamente de las hojas del "pirul" (Schinus molle).

de ocupación a todos los continentes, de manera que la podemos considerar una especie cosmopolita (fig. 1). De esta manera, se le ha colectado al este de los Andes en algunas localidades de Bolivia, Chile, Uruguay y Paraguay, y más extensivamente en el noroeste de Argentina (Goodspeed, 1954). Para Centroamérica existen referencias de Guatemala, El Salvador, Honduras e Islas Antillanas. Hacia el norte, crece abundantemente en el suroeste de los Estados Unidos, norte y centro de México en donde se hace más rara hacia al sureste.

En el continente europeo se le cultiva con fines ornamentales, y está ampliamente naturalizada a lo largo de la región mediterránea y Portugal, incluyendo Islas Baleares, Cerdeña, Sicilia y Creta con sus islas adyacentes. En Asia la encontramos en Turquía, Isla de Chipre, Líbano, Israel, Palestina, Irak e India. En lo que toca a África, se distribuye hacia el norte a lo largo de las costas del mar Mediterráneo, desde Marruecos hasta Egipto; en Kenia, y en los desiertos de Karroo y Namib en los territorios de Sudáfrica, Suroeste Africano y Angola. También crece en las Islas Canarias e Islas Madera. En las regiones desérticas de Australia ha sido encontrada formando híbridos estériles con N. suaveolens (Baker, 1972). También ha sido colectada en otras islas del Pacífico como: Nueva Zelanda, Nueva Caledonia e Islas Hawaii.

Su distribución altitudinal es también muy amplia, puesto que va desde el nivel del mar hasta los 3600 m. en Bolivia,

Figura 1. Mapa de distribución general de Nicotiana glauca. El asterisco indica su lugar de origen y los puntos los países en que ha sido colectada.



aunque en México la encontramos hasta los 2400 msnm².

-
2. Los datos de distribución fueron tomados de las siguientes fuentes: Agnew, 1974; Gentry & Standley, 1974; Goodey et al, 1965; Goodspeed, 1954; Tutin et al, 1972 y Walter, 1971. Los especímenes revisados de los herbarios Herbario Nacional de México (MEXU) y Royal Botanic Gardens, Kew (K) dieron información complementaria.

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

Este trabajo se llevo a cabo básicamente en los límites del Jardín Botánico de la Universidad Nacional Autónoma de México dentro del Pedregal de San Angel, al suroeste de la Cuenca del Valle de México, en donde N. glauca crece abundantemente formando agregados a lo largo de los caminos. La vegetación del Pedregal de San Angel es sumamente heterogénea en cuanto a su composición, de manera tal que comprende varias comunidades vegetales las cuales son un reflejo de las variaciones en las condiciones del clima y del sustrato. La comunidad más extendida y característica es la asociación Senecionetum praecocis, en la cual se distingue un estrato arbustivo dominado por el "palo loco" Senecio praecox; además, en este mismo estrato existen otras especies menos abundantes como: Wigandia urens var. caracasana, Stevia salicifolia, Buddleia americana, etc. Por otra parte, en el estrato herbáceo son características las gramíneas Muhlenbergia robusta, M. rigida, Aegopogon cenchroides, etc, y otras especies como: Zinnia multiflora, Tagetes peduncularis, Commelina coelestris, Penstemon campanulatum, Salvia mexicana, Bouvardia ternifolia, etc. (Rzendowski, 1954). En lo que toca a su avifauna, el Pedregal es también muy rico ya que existen al menos 96 especies de aves distribuidas en 26 familias (Ramos, 1974)

Puesto que el Pedregal de San Angel se ubica dentro del

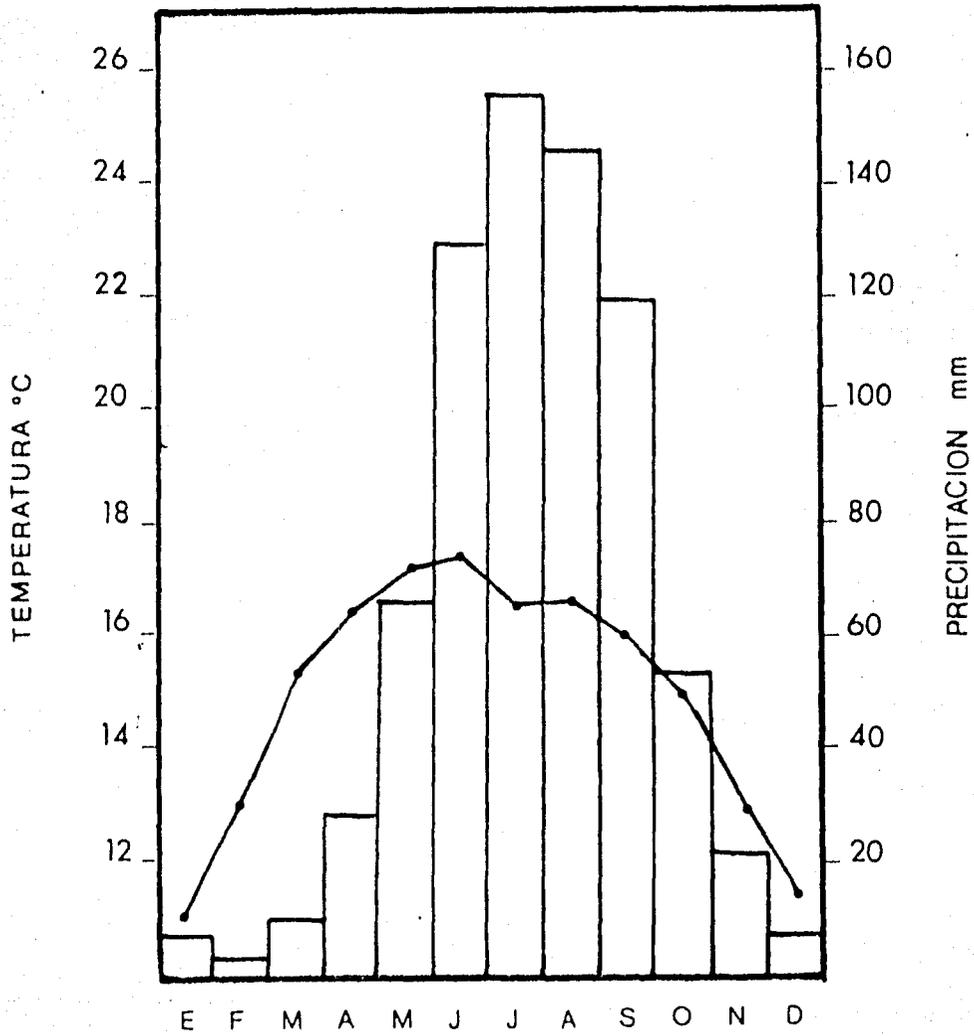
Valle de México, sus componentes climáticos no varían con respecto al resto de la Cuenca. Así, tenemos que el clima es templado semihúmedo, con una marcada época de máxima precipitación que va de junio a octubre y otra de sequía de noviembre a mayo (fig. 2). La temperatura máxima del año se da en el mes de mayo y la mínima en enero.

El trabajo de campo fue realizado básicamente entre marzo de 1977 y julio de 1978, involucrando un tiempo total de 110 horas distribuidas en 49 días. Además, se hicieron algunas observaciones complementarias entre febrero y mayo de 1979.

Para conocer el sistema de reproducción de la especie se realizaron dos tratamientos: uno consistió en proteger botones florales de la actividad de los visitantes para probar la posibilidad de auto-polinización. Para saber si existen mecanismos de auto-incompatibilidad se auto-polinizaron en forma artificial flores previamente protegidas las cuales fueron nuevamente aisladas. En ambos casos se utilizaron bolsas de malla fina (tul) de 5.5 por 3 cm.

