



211
201

Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias

Fotomicrografías de flores de *Phaseolus
coccineus* L. (Fabaceae) en la zona de
percepción de los insectos polinizadores.

TESIS

Que para obtener el Título de

BIÓLOGO

Presenta

José Alfredo Wong León

México, D.F. 1991

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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 está 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.

Contenido

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
Morfología de <i>Phaseolus coccineus</i> L.	7
Taxonomía de <i>Phaseolus coccineus</i> L.	9
PATRONES ULTRAVIOLETA EN LEGUMINOSAS	11
ASPECTOS BOTANICOS DE LA BIOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN EN <i>Phaseolus</i>	14
DIVERSIDAD ZOOLOGICA EN LA BIOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN EN <i>Phaseolus</i>	16
ATRAYENTES FLORALES	18
Atrayentes fotosensoriales (visión)	19
Visión del ojo en humanos	19
Visión del insecto a través del ojo compuesto	19
Percepción a distancia	20
Ojos simples	22
Visión en color por los insectos	23
La discriminación de tonos	26
La presencia del colibrí en las flores de <i>P. coccineus</i>	27
PROPIEDADES FOTOGRÁFICAS	31
Propiedades Sensitométricas	31
La Curva Característica	31
Nivel de Velo	32
El Pie ó Talón	32
La Línea o Porción Recta	33
El Hombro	33

Máxima Densidad	33
Gamma e Índice de Contraste	33
Efectos sobre la imagen	34
Latitud de Exposición	34
FORMACIÓN DE UNA IMAGEN FOTOMACROGRÁFICA	34
Distancia focal	35
Distancia hiperfocal	36
Iluminación	36
Materiales ópticos	37
Filtros	39
Factores de Filtro	39
Fotografía en color	40
Respuesta visual en el sistema humano	42
OBJETIVO	42
MATERIAL Y MÉTODO	42
DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	46
RESULTADOS Y ANÁLISIS	47
CONCLUSIONES	68
RECOMENDACIONES PARA TRABAJOS POSTERIORES	69
BIBLIOGRAFÍA	71

INTRODUCCIÓN

La vida diaria del hombre durante la prehistoria, en sus tareas de recolectar productos vegetales y en la cacería para lograr sus alimentos, resultó en un íntimo conocimiento de las plantas, sus ciclos biológicos, sus hábitos de crecimiento, sus áreas de adaptación y sus posibilidades alimenticias (Hernández X. *et al.*, 1979).

Por todos es conocido que las diferentes culturas del continente americano han contribuido con su enorme conocimiento de los vegetales a la botánica del mundo. Las milpas con frijol, maíz y calabaza, cultivadas en forma asociada o independiente, cubren desde tiempos remotos la superficie agrícola alrededor de los asentamientos indígenas. Dependiendo del clima, suelo y forma de utilización, especies del género *Phaseolus* fueron seleccionadas y produjeron así una amplia gama de plantas con estructuras, colores y sabores diferentes (Manzanilla y Delgado, 1990).

En el Continente Americano existen alrededor de 40 especies de frijoles silvestres, de las cuales sólo cuatro fueron domesticadas: *Phaseolus vulgaris* (frijol, flor de mayo, negro, bayo, etc.); *P. coccineus* (ayocote, acalote, gordo, frijolón, botil, etc.) *P. acutifolius* (tepari, escuminte, etc.) y *P. lunatus* (frijol de lima, comba, ib, etc.), además de múltiples variedades de cada una de ellas (Manzanilla y Delgado, 1990).

Según Kaplan *et al.* (citado por Hernández X. *et al.*, 1979), los restos más antiguos de *Phaseolus coccineus* se encuentran en Ocampo, Tamaulipas, y datan de alrededor de 7,500-9,000 años, siguiendo los de Tehuacán, Puebla y los del Río Zape, Sonora, con 2,600 y 1,300 años de antigüedad, respectivamente.

Algunos de los códices, y en general las reseñas sobre la Nueva España, hacen referencia al frijol en México; así tenemos:

- a) Nombres de poblaciones derivadas del frijol, por ejemplo: Etla.
- b) La lista de tributos otorgados a los aztecas, tributos que arrojan la cantidad de 5,280 toneladas de semillas de frijol al año
- c) La referencia a variedades de muchos tamaños y colores, incluyendo el ayocote (*Phaseolus coccineus* L. subsp. *coccineus*).

Sahagún indica que los frijoles se comían como ejotes, en tamales con maíz y que en las casas de los señores "también había otras trojes en que se guardaba mucha cantidad de frijoles". Antes de la conquista, el cultivo, la producción, el consumo y el almacenamiento del frijol formaban una parte integrada importante de la cultura agrícola de México (Hernández X. *et al.*, 1979).

La mayor parte de los pueblos precolombinos disponían de una agricultura bien desarrollada, pero a la vez carecían de ganado mayor, pues sólo contaban, bajo



Figura 1. Fotografía de una flor típica de *Phaseolus coccineus* L. subsp. *coccineus*.

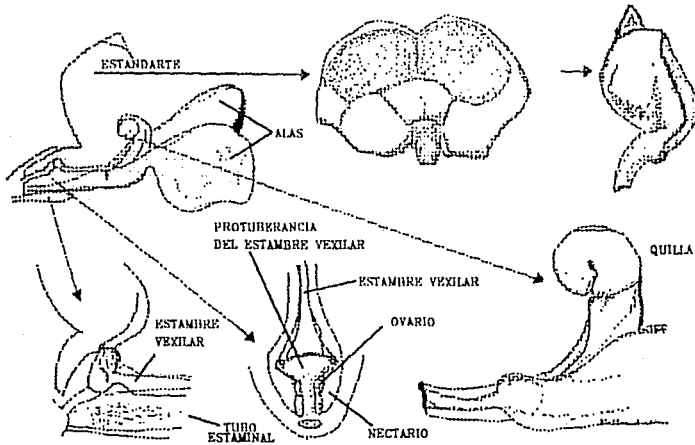


Figura 2. Diagrama de una flor de *Phaseolus* mostrando sus partes. Tomado de Delgado (1985).

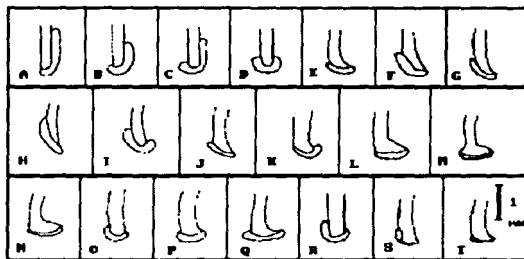


Figura 3. Variación en la posición del estigma en las diferentes subespecies de *Phaseolus coccineus*. El estigma de *P. vulgaris* se dibujó para comparación. A. *P. vulgaris*; B, C, D *P. coccineus* subsp. *darwinianus*. E-T *P. coccineus sensu lato* (las otras tres subespecies). Tomado de Delgado, 1988.

domesticación ó cautiverio, con guajolotes, tepezcuintles, víboras, armadillos, etc., por lo que el suplemento proteico estaba, y en muchos casos aún está, dado por el maíz y los frijoles (Sousa Sánchez y Delgado, 1979).