El néctar fue cuidadosamente colectado de flores recién abiertas justamente al amanecer para evitar que se concentrara por evaporación o que fuese extraído por los visitantes. El volumen producido por flores individuales fue medido con micropipetas calibradas de 10 μ l, y su concentración de

Figura 2. Variación anual de la temperatura media mensual y precipitación en el Pedregal de San Angel. (Tomado de García Peña, 1976)



azúcares con refractómetros de campo (Erma Hand Refractometer, Modelos A y B). La identificación de aminoácidos en el néctar fué hecho con un aminoanalizador (Amico Fluorometric Liquid Chromatography System). Para tal propósito se extrajo el néctar de varias flores con una jeringa esterilizada y fue inmediatamente refrigerado.

Observaciones sobre el fruto, sugirieron que los posibles dispersores de las semillas de N. glauca serían algunas especies de aves. Por este motivo, se instalaron redes ornitológicas en sitios estratégicos. Posterior a su captura, las aves fueron introducidas en una jaula hasta que depositaran sus heces fecales, las cuales, a su tiempo, se analizaron en laboratorio. Las semillas se pusieron a germinar sobre cajas de petri usando papel filtro como sustrato y a temperatura ambiente.

FENOLOGIA FLORAL

A diferencia de las especies que florecen durante períodos de tiempo limitados, la floración de N. glauca se extiende durante todos los meses del año sin responder a ningún patrón estacional. Durante el transcurso de nuestras observaciones apreciamos un comportamiento poco sincronizado de producción de flores a lo largo de todo el año, con dos picos notorios. El primero de ellos durante los primeros meses del año, justamente en la estación de menor precipitación (ver fig. 2); y el segundo durante agosto y septiembre.

Este patrón de floración contrasta con el observado por Stiles (1973) sobre poblaciones de N. glauca en algunas localidades de California, puesto que en este lugar se suspende la floración durante los meses de invierno, probablemente a causa de las bajas temperaturas.

MORFOLOGIA FLORAL

Las flores de N. glauca se agrupan en inflorescencias panículo-cimosas. De acuerdo con los síndromes descritos por van der Pijl (1961), Percival (1965), Faegri & van der Pijl (1971) y Proctor & Yeo (1973) son típicas ornitófilas, pues su forma es tubular, carecen de aroma y están orientadas hacia la parte externa de la planta. El néctar, que es abundante, se deposita en la base de la corola sobre la superficie del ovario. Sus cinco estambres, que tienen largo desigual, están dispuestos circularmente rodeando al pistilo y la dehiscencia de las anteras es generalmente durante las primeras horas de la mañana. Dado que el estigma está receptivo poco tiempo antes (1-2 horas aprox.) de la dehiscencia de las anteras, las flores de N. glauca son parcialmente protoginias; de esta manera, éstas son funcionalmente unisexuales en un principio y hermafroditas después. obviamente el valor adaptativo de esta característica es el promover la fecundación cruzada, ya que aumentan las posibilidades de que polen alógamo (de otro individuo) sea el responsable de la fertilización.

Aunque el color rojo de las flores se ha considerado como característico para las especies ornitófilas (Grant, 1966 y Raven, 1973), la asociación entre este color y las aves no es absoluta. Así, tenemos que las flores de N. glauca son amarillas con tonalidades verdosas en la parte

más distal de la corola. Cuando una flor se encuentra recién abierta, la coloración verde es bastante notable, pero va desapareciendo paulatinamente con su edad. Por otro lado, Goodspeed (1945, 1954) cita algunas variedades con color marrón, morado o rojo y Agnew (1974) encuentra flores color amarillo naranja en Kenia.

Todos estos rasgos florales integran en conjunto un sistema que estimula la visita de los colibríes y, al mismo tiempo, evita en gran medida la actividad de visitantes ilegítimos.

NECTAR

Puesto que el néctar es un recurso importante explotado por la comunidad de colibríes y otros organismos, pusimos especial interés en su estudio desde el punto de vista cuantitativo y cualitativo.

Woods (1927) y Percival (1965) han hecho la interesante observación de que los colibríes visitan las flores jóvenes con la coloración verde, en lugar de las maduras que ya han perdido dicha coloración. Este hecho ha sido confirmado por observaciones propias; sin embargo, pensamos que no puede ser explicado en función de una sensibilidad gratuita al color por parte de los colibríes.

La tabla 1 muestra las grandes diferencias en cantidad de néctar producido y en densidad de azúcares que existen entre ambos grupos de flores. Así, tenemos que en las flores recién abiertas, que conservan la coloración verde, existe un promedio de producción de néctar de 17.1 μ l, una densidad de azúcares de 26.5% y en todas se encontró néctar; en cambio, en las flores maduras existe un promedio de 2.2 μ l, una densidad de azúcares de 36% y solo el 16.6% de ellas tuvo néctar. De esta manera, queda demostrado que la preferencia hacia las flores con coloración verde está en función de la producción de néctar y no en el color de

Tabla 1. Características del néctar en dos diferentes fases de la vida de las flores de Nicotiana glauca. (* = Promedio \pm D.S. ; N = Número de flores analizadas; I = Número de individuos).

	Flores recién abiertas	N	I	Flores maduras	N	I
Néctar en μ l por flor	17.1 (\pm 6.07)*	30	10	2.2 (\pm 5.78)*	30	10
% de azúcares	26.5 (\pm 2.04)*	60	9	36 (\pm 1.70)*	20	6
% de flores con néctar	100	30	10	16.6	30	10

la flor por sí mismo.

La lengua de los colibríes es un órgano protráctil sin capacidad de succión (Weymouth et al, 1964; Percival, 1965). El mecanismo por el cual los colibríes extraen el néctar no es bien entendido actualmente; sin embargo, existen evidencias de que éste es transportado a través de la lengua por capilaridad (Baker, 1975). Este hecho está íntimamente ligado a la densidad de néctar, puesto que cuando éste es concentrado es viscoso, y la viscosidad es inversamente proporcional a la capilaridad. Esto quiere decir que para que el néctar pueda ser ingerido por un colibrí, necesariamente tiene que ser diluido, pues de otra manera el gasto energético empleado en su extracción sería mayor que la energía obtenida. Entendiendo lo anterior, no es coincidencia encontrar que la mayoría de los néctares de las flores polinizadas por colibríes tengan bajas densidades de azúcares que se acercan a un contenido de 25% (Baker, 1975). Una flor ornitófila con una elevada concentración de azúcares tiene desventajas. Si ahora volvemos al problema de por qué los colibríes no visitan las flores maduras, tenemos un elemento más para resolverlo: en términos energéticos es más ventajoso para los colibríes tomar el néctar diluido de las flores jóvenes.

Aunque el razonamiento de Baker (1975) basado en los efectos del incremento de la viscosidad parece acertado,

recientemente Bolten & Feisinger (1978) han propuesto una hipótesis alternativa al hecho de por qué las flores polinizadas por colibríes secretan néctar diluido. Estos autores afirman que la baja concentración de azúcares en este tipo de flores funciona para evitar que el néctar sea robado por abejas, las cuales pueden ser polinizadores menos efectivos para este tipo de plantas. La intensificación de investigaciones sobre este problema ayudaría a conocer el significado potencial de las concentraciones de néctar.