El género *Phaseolus* tiene su centro de diversidad, y probablemente también de origen, en México, donde habitan más del 90% de las especies. Esta diversidad decrece en forma drástica hacia el sur de Guatemala. En Sudamérica, las pocas especies nativas existen casi sólo en la húmeda cordillera oriental de los Andes, desde el sur de Ecuador, Perú y Bolivia hasta el norte de Argentina (Delgado, 1990).

En la actualidad los dos cultivares de *P. coccineus* (*P. coccineus* L. subsp. *coccineus* y *P. coccineus* subsp. *darwinianus* Hdez. X. y Miranda C.), existen sólo en 13 estados de México y en Guatemala, y en menor grado, en el resto de Centro América. Ambas subespecies también son cultivadas en pequeña escala por dif-

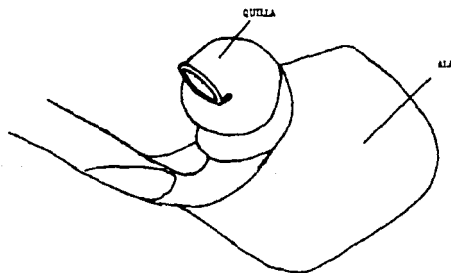


Figura 4. Quilla, notese el enrollamiento característico.

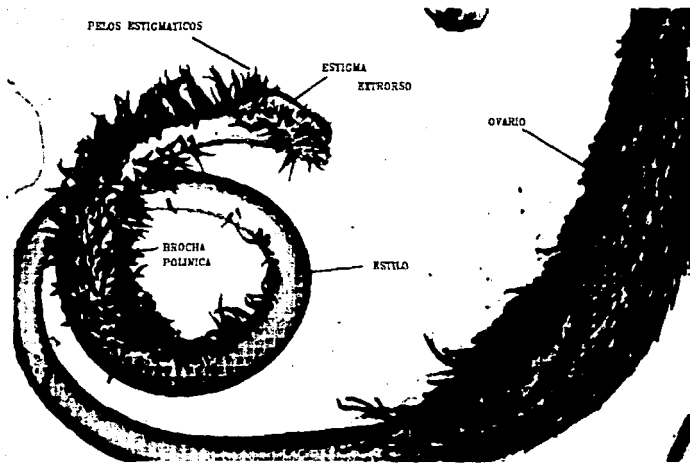


Figura 5. Brocha polínica de *P. coccineus*, mostrando sus partes. Tomado de Lavin y Delgado, (1990).

erentes grupos étnicos en Sudamérica (Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú), donde parece ser que *P. coccineus* subsp. *darwinianus* es más popular que *P. coccineus* subsp. *coccineus*. En Argentina *P. coccineus* subsp. *coccineus* es además cultivado como planta ornamental. En general, los cultivares de *P. coccineus* crecen en temperaturas frías, aunque algunos genotipos en México, han sido reportados creciendo en climas cálidos y subhúmedos, y aún en climas secos (Delgado, 1988). En el Altiplano Central de México se han detectado un gran número de poblaciones silvestres y de cultivares.

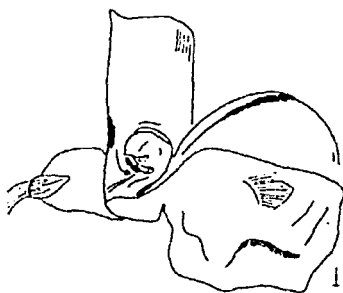


Figura 6. Movimiento de salida del estigma al ejercer presión sobre el ala derecha de la flor. Tomado de Delgado



Figura 7. Acercamiento de la figura anterior mostrando en detalle la salida del estigma. Tomado de Delgado

Morfología de *Phaseolus coccineus* L.

Webster *et al.* (1980), hacen una descripción detallada de la morfología de *P. coccineus* que se refiere a continuación. Las típicas flores papilionadas (en forma de mariposa, figura 1) son hermafroditas y crecen sobre pedúnculos largos y axilares en pseudoracimos. El tamaño de la flor varía entre 1.8 y 2.5 cm. Esta compuesta de cinco pétalos (Figura 2):

- a) Estandarte.- es la lámina que se dobla en un ángulo de 90° y 45° en el caso de la subespecie *glabellus*.
- b) Alas (un par).- láminas prominentes.
- c) Quilla.- es la unión de dos pétalos encapsulando al androceo (diadelfo: nueve estambres unidos formando el tubo estaminal y un estambre vexilar libre con protuberancia que protege al ovario) y pistilo. La quilla se dobla en ángulo recto 90° formándose en su porción distal una hélice (a menudo tiene vuelta y media o dos vueltas) que se proyecta hacia el lado derecho de la flor. La hélice se encuentran apretadas y terminada con una apertura.

En los botones jóvenes y pequeños, el cuerpo de la quilla es recto y el ápice está recurvado hacia el eje del pseudoracimo. En la antesis la quilla es de color rojo brillante y se enrolla en una doble espiral, terminada con una apertura. Los estambres están diferenciados en anteras y filamentos y se arreglan en dos espirales; las anteras son alargadas y uniformes en tamaño; el estilo termina en un estigma. El estigma puede estar colocado extrorso (Figura 3 E-T), apical (Figura 3, D) o introrso (Figura 3, A-C). La posición en la que termina el estigma se toma frecuentemente como carácter taxonómico.

Durante el desarrollo y crecimiento el estilo y filamentos se alargan siguiendo el enrollamiento de la quilla (Figura 4). Una de las características principales de la progresiva maduración morfológica es precisamente el elaborado enrollamiento del estilo y filamentos; el alargamiento de los últimos está además caracterizado por la posición final de las dos vueltas de estambres, el interior, en el cual se colocan las anteras proximales hacia la porción terminal del estilo; y el exterior, que es más alargado y que se coloca proximal o ligeramente distal al estigma. Durante el período de madurez del pistilo, se desarrollan numerosos pelos a lo largo de la parte adaxial del estilo y alrededor del margen basal del estigma, a los cuales se denomina brocha polínica (Lavin y Delgado, 1990; figura 5).

En la madurez el estigma se coloca muy cerca de la apertura de la quilla. Las anteras maduras presentan dehiscencia, en esta etapa el polen es atrapado y retenido sobre el estilo y/o sobre la brocha polínica. Algunos granos de polen son vertidos sobre la superficie estigmática, pero un gran número caen sobre la brocha polínica.

Después de la dehiscencia mencionada, los filamentos y anteras se colapsan dentro de la quilla.



Figura 8. Fotografía de *Bombus pullatus* Franklin, sobre *Phaseolus coccineus* L. subsp. *coccineus* "ayocote". Es frecuente que el tamaño del insecto sobrepase con mucho al de la flor.