Estudios recientes llevados a cabo por Baker & Baker (1973 ab, 1975) han revelado la presencia de numerosos compuestos químicos además de carbohidratos en el néctar. Significativamente han demostrado la existencia de proporciones considerables de aminoácidos los cuales pueden tener consecuencias nutricionales para los visitantes florales. La tabla 2 muestra una lista de las cantidades relativas de los 18 aminoácidos encontrados en el néctar de N. glauca. Como se puede apreciar, la Glutamina, la Serina y la Arginina son los más abundantes puesto que constituyen el 40.3, 12.1 y 9.6% respectivamente del total de aminoácidos encontrados.

Tabla 2. Cantidades relativas de aminoácidos encontrados en el néctar de N. glauca.

Aminoácidos	Cantidad ($\mu\text{mol}/\mu\text{l}$)
Acido aspártico	.26
Acido cistéico	.37
Acido glutámico	.86
Alanina	.30
Arginina	1.10
Fenilalanina	.19
Glicina	.13
Glutamina	4.63
Histidina	.12
Isoleucina	?
Leucina	.21
Lisina	.79
Norleucina	.54
Metionina	.02
Serina	1.39
Treonina	.57
Tirosina	.02
Valina	?
Total	11.50

SISTEMA DE REPRODUCCION

Las anteras de las flores de N. glauca se encuentran situadas en un nivel inferior con respecto al estigma (fig. 3a) haciendo obvia la imposibilidad de auto-polinización y los tratamientos realizados lo confirman (tabla 3). Al mismo tiempo, las flores mostraron ser auto-compatibles, lo cual implica una capacidad potencial de auto-polinización.

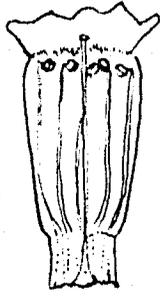
Como mencionamos anteriormente la forma de la corola de las flores de N. glauca es tubular (fig. 3b); sin embargo, no es raro encontrar flores con la corola totalmente deforme (fig. 3c) y en este caso existe una proporción de 54% de flores auto-polinizadas (tabla 3).

Tabla 3. Resultados de los tratamientos para determinar el sistema de reproducción. (N= Número de flores, I= Número de individuos).

		N	I
Flores auto-compatibles	100%	110	9
	Auto-polinización	N	I
Flores normales	0%	100	10
Flores deformes	54%	96	14

A simple vista, estas flores aparentan ser una desventaja para la especie, pero en realidad, se trata de un fenómeno

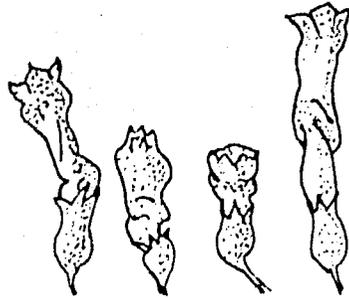
Figura 3. a) Disección de la corola mostrando la posición de los estambres y del estigma. b) Flor normal. c) Flores deformes.



A



B



C

meno adaptativo que tiene importantes repercusiones en su biogeografía como veremos más adelante.

Se podría pensar que la presencia de estas flores deformes en los individuos de N. glauca es de carácter local; sin embargo, un análisis de ejemplares de herbario mostró que éstas se presentan en individuos colectados en todos los continentes (tabla 4).

Tabla 4. Sitios en donde han sido colectados ejemplares de N. glauca con flores deformes. *

Málaga, Esp.	Tenerife, Esp.
Atenas, Grec.	Gran Canaria, Esp.
Isla de Chipre	Cabo Esperanza, S. Africa
Israel, Jerus.	Omaruru, Suroeste Africano
Beirut, Líbano.	Queen s land, Aust.
Cerca del Nilo, Egipto	Koonenberry, Aust.
Norte de Marruecos	Honolulu, Hawaii.
Benghazi, Libia	

*Datos tomados del herbario Royal Botanic Gardens, Kew (K).

Finalmente, es importante señalar que las flores deformes se presentan en forma muy irregular en las poblaciones sujetas a observación, ya que en algunos individuos se encontró el 100% de ellas y en otros no se encontró ninguna. Por otro lado, tal parece que no existe correlación alguna entre la edad de la planta y la proporción de estas flores.

VISITANTES FLORALES

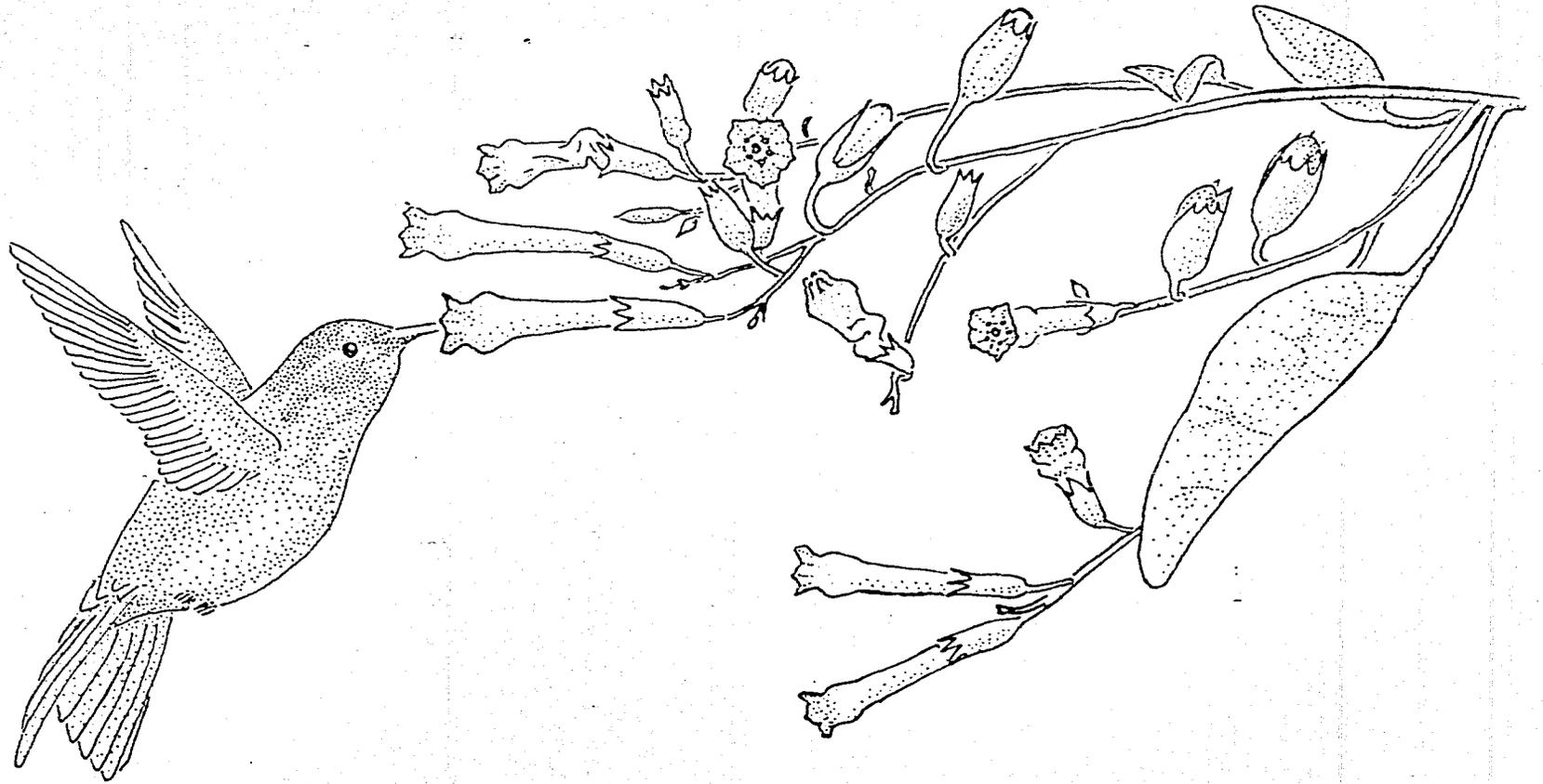
A lo largo de las observaciones se identificaron cuatro especies de colibríes visitando regularmente N. glauca : Calothorax lucifer, Hylocharis leucotis, Eugenes fulgens, y Amazilia beryllina.

A través de las varias visitas que los colibríes hacen a las flores (fig. 4), sus picos son impregnados con polen y, al mismo tiempo, éste se deposita en el estigma que está cubierto con un material pegajoso³.

La frecuencia con la que cada especie dada de colibrí visita N. glauca varía drásticamente con el tiempo. En términos generales, Calothorax lucifer e Hylocharis leucotis fueron las especies más frecuentemente observadas tomando el néctar de las flores de N. glauca, aunque Eugenes fulgens también fue registrado en numerosas ocasiones . La actividad de los colibríes se concentra más íntimamente sobre N. glauca durante los meses de invierno que es cuando no exis

3. El exudado estigmático de N. glauca ha sido analizado por Baker et al (1975), quienes han encontrado los siguientes compuestos que posiblemente tienen un importante papel en el proceso de polinización: siete aminoácidos, proteínas (?), lípidos, antioxidantes y alcaloides.

Figura 4. Hylocharis leucotis visitando las flores de Nicotiana glauca en la forma más comunmente practicada por los colibríes.



ten otras especies ornitófilas en floración. En efecto, dada la marcada estacionalidad en el Valle de México, la mayoría de las especies que proporcionan alimento a los colibríes florecen en la estación de lluvias. Así, tenemos que Bouvardia ternifolia, Penstemon campanulatum, Spiranthes aurantiaca, S. cinabarina, etc. extienden su período de floración durante esta época del año. Entendiendo lo anterior es posible deducir que en la estación de lluvias se entablan relaciones de competencia entre las especies ornitófilas de la zona por los servicios de los polinizadores, y que posteriormente, en la época de menor precipitación, N. glauca funciona como un importante recurso responsable de la manutención de los colibríes que permanecen en el lugar.

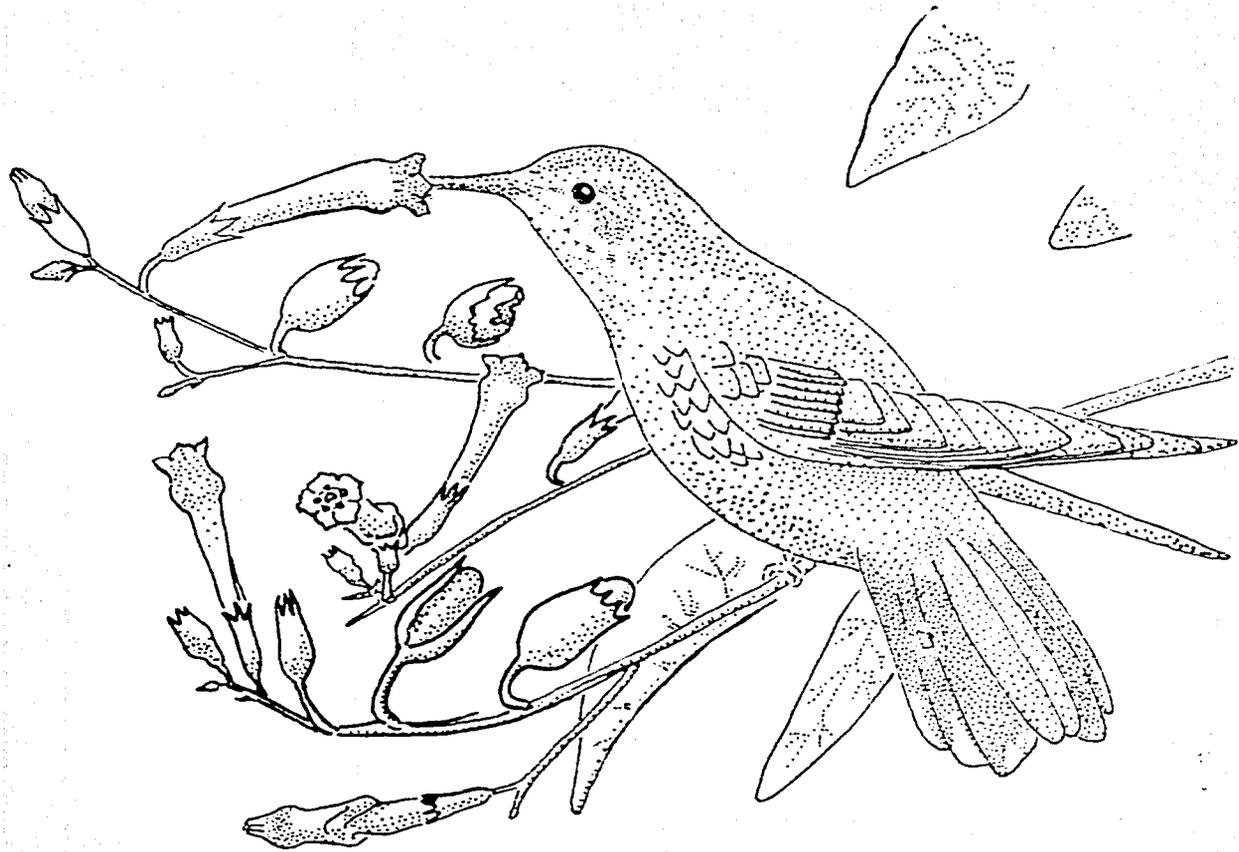
Todos los colibríes identificados, a excepción de Amazilia beryllina, fueron observados defendiendo territorios de alimentación sobre N. glauca. Estos territorios fueron protegidos mediante demostraciones de amenaza hacia individuos de la misma o diferente especie. El mismo fenómeno ha sido observado en una localidad del noroeste de Argentina por Neff (com. pers.) en el colibrí gigante Patagona gigas, y por Stiles (1973, 1976) sobre cuatro especies diferentes en California, EUA (tabla 5). Al mismo tiempo, las cuatro especies identificadas en el Pedregal de San Angel presentan también una estrategia alternativa de alimentación que es la que Janzen (1971) llama "trap-line" o conducta nó-

mada de forrajeo. Esta consiste en que los polinizadores se alimentan desplazándose entre diferentes individuos de N. glauca siguiendo una ruta regular.

Finalmente cabe mencionar un hecho muy importante en el marco del balance energético de los colibríes. Las flores de N. glauca son muy especializadas en función de los colibríes como polinizadores. Una característica particular es que sus inflorescencias "miran hacia fuera"; es decir, no existen estructuras que permitan a las aves percheras u otros organismos visitarlas. Así, las flores solo son susceptibles de ser visitadas por animales con capacidad de revoloteo, como los colibríes. Sin embargo, no es difícil que una rama crezca precisamente frente a una inflorescencia, de tal manera que permita al colibrí posarse sobre dicha rama y al mismo tiempo introducir su pico dentro de las flores que tiene frente, obteniendo así alimento a un costo energético muy bajo (fig. 5). Ha sido posible observar varias veces a Calothorax lucifer, a Hylocharis leucotis y a Eugenes fulgens haciendo esto.

Si nosotros consideramos las altas tasas metabólicas de los colibríes durante el vuelo (Wolf, 1972; Hainsworth & Wolf, 1972 y Hainsworth, 1973), podemos tener noción del gran valor adaptativo que tiene esta conducta. Además, resulta interesante desde el punto de vista etológico.