La ligera apariencia convoluta del estigma persiste durante la antesis y es indicativo de un prolongado período de receptividad estigmática. En la antesis, el estigma receptivo puede salir a través de la apertura si algún insecto (abejorro o abeja) visita la flor causando que el complejo mecanismo de palanca de la quilla se accione (Figuras 6, 7 y 8).

Taxonomía de *Phaseolus coccineus* L.

Las plantas cultivadas son extremadamente difíciles para trabajos taxonómicos, ya que hay que ubicar la historia de su domesticación a partir de un ancestro silvestre. Las variedades entre *P. coccineus* fueron seleccionadas primero inconscientemente y posteriormente fueron seleccionadas conscientemente al encontrarseles un valor agronómico (Delgado, 1988).

En varias localidades, a través de su rango de distribución, pueden reconocerse tres tipos de poblaciones de *P. coccineus*: silvestres, cultivadas y ferales (escapadas). Estas no son mutuamente excluyentes; coexisten especialmente en el sureste de México y en Centro América (Delgado, 1988).

La taxonomía de *P. coccineus* se ha tratado de balancear entre, por un lado, la necesidad de separar del tratamiento taxonómico el complejo silvestre - cultivado - feral del tratamiento tradicional de grupos estrictamente silvestres, y por otro lado, la inconveniencia general del reconocimiento infraespecífico formal del cultivo extensivo y las variantes silvestres (Delgado, 1988).

Maréchal (citado por Delgado, 1988) propone una clasificación de *P. coccineus* basado en evidencia morfológica y reproductiva; con esto la especie fue dividida en cuatro subespecies. En la taxonomía de *P. coccineus* siempre ha habido tendencia hacia nombrar cada población distinguible, dando como consecuencia que nunca se pueda llegar a una lista final de nombres (Delgado, 1988).

Dentro del complejo *P. coccineus*, Delgado (1988), reconoce las siguientes subespecies: *P. coccineus* subsp. *formosus* (Knuth) Maré., Masch. & Stain.; *P. coccineus* subsp. *glabellus* (Piper) A. Delgado; *P. coccineus* subsp. *griseus* (Piper) A. Delgado; *P. coccineus* subsp. *coccineus* y *P. coccineus* subsp. *darwinianus* Hdez X. & Miranda C.

Basado en observaciones propias, Delgado (1988) propone la siguiente clasificación para el complejo de *Phaseolus coccineus* que existen en la zona de estudio (Nauzontla, Puebla):

1) *Phaseolus coccineus* subsp. *glabellus* (Piper) A. Delgado

Se considera como la subespecie silvestre. Las plantas de esta subespecie están restringidas a bosque mesófilo de montaña, desde el suroeste de Tamaulipas hasta Chiapas (México), en altitudes que van desde los 750 hasta los 1600m. En este rango *P. coccineus* subsp. *glabellus* puede existir simpátricamente con poblaciones



Figura 9. Fotografía de una inflorescencia de *P. coccineus* subsp. *glabellus* (Piper) A. Delgado.

de otras subespecies. Las flores del *P. coccineus* subsp. *glabellus* son marcadamente diferentes en cuanto a forma y color de las de *P. coccineus* subsp. *coccineus* y de *P. coccineus* subsp. *darwinianus*; en *P. coccineus* subsp. *glabellus* (Figura 9) el estandarte se encuentra doblado en un ángulo de 45° y presenta un tono rojo escarlata con una larga prominencia en el vértice que forma el ángulo. Las "alas", ligeramente rosadas cuando la flor es joven, son pequeñas y están fuertemente apresadas por el estandarte, y junto con éste cierran parcialmente la entrada a la flor; conforme esta va madurando, las alas se tornan blancas. Posee estigma desde extrorso a globoso subapical; brácteas y bracteolas pequeñas y estriadas; vaina lineal ligeramente falcada.

2) *Phaseolus coccineus* L. subsp. *coccineus* (Figura 1).

Comprende sólo las formas cultivadas ("tecomari" y "ayocote"), con germinación hipógea; raíz tuberosa; corolas desde rojas a blancas y estigma desde extrorso hasta apical; se cultiva en varias regiones del mundo (Delgado, 1988). Vease la descripción morfológica.

3) *Phaseolus coccineus* subsp. *darwinianus* Hdez. X. & Miranda C.

Este taxon existe como cultivar o como adventicio desde el estado de Hidalgo, México hasta Perú; principalmente en bosques montañosos húmedos o subhúmedos. Su rango altitudinal se extiende desde los 1200 hasta los 2700 m. Cuando no es cultivado, existe típicamente en hábitats perturbados dentro del rango

altitudinal. Con base en caracteres morfológicos *P. coccineus* subsp. *darwinianus* se distingue por una germinación epígea, raíz no tuberosa, alargada; bracteólas lanceoladas y ligeramente falcadas, usualmente más grandes que el cáliz; estigma desde introrso hasta apical; corolas desde blancas a lilas (Fotografía 13)

PATRONES ULTRAVIOLETA EN LEGUMINOSAS

Se ha encontrado en las leguminosas que existen diferencias florales en los patrones UV entre varios géneros y dentro de los mismos géneros con flores de color uniformemente amarillo (Kay, 1987). Esto ha demostrado que es importante tanto para el reconocimiento como para la orientación del polinizador en flores de *Cercidium* y géneros cercanos en la subfamilia Caesalpinioideae (Jones y Buchmann; citados por Kay, 1987). En *Cercidium*, esto puede actuar como un mecanismo de aislamiento entre especies simpátricas (Carter; citado por Kay, 1987). Estudios de campo han sugerido que existe un efecto similar y generalizado en la subfamilia Papilionoideae (Kay, 1987). Sin embargo, no existe un amplio estudio sobre los patrones y pigmentación floral UV en la subfamilia; la poca información que hay es muy incompleta y está ampliamente dispersa en la literatura (Kay, 1987).

La fuente principal de información publicada acerca de los patrones UV en las leguminosas son los estudios de Kugler (citado por Kay, 1987).

La información acerca de la presencia de los pigmentos responsables de los patrones UV en las flores, ha sido revisada y resumida por Harborne (1988) y Thompson *et al.* (1972), quienes encontraron que los flavonoides están localizados centralmente sobre la flor, cercanos a los nectarios, formando guías que le indican al insecto polinizador la presencia de alimento cercano.

Los flavonoides poseen muchas funciones (por ejemplo, como mecanismos de defensa por generación de toxinas en las hojas de algunas compuestas, Villaseñor com. pers.), además de su papel como pigmentos florales, y existen en muchos tejidos de la planta, a menudo en grandes concentraciones. Por lo tanto, los reportes de la presencia de flavonoides en flores, debe tratarse con precaución, aunque la evidencia de otras fuentes (por ejemplo, la existencia del mismo flavonoide, o uno cercano, como pigmento floral en una especie cercana), puede añadir peso para apoyar el reporte inicial. Thompson *et al.* (1972), sugieren que los flavonoides (como compuestos responsables de la absorción UV en las guías nectarías), deben tenerse en cuenta como caracteres de gran valor en el estudio de la especiación y evolución, y particularmente de coevolución floral con los insectos sensibles al UV.