Figura 5. Eugenes fulgens tomando el néctar de las flores de Nicotiana glauca en una modalidad poco usual en los colibríes.



OTROS VISITANTES

La ornitofilia es un fenómeno muy frecuente para las regiones cálido-húmedas, aunque también es común en algunas zonas templadas del mundo. En América los responsables de la polinización de este tipo de plantas son los colibríes (Familia Trochilidae), aunque existen casos de polinización por otros grupos de aves (Toledo, 1975, 1977; Cruden & Toledo, 1977; Toledo & Hernández, 1979 y otros). En el viejo mundo existen otras aves consideradas como equivalentes ecológicos de los colibríes, aunque menos especializados. Así, en Africa y Asia encontramos a la Familia Nectariniidae, en Australia a la Familia Meliphagidae y en las Islas Hawaii a la Familia Drepanididae como los principales grupos de aves adaptados a visitar flores. No existen, por otro lado, flores polinizadas por aves en Europa, ni al norte de la cordillera del Himalaya en Asia.

La tabla 5 muestra una lista de 17 especies de colibríes que visitan las flores de N. glauca en diversas regiones del continente americano, de donde se desprende que éstos son un elemento importante en la reproducción de esta planta. La eficiencia de los colibríes como polinizadores se refleja en el porcentaje de flores que dieron origen a fruto (fruit set). En efecto, en nuestra área de estudio fueron marcadas un total de 934 flores, de las cuales el 81% dió origen a fruto.

Tabla 5. Especies de aves que polinizan las flores de Nicotiana glauca en diversas partes de su area de distribución.

Espece	Localidad	Referencia
Trochilidae		
<u>Amazilia beryllina</u>	Pedregal de San Angel, Méx.	
<u>A. rutila</u>	Sonora y Sinaloa, Méx.	Stiles (1973)
<u>A. violiceps</u>	Sonora y Sinaloa, Méx.	Stiles (1973)
<u>Archilochus alexandri</u> *	California, EUA	Stiles (1973)
<u>A. colubris</u>	EUA	Bendire (1895)
<u>Calypte anna</u> *	California, EUA	Stiles (1973,1976)
<u>C. costae</u> *	California, EUA	Stiles (1973,1976)
<u>Calothorax lucifer</u> *	Pedregal de San Angel, Méx.	
<u>Chlorostilbon aureoventris</u>	Andalgalá, Argentina	Neff (com. pers.)
<u>Eugenes fulgens</u> *	Pedregal de San Angel, Méx.	
<u>Hylocharis leucotis</u> *	Pedregal de San Angel, Méx.	
<u>Patagona gigas</u> *	Andalgalá, Argentina	Neff (com. pers.)
<u>Sappho sparganura</u>	Argentina	White (1882)
<u>Selasphorus platycercus</u>	California, EUA	Woods (1927)
<u>S. rufus</u> *	California, EUA	Stiles (1976)
<u>S. sasin</u>	California, EUA	Stiles (1973)
<u>Stellula calliope</u>	California, EUA	Woods (1927)
Nectariniidae	Sudáfrica	Skead (1967); Knuth (1895-1905)
<u>Nectarinia chalybea</u>	Sudáfrica	Marloth (1901)
Meliphagidae	Australia	Hobbs (1961)

* Reportado con conducta territorial

Es importante señalar que parte de estas flores fueron marcadas en sitios de intensa actividad humana, en donde no se encontraron diferencias significativas con el resto de la muestra. Por otro lado, N. glauca es visitada extensivamente en Sudáfrica y Australia por nectarínidos y melifágidos respectivamente (Knuth, 1895-1905; Marloth, 1901; Hobbs, 1961 y Skead, 1967).

Hasta aquí hemos hablado exclusivamente de animales que, con su actividad específica, tienen algún efecto benéfico para N. glauca (visitantes legítimos); sin embargo, fueron observados organismos que no tienen ningún efecto positivo directo sobre la especie (visitantes ilegítimos).

Diglossa baritula, una especie de ave que habita desde el centro de México hasta Centroamérica, fue observada en algunas ocasiones perforando la base de la corola de las flores de N. glauca y robando el néctar. De la misma manera, se encontraron varias flores con perforaciones de algún abejorro, posiblemente del género Xylocopa. Por otro lado, Neff (com. per.) nos informa que en el noroeste de Argentina (Andalgalá, provincia de Catamarca) Xylocopa ordinaria roba el néctar después de perforar la corola con sus partes bucales y pequeñas abejas de la subfamilia Halictinae se introducen en las flores por néctar y algunas colectan polen.

Obviamente estos visitantes ilegítimos no participan directamente en la reproducción de N. glauca, a excepción

de las abejas de la subfamilia Halictinae que probablemente tienen algún papel en la polinización; sin embargo, una interpretación del efecto de estos organismos será discutido más adelante.

FRUTO: PRODUCCION DE SEMILLAS Y GERMINACION

La gran producción de semillas en los individuos de N. glauca confirma las afirmaciones de Salisbury (1961) y Hill (1977) de que las malezas se caracterizan por su capacidad para producir elevadas cantidades de semillas en condiciones favorables. Una sola cápsula contiene un promedio de 1206 semillas (N= 30).

En nuestro capítulo sobre el sistema de reproducción mencionamos que existen dos tipos de flores en las plantas de N. glauca: las flores normales; es decir, las que presumiblemente son polinizadas por los colibríes y las deformes que se auto-polinizan. Se podría pensar que el número de semillas producidas fuera diferente para los frutos originados de éstos dos tipos de flores; sin embargo, los resultados que se muestran en la tabla 6 indican lo contrario. Con respecto a la germinación, el 82.5% de las semillas de flores normales germinaron en el transcurso de 35 días, mientras que las auto-polinizadas solo germinaron en un 0.27% en el mismo período de tiempo (tabla 6)

Tabla 6. Número de semillas por fruto y porcentaje de semillas germinadas de frutos originados de flores normales (FN) y de flores auto-polinizadas (FA). (Ns= Número de semillas puestas a germinar).

	N semillas por fruto*	% germinación	Ns
FN	1206 (\pm 182)	82.5	1300
FA	1190 (\pm 140)	0.27	1094

* promedio \pm D.S.

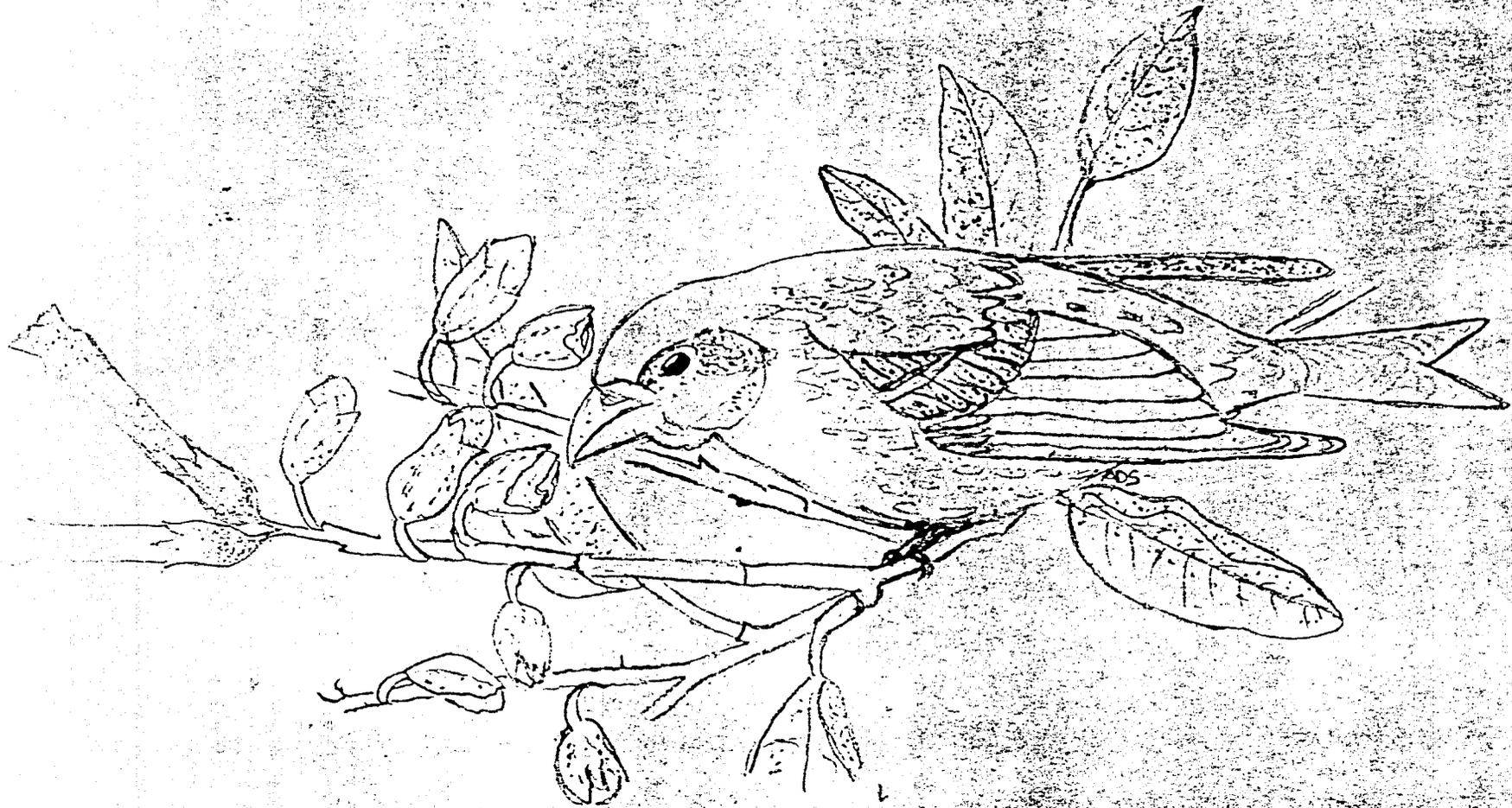
DISPERSION

Una característica común entre las malezas es su habilidad para efectuar dispersiones a corta y larga distancia, aunque éstas no son siempre llevadas a cabo a través de medios naturales. El paso de muchas malezas sobre grandes barreras geográficas, tales como cadenas montañosas y oceanos es frecuentemente el resultado de las actividades del hombre (Salisbury, 1961; Rousseau, 1966; van der Pijl, 1972 y Hill, 1977).

En el caso de N. glauca existe el consenso de que ésta fue introducida independientemente en varios países durante la primera mitad del siglo XIX aproximadamente (Padilla, 1961; Macbride, 1962; St. John, 1973; etc.). Estas introducciones probablemente estuvieron dadas, por un lado, por sus usos medicinales (Díaz, 1976) y, por el otro, por que se utiliza en algunas partes como planta de ornato (Britton, 1918; Gooding et al, 1965; Gentry & Standley, 1974; Hardin & Arena, 1974; Tutin et al, 1977; etc.).

Por otro lado, nuestras propias observaciones nos dieron evidencias de que algunas aves passeriformes juegan un papel importante en la dispersión de esta especie, al menos a corta distancia (fig. 6). El análisis de excrementos de dos

Figura 6. El gorrión Carpodacus mexicanus alimentándose de las semillas de N. glauca. Notese el encurvamiento progresivo del pedicelo durante la maduración de los frutos.



especies residentes del Pedregal de San Angel -Carpodacus mexicanus y Turdus migratorius- ha demostrado la resistencia de las semillas al paso de su tracto digestivo puesto que todas las semillas obtenidas germinaron.

Una clara adaptación del fruto en función de las aves es el encurvamiento progresivo de su pedicelo en el momento de la maduración. Es decir, el pedicelo de la flor que tiene una orientación hacia la parte externa de la planta, sufre un desplazamiento de 90° o más de manera tal que las cápsulas maduras se dirigen hacia la base de la inflorescencia quedando así disponibles a las aves (fig. 6). Además, algunos frutos, después de haber pasado por este proceso, sufren un movimiento más, pues quedan dirigidos hacia abajo vaciando materialmente todas sus semillas en el suelo (fig. 6).

DISCUSION

Adaptaciones a la polinización cruzada.

N. glauca es una especie fundamentalmente adaptada a la polinización cruzada gracias a rasgos intrínsecos como el desfase temporal y espacial en la maduración de las anteras y del estigma (flores protoginias).

Competencia por polinizadores y la importancia de N. glauca como recurso alimenticio.

La competencia por los servicios de los polinizadores es un fenómeno que surge en especies que son polinizadas por los mismos grupos de animales, que tienen similares períodos de floración y de presentación de polen y néctar (Levin & Anderson, 1970); sin embargo, esta situación puede ser sobrellevada a través de mecanismos tales como desplazamiento temporal de fenología floral (Mosquin, 1971; Gentry, 1974) y capacidad potencial de auto-fertilización (Levin, 1973).

En este marco de referencia N. glauca tiene enormes ventajas ya que, con su largo período de floración, evade la competencia por la actividad de los colibríes con otras plantas ornitófilas de la zona en el momento en que éstas no se encuentran en floración. Esta oportunista estrategia fenológica ilustra un mecanismo que trae como resultado el asegurar a los polinizadores durante períodos prolongados, espe-

cialmente en el tiempo en que no existen otras especies ornitofílicas disponibles. En efecto, la floración extendida de N. glauca provee de alimento a los visitantes durante todo el año; sin embargo, esto tiene especial significado en la estación seca que es cuando los recursos alternativos de energía son escasos. Esto se traduce en una fuerte dependencia por parte de los visitantes hacia N. glauca durante este período de tiempo. De esta manera, podemos concluir que las poblaciones de N. glauca son particularmente benéficas para la comunidad de colibríes, básicamente por su prolongada floración y por su abundante producción de néctar. De igual forma, hay que considerar el gran valor nutricional de los 18 aminoácidos encontrados en el néctar.

Repercusiones de N. glauca sobre los movimientos estacionales de los colibríes.

Stiles (1973) en su estudio sobre la alimentación y el ciclo anual del colibrí Calypte anna, considera que N. glauca y Eucalyptus spp han aumentado la capacidad de carga de algunos chaparrales de California durante los períodos críticos del año. Este hecho se repite en el Pedregal de San Angel en donde los colibríes migratorios permanecen en el area durante la estación de invierno.

Es bien sabido que los colibríes que habitan en ambientes estacionales realizan migraciones periódicas hacia sitios

favorables para su alimentación y reproducción (Bent, 1964 y Grant & Grant, 1967, 1968). Observaciones ornitológicas realizadas en el Valle de México durante la segunda mitad del siglo pasado (Villada, 1873 y Montes de Oca, 1876) muestran que las catorce especies de colibríes que habitaban en aquella época (actualmente existen ocho especies, cuatro de ellas muy raras) tenían sus tiempos de actividad durante la primavera, verano y posteriormente en la mitad de otoño aproximadamente abandonaban el Valle a causa de la escasez de alimento. Wagner (1946) en sus observaciones sobre la biología del colibrí Calothorax lucifer en el Pedregal de San Angel afirma básicamente lo mismo; sin embargo, menciona que, aunque el grueso de la población emigra hacia terrenos más propicios, existen algunos individuos en esta región durante los meses invernales.