Las relaciones entre los colores de las flores, incluyendo las facciones ultravioleta, y el comportamiento del insecto polinizador, se conocen desde hace más de 90 años. El interés en estas relaciones fue retomado cuando Eisner y colaboradores (1969), demostraron la facilidad de visualizar las características

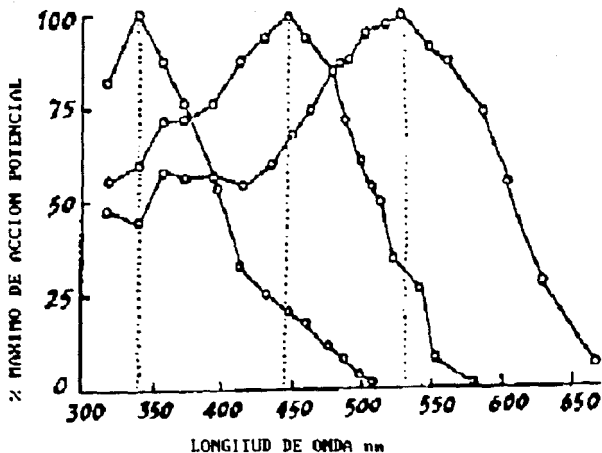


Figura 10. Sensibilidad de visión de *Apis*, mostrando los picos de sensibilidad en el SVI. Tomado de Wigglesworth (1972).

florales UV con una cámara de televisión sensible al UV y con película en blanco y negro que registró los patrones de reflectancia UV ó los patrones correspondientes de fluorescencia visible. Con éstos métodos sólo la porción UV de la señal floral es fotografiada; en condiciones de obscuridad (absorción UV) contra la luz "contrastante" (reflectancia UV) se contrasta la coloración intrafloral, ó entre la flor y la vegetación (Frolich, 1976). Tales fotografías ignoran la longitud de onda visible, que también es percibida en parte por los polinizadores, y contribuye al patrón de color de la señal floral. Los patrones UV aislados son de poco valor por tratar de distinguir las señales disparadas por flores con una pigmentación predominantemente de antocianinas (Wheldale, 1916; Kevan, 1972). Tales flores, a menudo con matices rojos, azules o violetas, generalmente reflejan poca luz UV. La absorción UV en las flores se debe principalmente a la presencia de compuestos flavonoides (Kevan, 1972). Según Thompson *et al.* (1972) los patrones UV son comunes en las flores que se presentan uniformemente amarillas ante el ojo humano, debido a que los flavonoides amarillos podrían formar las marcas guías de nectarios que absorben UV en una flor de este tipo.

Las guías nectarías en la subfamilia Papilionoideae estan localizadas en la base del estandarte. Las combinaciones de color visibles por los polinizadores, estan frecuentemente reforzados por los patrones de reflexión y absorción UV (Kalin-Arroyo, 1981).

La luz ultravioleta (UV) es una radiación electromagnética de longitudes de onda de alrededor de 40 a 400nm. Es posible distinguir varias subdivisiones en esta región, en este caso, sólo se emplean corrientemente tres tipos:

- 1.-UV cercano (llamado a veces "luz negra"): es la banda espectral de 320 - 380nm.
- 2.-UV medio: la zona comprendida entre 200 - 320nm.
- 3.-UV al vacío: longitudes de onda UV menores de 200nm. Esta región sólo puede ser estudiada al vacío, debido a su intensa absorción atmosférica; normalmente se considera que se extiende desde los 200nm hasta, aproximadamente, 1nm, sobreponiéndose a la región de los rayos X débiles (Arnold *et al.*, 1974)

Mientras que aproximadamente el 7% de la radiación solar se emite en esta región, sólo aproximadamente el 3% de la luz solar que alcanza la superficie terrestre es de longitud de onda menor a los 400nm. Esta diferencia es debida a la absorción y reflectancia del UV en la atmósfera.

¿Cómo es que el color de los objetos y en general la apariencia de la naturaleza se presenta ante los organismos? Hay 4 factores que están implicados (Silberglied, 1979):

- 1.- **La luz del medio ambiente:** La calidad espectral e intensidad de la luz varía en el tiempo y en el espacio.
- 2.- **Las propiedades ópticas de los objetos naturales:** La luz es reflejada, absorbida y transmitida por la materia. La calidad espectral e intensidad de la luz reflejada y transmitida, lleva información acerca de la materia al ojo.
- 3.- **El sistema visual:** La luz es refractada, filtrada y absorbida en el ojo. Las propiedades ópticas del ojo y el espectro de absorción del pigmento receptor determinan qué información puede ser traducida a impulsos eléctricos.
- 4.- **El cerebro:** La apariencia del mundo al organismo, depende sobre cómo el cerebro interpreta la información espacial y cromática transmitida a él por los receptores visuales.

Cualquier intento para comprender el mundo visual de un organismo que ve en UV, debe tomar también en cuenta toda la información disponible acerca del sistema de visión completo de la especie, y debe incluir información de todas las regiones del espectro en las cuales tal organismo es sensible; lo cual es prácticamente posible. El espectro visible para el ojo humano no se extiende dentro del UV cercano.

Kevan (1978, 1979) ha sentado las bases para la interpretación de los colores de la flor en términos de un rango completo de sensibilidad del sistema visual del insecto (SVI). Lo mismo que el sistema visual humano (SVH), la sensibilidad del SVI en el espectro es amplia y tricromática, esto es, posee tres longitudes de onda primarias sensibles. Usando la visión de la abeja como un modelo para los insectos polinizadores, la sensibilidad SVI se extiende de los 300-650nm (del UV cercano hasta el naranja) con máximos en las longitudes de onda del UV cercano (345-360nm), azul (440nm), y verde (550-588nm; figura 10). Por comparación, la sensibilidad del SVH se extiende de los 400-700nm (del violeta al rojo) con máximos en las longitudes de onda del azul (460nm), verde (530nm), y rojo (650nm).

El sistema de Kevan (1978) para la interpretación de color del SVI está basado en los siguientes aspectos :

- 1) generalmente, las sensibilidades relativas de los receptores de los tres colores primarios del SVI varían inversamente con la cantidad de energía en el espectro con luz de día para cada longitud de onda respectiva; esto da una percepción aproximadamente igual de cada color primario en luz de día.
- 2) el "blanco" en el SVI está definido como reflectancia de proporciones iguales de todas las longitudes de onda en el espectro del SVI ó de las longitudes de onda primarias del SVI; otras combinaciones de colores son definidas similarmente por reflexión proporcional.
- 3) los nombres e ilustraciones del SVI se hicieron análogos al SVH por emplear una longitud de onda la cual considera al UV cercano como "azul-insecto", el azul como "verde-insecto", y el verde como "rojo-insecto".