Contrastando con lo anterior, tenemos numerosos registros de tres de las especies que visitan las flores de N. glauca (Calothorax lucifer, Hylocharis leucotis y Eugenes fulgens) en el período invernal, lo cual nos hace pensar que la permanencia de éstos durante este período crítico se debe al creciente aumento de las poblaciones de N. glauca a consecuencia de la alteración de que ha sido objeto el Pedregal de San Angel, sobre todo en las últimas décadas. Es importante señalar que, aunque no existen datos precisos sobre la introducción de esta especie a México, la primera no

ticia que tenemos de ella es la de un ejemplar del Herbario Nacional (MEXU) colectado justamente en el Valle de México en 1890. Con los anteriores elementos en mano podemos concluir que la importancia ecológica de la estrategia de floración de N. glauca repercute en la densidad de colibríes activos y en sus movimientos estacionales.

Conductas de forrajeo y sistema de reproducción

Las conductas específicas de los visitantes florales han moldeado en gran medida la evolución de la biología de la floración de las plantas; y al mismo tiempo, la biología de la floración ha influenciado el comportamiento de los visitantes (Heinrich, 1975). Los colibríes que visitan N. glauca presentan dos diferentes estrategias o estilos de forrajeo: el estilo territorial y el estilo nómada ("trap-line"). El que un individuo dado se comporte en forma territorial o nómada depende de la cantidad de energía (néctar) disponible en un sitio dado, del tiempo en que es disponible y de su accesibilidad (Stiles, 1975). Es decir, una buena cantidad de néctar localizada en el tiempo y en el espacio va a favorecer la territorialidad, mientras que una cantidad insuficiente para satisfacer los requerimientos energéticos del visitante, va a provocar que éste se desplace.

Estas conductas de forrajeo, por otro lado, tienen importantes implicaciones en el flujo de polen entre los in-

individuos de N. glauca. Es obvio que el estilo nómada es vital en la maximización del flujo genético, mientras que la territorialidad lo va a restringir en gran medida (Linhart, 1973). Si bien la territorialidad es desventajosa para especies auto-incompatibles, para los individuos auto-compatibles de N. glauca no lo es ya que el polen de una flor dada es efectivo para la fecundación de otras flores del mismo individuo. Más aún, la variabilidad genética se conserva a través de las numerosas visitas de los colibríes nómadas.

Otro elemento que afecta indirectamente la conducta de los colibríes es la actividad de los robadores de néctar (visitantes ilegítimos). Heinrich & Raven (1972) afirman que una estrategia de las especies para promover la polinización cruzada es limitar la cantidad de energía disponible forzando constantemente a los polinizadores a buscar nuevas fuentes de energía. En este sentido, los robadores de las flores de N. glauca están disminuyendo la cantidad de néctar, promoviendo así que los colibríes se desplacen entre individuos diferentes efectuando polinizaciones xenógamas. De esta manera, podemos pensar que estos organismos son un elemento integral en la reproducción de N. glauca. De igual forma, Hawkins (1961) y Hernández & Toledo (1979) han afirmado que los robadores de néctar pueden tener un efecto positivo, más que negativo, sobre las plantas.

Plasticidad en sus mecanismos de polinización y dispersión

En su amplio rango de distribución, N. glauca es una especie adaptada a la polinización por aves nectarívoras. En América es extensivamente visitada por una variedad de especies de colibríes; además, a pesar de las disparidades existentes en la estructura floral y de la inflorescencia entre las especies ornitófilas del Viejo y Nuevo Mundo (van der Pijl, 1937), es visitada en Australia y Sudáfrica por las aves polinizadoras locales.

Por otro lado, N. glauca tiene otra alternativa en sus mecanismos de polinización ya que es capaz de auto-polinizarse gracias a la presencia de las flores deformes. Esta característica es importante en el contexto de su éxito en la colonización. En efecto, una característica muy generalizada entre las malezas es su capacidad para colonizar nuevas áreas, frecuentemente a través de dispersiones a larga distancia. En este caso, la habilidad para auto-polinizarse representa una ventaja ya que puede haber producción de semillas en la ausencia de polinizadores especializados, o en la ausencia de individuos de la misma especie (Baker, 1955). Así, no nos sorprende que las malezas más comunes son auto-compatibles y tienen por tanto, una capacidad potencial de auto-polinización (Allard, 1965; Baker, 1959, 1965; Bawa, 1974 y Hill, 1977).

Es probable que la aptitud para auto-polinizarse tenga su mayor significado sobre la reproducción de N. glauca en sitios como Portugal y la región mediterránea en Europa, ya que, como mencionamos anteriormente, en este continente no hay aves polinizadoras.

En lo que respecta a la dispersión, tal parece que el hombre ha sido el responsable de la introducción de las semillas a los diferentes continentes. Además, nuestras propias evidencias sugieren que algunas especies de aves percheras (Orden Passeriformes) seguramente han jugado un importante papel en su dispersión a corta distancia a partir de estos centros de introducción. Aún más, en muchos casos las semillas son despedidas por simple gravedad gracias a movimientos del fruto durante su maduración.

N. glauca, como muchas otras malezas (Salisbury, 1961 y Hill, 1977), se caracteriza por su gran capacidad reproductiva manifiesta en un elevado número de frutos producidos por individuo y por su gran cantidad de semillas en cada fruto. Por otro lado, la diferencia en los porcentajes de semillas germinadas entre las flores normales y las auto-polinizadas se debe probablemente a que estos dos grupos de semillas tienen diferentes estrategias en sus mecanismos de germinación. Sin embargo, no es posible concluir nada al respecto, por lo que se sugieren estudios futuros tendientes a conocer la fisiología de la germinación de las semillas de N. glauca.

Las especies con más éxito en su capacidad de colonización representan una diversidad con respecto a sus características morfo-fisiológicas; hay, sin embargo, un rasgo compartido por la mayoría de ellas que es su capacidad de auto-polinización y dispersión a corta y larga distancia. En efecto, en este marco de referencia el patrón de distribución de N. glauca está en función de su plasticidad en sus sistemas de reproducción y dispersión.

LITERATURA CITADA

- Agnew, A.D.Q. 1974. Upland Kenya wild flowers. Oxford Univ. Press.
- Allard, R.W. 1965. Genetic systems associated with colonizing ability in predominantly self-pollinated species. en: H.G. Baker & G.L. Stebbins (eds.), The genetics of colonizing species. Academic Press. N.Y.
- Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. Evolution 9: 347-349.
- 1959. Reproductive methods as factors of speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24: 177-191.
- 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. en: H.G. Baker & G.L. Stebbins (eds.), The genetics of colonizing species. Academic Press. N.Y.
- 1972. Migration of weeds. en: D.H. Valentine (ed.), Taxonomy, Phytogeography, and evolution. Academic Press. Londres.
- 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. Biotropica 7 (1): 37-41.
- & I. Baker. 1973a. Amino-acids in nectar and their evolutionary significance. Nature 241: 543-545.
- & I. Baker. 1973b. Some anthecological aspects of the evolution of nectar-producing flowers, particularly amino-acids production in nectar. en: V.H. Heywood (ed.), The interactions of Taxonomy Ecology. Academic Press. Londres.
- & I. Baker. 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. en: L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.), Animal and plant coevolution. Univ. Texas Press. Austin.
- , I. Baker & P.A. Opler. 1974. Stigmatic exudates and pollination. en: Brantjes, N.B.M. (ed.), Pollination and dispersal. Dept. Bot., Nijmegen.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution 28: 85-92.

- Bendire, C. 1895. Life histories of North American birds. Smiths. Centrib. Knowl. 32. Wash.
- Bent, A. C. 1964. Life histories of North american cuckoos, goatsuckers, hummingbirds and their allies. Dover publications, Inc. USA.
- Blohm, H. 1962. Poisonous plants of Venezuela. Harvard University Press. Cambridge.
- Bolten, S. B. & P. Feisinger. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? Biotropica 10 (4):307-309.
- Britton, N. L. 1918. Flora of Bermuda. Charles Scribners sons. N.Y.
- Cruden, R. W. & V.M. Toledo. 1977. Oriole pollination of Erythrina breviflora (Leguminosae): evidence for polytypic view of ornithophilly. Plant Syst. Evol. 126: 393-403.
- Díaz, J. L. 1976. Usos de las plantas medicinales de México. Monografías científicas II. IMEPLAM. México.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. Oxford. 2a. Ed.
- García P., M.R. 1976. Polinización de Solanum rostratum Dunal (Solanaceas) en el Pedregal de San Angel, D.F. México. Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica 6 (1): 64-68.
- Gentry, L.G. & P.C. Standley. 1974. Solanaceae. en: Flora of Guatemala. Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. 24. Part X (1-2): 1-151.
- Gooding, E.G.B., A.R. Lovless & G.R. Proctor. 1965. Flora of Barbados. Her Majesty's Stationery Office. Londres.
- Goodspeed, T.H. 1945. Studies in Nicotiana III. Univ. Calif. Publ. Bot. 18 (15): 335-344.
- 1954. The genus Nicotiana. Origins, relationships and evolution of its species in the light of their distribution morphology and cytogenetics. Chronica Botanica Co. Waltham, Mass.
- Grant, K.A. 1966. A hypothesis concerning the prevalence of red coloration in California hummingbird flowers. Am. Nat. 100 (911): 85-97.

- & V. Grant. 1967. Effects of Hummingbird migration on plant speciation in the California flora. Evolution 21: 457-465.
- & V. Grant. 1968. Hummingbirds & their flowers. Columbia University Press. N.Y.
- Heinsworth, F.R. 1973. On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding. Comp. Biochem. Physiol 46A: 65-78.
- & L.L. Wolf. 1972. Crop volume, nectar concentration and hummingbird energetics. Comp. Biochem. Physiol. 42A: 359-366.
- Hardin, J. W. & J.M. Arena. 1974. Human poisoning from native and cultivated plants. Duke Univ. Press. Durham, North Carolina.
- Hawkins, R.P. 1961. Observations on the pollination of red clover by bees. Ann. Appl. Biol. 49: 55-65.
- Heinrich, B. 1975. Energetics of Pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 139-170.
- & P.H. Raven. 1972. Energetics and pollination ecology. Science 176: 597-602.
- Hernández, H.M. & V.M. Toledo. 1979. The role of nectar-robbers and pollinators on the reproduction of Erythrina leptorhiza. Ann. Miss. Bot. Gard. (En prensa)
- Hill, T.A. 1977. The biology of weeds. Edward Arnold Ltd., Londres.
- Hobbs, J.N. 1961. The birds of southwest New South Wales. Emu 61: 21-55.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203-205.
- Knuth, P. 1895-1905. Handbuch der Blütenbiologie. I-III (2). Engelmann. Leipzig.
- Levin, D.A. 1973. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. Evolution 26: 668-669.
- & W.W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. Am. Nat. 104: 455-467

- Linhart, Y.E. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. Am. Nat. 107: 511-523.
- Lunyeveva, M.Z., V.A. Poddubnaya-Arnoldi & N.N. Bhandari. 1970. Morphological, cytological and histochemical investigations on *Nicotiana alata*, *N. glauca*, and their hybrid. Phytomorphology 20 (3): 270-281.
- Macbride, J.F. 1962. Flora of Peru. Field Mus. Nat. Hist XIII (1). Publ. 951.
- Marloth, R. 1901. Die ornithophile der flora Sudafricas. Ber. Dtsch. Bot. Ges. XIX.
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos 22: 398-402.
- Montes de Oca, R. 1876. Ensayo ornitológico de la familia Trochilidae, o sea de los colibríes o chupamirtos de México. La Naturaleza t. III.
- Padilla, V. 1961. Southern California gardens: an illustrate history. Univ of Calif. Press. Berkeley.
- Percival, M.S. 1965. Floral biology. Pergamon Press. Oxford. Reimpreso con correcciones 1969.
- Pijl, L. van der. 1937. Disharmony between asiatic flower-birds and american bird-flowers. Ann. Jard. Bot. Buitenz. 48: 17-26.
- 1961. Ecological aspects of flower evolution II: zoophilous flower classes. Evolution 15: 44-59.
- 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag. Berlin. 2a. Ed.
- Proctor, M. & P. Yeo. 1973. The pollination of flowers. Collins. Londres.
- Ramos, O.M. 1974. Estudio ecológico de las aves del Pedregal de San Angel. D.F. (Mex.) Tesis profesional, UNAM. Facultad de Ciencias.
- Raven, P.H. 1973. Why are the birds-visited flowers predominantly red?. Evolution 26 (4): 674.
- Rousseau, J. 1966. Movement of plants under the influence of men. en: R.L. Taylor & Q.B.A. Ludwig (eds.), The evolution of Canada's flora. Univ. of Toronto Press.

- Rzedowsky, J. 1954. Vegetacion del Pedregal de San Angel. An. Esc. Nal. Cien. Biol. 3 (1-2): 59-129.
- Salisbury, E. 1961. Weeds and alliens. Collins, Londres.
- Stiles, F.G. 1973. Food supply and the annual cycle of the Anna Hummingbird. Univ. Calif. Publ. Zool. 97: 1-116.
- 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa-Rican Heliconia species. Ecology 56 (2): 285-301.
- 1976. On taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. The Condor 78 (1): 10-26.
- St. John., H. 1973. List and summary of the flowering plants of the hawaiian Islands. Hawaii.
- Toledo, V.M. 1975. Chiranthodendron pentadactylon Larr (Sterculiaceae) : una especie polinizada por aves percheras. Bol. Soc. Bot. Mex. 35: 59-67.
- 1977. Pollination of some rain forest plants by non-hovering birds in Veracruz, México. Biotropica 9 (4): 262-267.
- & H.M. Hernández. 1979. Erythrina oliviae: a new case of oriole pollination in Mexico. Ann. Miss. Bot. Gard. (En prensa).
- Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb. 1972. Flora Europea. 3. Univ. Press. Cambridge.
- UNESCO. 1960. Medicinal plants of the arid zones. Arid Zone Research XIII.
- Villada, M.M. 1873. Troquílidos del Valle de México. Naturaleza t. II: 339-369.
- Wagner, H.O. 1946. Observaciones sobre la vida de Calothorax lucifer. An. Inst. Biol. UNAM 17: 283-299.
- Walter, H. 1971. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver & Boyd. Edimburgh.
- Weymouth, R.D., R.C. Laisewski & A.J. Berger. 1964. The tongue apparatus in hummingbirds. Acta Anat. 58:252-270.

- White, E.W. 1882. Notes on birds collected in the Argentine Republic. Proc. Zool. Soc. Lond.
- Wolf, L.L., F.R. Hainsworth & F.G. Stiles. 1972. Energetics of foraging: rate and efficiency of nectar extraction by hummingbirds. Science 176: 1351-1352.
- Woods, R.S. 1927. The hummingbirds of California. Auk 44: 297-318.