Como antecedente Daumer (1956), reporta que la flor de *Phaseolus coccineus* absorbe fuertemente el UV, siendo esta la única referencia encontrada en la literatura.

ASPECTOS BOTANICOS DE LA BIOLOGIA DE LA POLINIZACION EN *Phaseolus*

Para tratar de clasificar a las flores de acuerdo a su sistema de polinización se han diseñado diferentes esquemas:

- 1.- Esquemas basados en las recompensas (néctar, polen, ambos, lípidos u otros).
- 2.- Esquemas basados en el modo de polinización (viento, agua, insectos, aves, etc.).

3.- Esquemas basados en la estructura funcional (la forma en la que la flor trabaja para la polinización).

Leppik (1956) produjo un sistema de clasificación de flores basados en la estructura funcional que toma en cuenta los niveles evolutivos, así pues tiene:

- nivel 1, amórfico.
- nivel 2, haplomórfico.
- nivel 3, actinomórfico.
- nivel 4, estereomórfico.
- nivel 5, zigomórfico.

El nivel 1 considera a las flores más primitivas (amorfas), sin una forma o simetría claramente discernible. El nivel 2 son flores abiertas de forma hemisférica, sin una simetría clara, como las flores de magnolia. El nivel 3, son flores típicamente abiertas, con simetría radial, los pétalos, sépalos, estambres y depósitos de néctar se encuentran en el mismo nivel, como las típicas inflorescencias de las compuestas. El nivel 4 considera a las flores con un reducido, aunque fijo, número de pétalos, poseen los depósitos nectarios protegidos, y se apuntan hacia formas tridimensionales, como las flores de las mimosoideas. El nivel 5 considera flores con simetría bilateral, frecuentemente con alto nivel evolutivo; las estructuras especializadas que poseen las flores de este nivel requieren que el polinizador posea

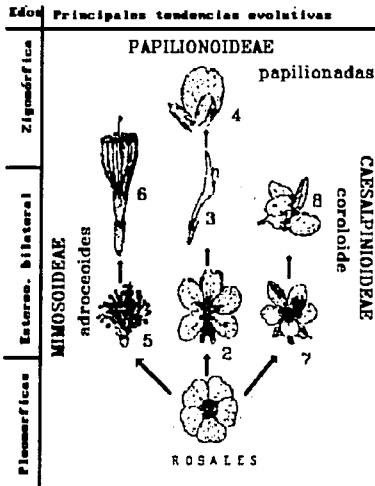


Figura 11. Evolución floral de las leguminosas relacionado con el desarrollo filogenético de las subfamilias correspondientes. 1. Flor hipotética ancestral pentámera de Leguminosae. 2. Flor bilateral de una Caesalpinioideae (*Cassia*). 3. Flor tubular de una Papilionoideae (*Trifolium*). 4. Flor típica de una Papilionoideae (*Pisum*). 5. Flor androceocica de una Mimosoideae (*Inga*). 7. Flor bilateral de una Caesalpinioideae (*Hermesia*). 8. Flor coroloides de una Caesalpinioideae (*Cercis*). Tomado de Leppik (1966).

la habilidad para distinguir formas de simetría bilateral con tridimensionalidad, también una capacidad especial para operar algunos de los más complicados mecanismos de polinización en las flores de este nivel (Figura 11).

Una de las características más notables en la evolución de las leguminosas es la formación de la flor típica en la subfamilia Papilionoideae, perteneciente al nivel 5 (zigomórfico). Tales flores altamente especializadas, están accesibles únicamente a los polinizadores "expertos" (Leppik, 1966).

DIVERSIDAD ZOOLOGICA EN LA BIOLOGIA DE LA POLINIZACION EN *Phaseolus*

Los polinizadores presentan una amplia variedad que va desde los pequeños insectos, abejas, mariposas, etc., hasta aves (principalmente colibríes).

La siguiente lista (tomada de Faegri y van der Pijl, 1979) intenta agrupar a los diferentes grupos de insectos y su relación con la flor.

Tisanopteros (trips): Notables visitantes de flores. Se cree que su presencia es más que nada destructiva. Son dispersores de enfermedades sobre plantas de cultivo y ornamentales. Se han encontrado en rosas, poblaciones de 1,600 individuos por flor. Algunos trips son altamente especializados, poseen partes dentales que se adhieren y rompen los granos de polen. Se ha sugerido polinización por trips de Ericaceas que crecen sobre los faros del Mar del Norte. Son frecuentes polinizadores de Dipterocarpaceae, que son árboles importantes de los bosques tropicales de Asia. Su presencia en las flores de *P. coccineus* no está bien estudiada, aunque se sospecha que son principalmente robadores de polen y/o néctar.

Dípteros: Las moscas poseen partes bucales bien diseñadas para succionar el néctar. Muchas moscas nematocereas son pequeñas pero importantes polinizadoras ya que visitan flores con néctar accesible. Su presencia en *P. coccineus* quizás sea para robar néctar.

Lepidopteros: Incluye a mariposas y polillas; casi todas se alimentan de las flores en estado adulto. La mayoría se alimenta exclusivamente de néctar. Son visitantes comunes en flores de compuestas (Asteraceae). En *P. coccineus* son robadores de néctar.

Himenopteros: es el orden más importante de antofilia debido a que éste contiene a las abejas. El néctar es el alimento mejor conocido para estos insectos y sin éste su longevidad y fecundidad se ven afectados. Se les asocia comunmente con flores que tienen néctar de fácil accesibilidad. Hay algunas relaciones especiales de avispas en este grupo que incluye la polinización de algunas orquídeas, mimetismo por feromonas y pseudocopulación. Las hormigas obtienen el néctar de flores pequeñas en forma de tazón abierto. Las abejas de la familia Apioideae son los polinizadores más importantes y los más altamente desarrollados para la antofilia; ellas recolectan néctar y polen para aprovisionar sus nidos y celdas mientras las reinas ponen huevos; este grupo incluye al género *Bombus* (abejorros) que son los polinizadores más importantes para el frijol.

Existen entre las abejas y las flores una serie de relaciones complejas que pueden resumirse (en un viaje de forrajeo) en:

Monoléticas: donde las abejas se restringen a la visita de una especie de planta huésped.

Oligoléticas: donde las abejas visitan unas cuantas (más de una) especies de plantas.

Poliléticas: donde las abejas visitan una amplia variedad de plantas (las abejas melíferas son poliléticas).

Entre las especies de abejorros en un hábitat determinado, se da el caso de la separación de las visitas a las flores de acuerdo a la longitud de sus proboscis y la distancia, disponibilidad y cantidad del néctar en la flor.

Darwin (1858), registro los mecanismos florales que permiten la polinización de *P. coccineus* L. subsp. *coccineus*, indicando la eficiencia de polinización cruzada con abejas en comparación con la autopolinización.

Leppik (1966), apunta a las abejas y abejorros como los polinizadores más expertos que visitan las flores de este tipo; agregando que estos insectos han jugado un papel selectivo principal en la evolución de las plantas de la subfamilia Papilionoideae.

Knuth (citado por Búrquez y Sarukhán, 1980), basándose en criterios de mecánica floral apunta como polinizadores más eficaces a los abejorros (*Bombus* spp.), ya que son animales pesados que fácilmente deprimen el ala derecha de la flor causando la protusión del estigma y estilo con su carga de polen.

Free y Racey (1968) no encuentran diferencias significativas en la eficacia de polinización de los abejorros (*Bombus lucorum*) y abejas (*Apis mellifera*) siempre

y cuando la llegada se realice aterrizando sobre el ala derecha de la flor y no sobre la base de la corola.

Sousa-Peña (com. pers.), ha encontrado que *Apis mellifera* llega incluso a "empujar" hacia arriba al estandarte causando así la protusión del estigma.

Sousa-Peña *et al.* (1990), reportan 13 distintos taxa animales colectados mientras visitan las distintas subespecies de *P. coccineus* en la misma zona de estudio (Nauzontla, Puebla). Estos incluyen varias especies de colibríes, abejas pertenecientes a por lo menos dos familias, trips, lepidópteros y algunas moscas. Es obvio que no todos polinizan las flores, o por lo menos no transportan polen activamente de una a otra, la mayoría son robadores de polen y néctar. Como ya se mencionó, los polinizadores obvios son los abejorros, quienes cumplen con los requerimientos de peso y conducta, y los colibríes, los cuales no se posan sobre el ala, sino que hacen presión con el pico sobre el hombro del ala, haciendo que ésta baje provocando la salida del estigma, con lo que el polen por lo tanto lo transportan sobre el pico.

ATRAYENTES FLORALES

¿Cómo muestra la flor sus productos al polinizador? Para esto existen varias estrategias, recurriendo a las sensibilidades del polinizador:

a) Fotosensoriales (Visión)

- Color y patrones de color
- Tamaño
- Forma
- Movimiento

b) Quimiosensoriales (Olfato y gusto)

- Olfativas
- Gustativas

c) Mecanosensoriales (Táctiles o de toque)

- Textura

d) Termosensoriales (Temperatura)

e) Cronosensoriales (Tiempo)

El comportamiento de los polinizadores está determinado, o al menos influenciado en cada paso, por el estímulo al cual los órganos sensoriales están sometidos; y las funciones de los órganos sensoriales y su poder de discriminación se han descrito ampliamente ligadas a observaciones sobre el comportamiento del

polinizador. Por lo tanto, no es posible separar estos dos conceptos (sensación y comportamiento), completamente.

En este caso y debido a la naturaleza del trabajo, nos concentraremos en los atrayentes fotosensoriales.

Atrayentes fotosensoriales (visión)

Para el trabajo que se desarrolló, tratamos de ubicar especialmente el tipo de atracción visual que le ofrecen las flores del complejo *P. coccineus* al polinizador, es decir, el color y patrones de color.

Se deben de tomar en cuenta los siguientes factores, todos ellos íntimamente ligados al tipo de ojo y organismo:

- a) Discriminación de las longitudes de onda (colores).
- b) Calidad visual, poder de resolución del ojo y agudeza visual (forma y tamaño).
- c) Velocidad de reacción de las células del nervio óptico (movimiento).

Visión del ojo en humanos

La retina contiene las células sensibles a la luz: los conos y los bastones (un ojo humano tiene alrededor de 125 millones de bastones, los cuales no son sensibles al color, y alrededor de 6.5 millones de conos que sí son sensibles al color, y están localizados especialmente en la fovea), la lente y la cornea enfocan los rayos de luz sobre la retina: el iris regula la cantidad de luz que entra al ojo cambiando el diámetro de la pupila. El ojo humano puede cambiar el enfoque de visión cercana a visión lejana simplemente modificando la forma del lente, fisiológica y morfológicamente los ojos de los humanos son diferentes a los de los insectos polinizadores, de aquí se desprende entonces que los colores de las flores no están diseñados para la visión humana (Frisch, 1960; figura 12).

Visión del insecto a través del ojo compuesto

Aún sin ampliación, uno puede ver el ojo de una abeja, lo mismo que el de otros insectos, consiste de muchas subunidades, cada una con su propio lente; estas subunidades son las omatidias, del griego *omma*=ojo. El poder de resolución depende en primer lugar del número de omatidias que posea el insecto, un hecho determinante para descifrar el poder de resolución de un ojo compuesto es la extensión del campo de visión que es cubierto por cada omatidia; el ángulo omatidial en *Apis* es de 1° , debido a que el ángulo omatidial es pequeño, aunque el poder de

resolución puede incrementarse, entra menor cantidad de luz sobre cada faceta (como sucede en fotografía cuando cerramos el diafragma), de aquí que la imagen puede ser menos luminosa (Wigglesworth, 1972). En el ojo del abejorro existen alrededor de 5.500 omatidias y cada una contiene nueve células visuales arregladas en un círculo alrededor de un largo eje (Barth, 1985; figura 13).

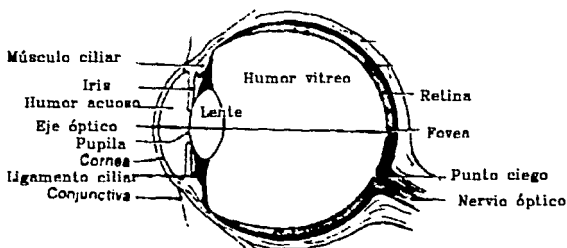


Figura 12. Sección diagramática del ojo humano. La retina contiene a los conos y a los bastones; el lente y la córnea enfocan los rayos de luz sobre la retina; el iris regula la cantidad de luz que penetra al ojo, al cambiar el diámetro de la pupila. El ojo humano puede cambiar el enfoque para visión lejana o cercana, modificando la forma del lente.

Percepción a distancia

La respuesta óptico-motora que presentan los insectos voladores es el resultado de la percepción del movimiento; y esta respuesta puede ser usada para determinar el mínimo intervalo de oscuridad entre dos estímulos luminosos, lo cual es importante si ambos son percibidos por separado (Figura 14). El intervalo mínimo de oscuridad se ha determinado por experimentos de registro eléctrico, encontrándose que el intervalo crítico bajo el cual la fusión de estímulos sucesivos (fusión de parpadeo) ocurre en el ojo del insecto es de 10-20 milisegundos, comparados contra los 50 milisegundos que posee el ojo en los humanos.

De aquí que se hallan clasificado los ojos de los insectos en dos tipos:

- 1) Ojos "lentos": poseen una baja frecuencia de fusión (40 por segundo), alta sensibilidad y lento rango de adaptación; se encuentran principalmente en insectos nocturnos.
- 2) Ojos "rápidos": poseen un potencial complejo de iluminación, una extremadamente alta frecuencia de fusión (300 por segundo en *Apis*), baja sensibilidad y casi instantánea adaptabilidad a la luz; se encuentran sobre todo en insectos diurnos.

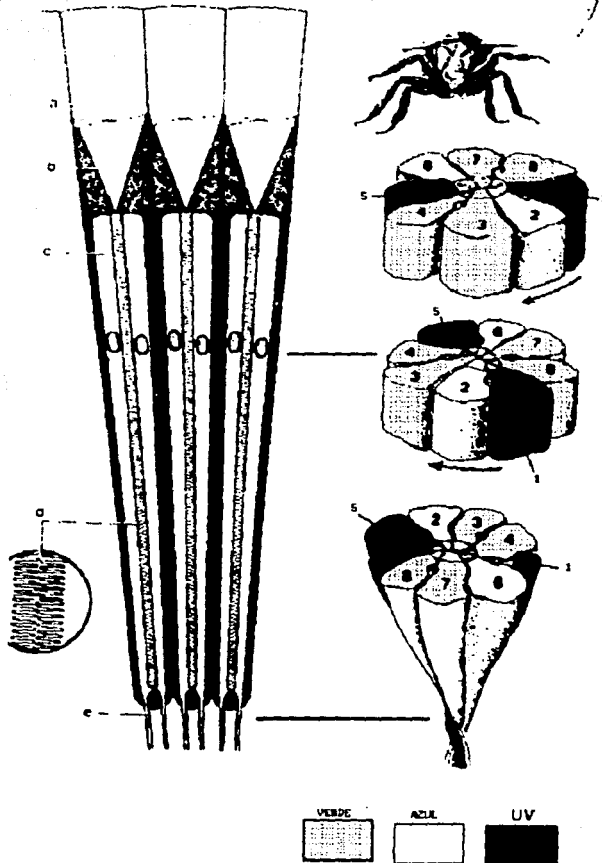


Figura 13. Omatidia individual en el ojo de una abeja. a) lente; b) cono cristalino; c) célula visual; d) enrollado central, esta formado por finas proyecciones de la membrana de la célula visual, aquí están contenidos los pigmentos visuales; e) fibra de la célula visual, esta proyección termina comunicándose con el cerebro. A la derecha se presentan cortes de una omatidia a diferentes niveles. La omatidia consta de nueve células, las cuales, a excepción de la célula más corta (marcada con el número 9), están enrolladas a lo largo del eje de la omatidia. Cada omatidia contiene a los tres tipos de células visuales: las sensibles al verde (3, 4, 7, 8); las sensibles al azul (2, 6) y las sensibles al UV (1, 5, 9). Tomado de Barth (1985).

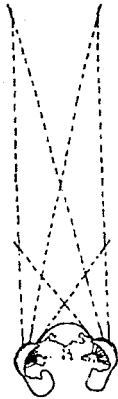


Figura 14. Percepción a distancia por *Apis*. Las líneas punteadas son los ejes visuales de determinadas omatidias. Los puntos de intersección de tales ejes determinan la posición y distancia de los objetos. Tomado de Wigglesworth (1972).

Dada esta rápida adaptación y alta frecuencia de fusión, el insecto volador puede ser capaz de resolver el campo visual mediante un proceso de "rastreo"; en donde el arreglo de los objetos en el espacio se convierte en una secuencia de eventos en el tiempo (Wigglesworth, 1972).

Debido a que los ojos del insecto no poseen movimiento, no tienen un plano de fijación de la imagen sobre la cual pudieran convergir (como es el caso de la visión estereoscópica de los humanos). No obstante, pueden fijar la distancia de cualquier punto en el campo visual el cual puede ser determinado por su posición sobre los puntos de intersección de los ejes individuales de los omatidias. La iluminación simultánea y de la misma intensidad de los puntos de correspondencia de la retina, es probablemente, el factor principal en la percepción a distancia (Figura 14). En la región media del ojo el ángulo visual de la omatidia se vuelve progresivamente más pequeño, esto puede ayudar a tener una mejor definición del objeto mientras el insecto se va acercando a él.

Ojos simples

Los ojos simples en los insectos son de dos tipos:

- a) Estematas: que son ojos que se encuentran en los estadíos de larva y pupa del insecto.
- b) Ocelos (Figuras 15 y 16): ojos del estadio adulto del insecto, se localizan principalmente en la región frontal de la cabeza, junto a los ojos compuestos; se encuentran más desarrollados en los insectos voladores. Poseen un lente que cubre a la cornea y entre 500 a 1000 células sensoriales, las cuales forman estructuras que semejan a los bastones. Sin embargo, los ocelos **no forman imágenes**, pero son muy sensibles a los cambios en la intensidad luminosa y a los bajos niveles de luz. *Apis*, por ejemplo, responde muy rápido a los cambios en la intensidad de luz. Los ocelos, por lo tanto, son considerados

como "órganos estimulantes", los cuales incrementan la fotoquinesis. Para apoyar esta hipótesis, se cubrieron los ocelos de abejas, el resultado fue que comenzaban a forragear más tarde, y terminaban su labor más temprano que las abejas a las que no se les cubrieron los ocelos (Wigglesworth, 1972).

Evans (1984), ha sugerido que más que servir como "órgano estimulante", los ocelos pueden actuar como moderadores de la intensidad de señales neurales de los ojos compuestos, así, servirían como ajustadores extra oculares de la sensibilidad visual. Registros electrofisiológicos muestran que la interacción ocurre entre el estímulo recibido por los ocelos y los ojos compuestos a la vez. De acuerdo con el punto de que los ocelos sirven para regular la actividad cerebral, se ha encontrado que la respuesta a la estimulación de las antenas es mayormente facilitada por la estimulación fótica de los ocelos (Mimura, 1970; citado por Wigglesworth, 1972).

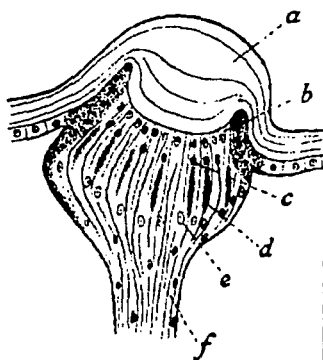


Figura 15. Ocelo de *Apis*. a) lente; b) célula matriz del lente; c) bastón; d) pigmento; e) núcleo de las células de la retina; f) nervio. Tomado de Wigglesworth (1972).

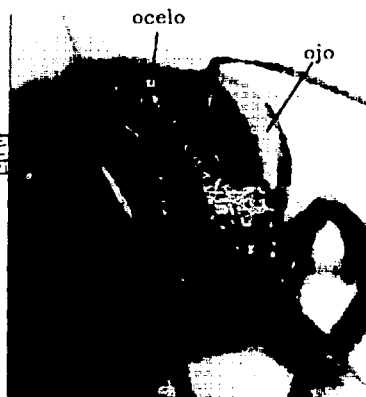


Figura 16. Posición de los ocelos en la cabeza de *Bombus* sp.

Visión en color por los insectos

A principios de 1960, Autrum y colaboradores (citados por Barth, 1985), demostraron que, las propiedades de un analizador de color de una célula visual

simple y alargada, que demanda la teoría de la tricromatidad, están presentes en el ojo de la abeja.

Para trabajar fuera de las propiedades de la célula visual como analizador de color, estimularon el ojo con luces monocromáticas. Todos los colores tenían idénticas intensidades. Esta uniformidad era crucial en el experimento porque el efecto de la reacción a una única longitud de onda era el interés, más que la intensidad. La amplitud de la fluctuación del voltaje medida a través de la membrana celular, indica la sensibilidad espectral de la célula visual. Esta se incrementaba cuando la longitud de onda de la luz del estímulo era fuertemente absorbida por el pigmento visual.

El resultado: la diversidad de las células sensibles al color de la abeja fue mostrada directamente. Al principio se encontraron cuatro tipos de células, pero estudios posteriores, incluyendo experimentos de entrenamiento, son consistentes con la hipótesis de que sólo tres tipos de células sensoriales participan en la evaluación del sistema de color de la abeja (Figura 13).

Algunas revisiones, conceptos, terminología y métodos se han dirigido hacia un intento de describir el color de las flores tanto en el espectro visual del insecto (incluyendo el ultravioleta), como en el de los humanos. Aunque el color es un atrayente muy importante que presentan las flores a sus polinizadores, hay que recordar que existen otros caracteres florales que pueden atraer a los polinizadores y que los insectos no son necesariamente atraídos hacia las flores por colores o cualquier otro atrayente aislado.

La visión de color en insectos ha sido bien revisado por Frisch (1960), Goldsmith, Burkhardt y Mazokhin-Porshnyakov (todos ellos citados por Kevan, 1972). Todos estos trabajos apuntan a la similitud de la sensibilidad espectral de los insectos, particularmente en la región ultravioleta. La mayoría de ellos se han realizado con abejas y sobre las bases de un conocimiento previo, se considera a Daumer (1956) como pionero de estos trabajos; él desarrolló una técnica en la cual podía excluir y medir los efectos de la luminancia y saturación de colores. De aquí que podía medir la estimulación relativa causada por cada color; a grandes rasgos el experimento consideraba lo siguiente:

Habiéndole asignado un valor arbitrario de 1 al verde, encontró que el naranja tenía un valor relativo de 0.3; el azul-verde de 0.5; el amarillo de 0.8; azul-violeta de 1.5; y el ultravioleta un valor de 5.6. Con esta información diseñó un esquema de visión tricromática para la visión de color de la abeja; el 55% de amarillo más el 30% del violeta más el 15% de ultravioleta conforman lo que consideró como "blanco-abeja" (Figura 17 y tabla 1).

Tabla 1. "Blanco-abeja" como fué establecido por Daumer (1956) y el porcentaje de energía en cada banda de color para causar una estimulación igual en abejas (Daumer, 1956), y el porcentaje de distribución de energía en cada banda de color emitida por el sol (List, 1968)

Longitud de onda nm	"Blanco-abeja" %	Estimulación igual %	Blanco solar % de energía total
300-390	15	14.9	16.45
410-480	29.75	29.8	29.95
500-650	55.25	55.2	54.20

Frisch, demostró que las abejas poseían visión en color (Frisch, 1960). Explotó una característica básica que permite que las abejas sean entrenadas. Colectando abejas que no volaban al azar de un tipo de flor a otro, sino más bien a la forma acostumbrada (buscando recompensa en flores de una misma planta) hasta que ellas no encontraban más alimento ahí; sólo entonces podían ser inducidas por la danza de un colector de otro grupo, pero de la misma colonia, para recorrer un nuevo tipo de flor. Frisch comenzó a alimentar a las abejas con agua azucarada sobre una mesa que contenía un tablero con diferentes formas. El plato con alimento se colocó primero sobre un cuadro azul rodeando por cuadros de diferentes tonos de gris, variando desde negro hasta blanco. Después del entrenamiento, las abejas continuaban volando hacia el cuadro azul, aún cuando la posición en el tablero, se cambiaba continuamente y no se les colocaba más alimento. Para estar seguro de

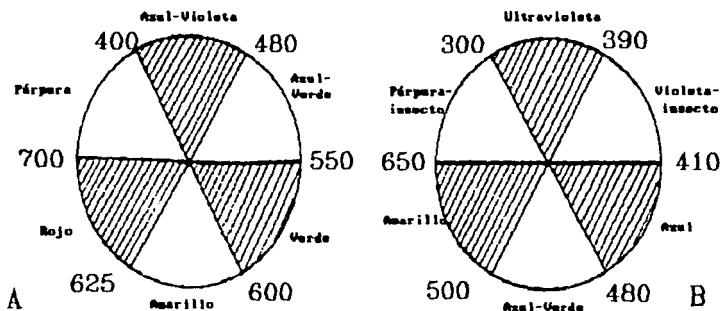


Figura 17. Círculo de color como es percibido por los humanos (A), y por las abejas (B). Las zonas sombreadas representan los tres colores primarios y las zonas en blanco son los colores complementarios. Tomado de Daumer (1956).

que las sensaciones olfativas no estaban implicadas, se cubría toda la mesa con una placa de vidrio. Además, durante el entrenamiento, Frisch cambiaba la posición del cuadro azul cada veinte minutos, para prevenir que las abejas se acostumbraran a un sólo sitio.

En otros experimentos, encontró que las abejas no podían entrenarse a ir hacia los campos grises ó hacia el negro ó blanco. En conclusión: las abejas realmente ven e identifican el azul como un color y no como un tono de gris.

En esta primera etapa de experimentación, mostraron que no distinguen los colores tal como los humanos lo hacemos, ésto es, papeles de color naranja-rojo, amarillo, amarillo-verde, fueron confundidos con otros como azul, violeta y rojo-púrpura. Finalmente, ellas no podían distinguir los papeles rojos de los negros ó grises oscuros: **las abejas no perciben en el espectro el color rojo.**

La discriminación de tonos

¿En qué regiones espectrales puede una abeja distinguir los diferentes tonos, y qué tan bien lo hace? ¿Qué tan bien puede una abeja discriminar los colores de una flor?

Para responder a ésto Helversen (citado por Barth, 1985), entrenó abejas hacia un color espectral; luego presentó este color junto con una longitud de onda alternativa, aunque muy cercana a la longitud de onda de entrenamiento en cada caso y midió el grado en el cual los dos colores eran confundidos. La abeja distinguía los colores del entrenamiento especialmente bien en dos lugares del espectro: en la región violeta (alrededor de los 400nm) y en la región azul-verde (alrededor de los 500nm). La discriminación es particularmente pobre cerca de las tres longitudes de onda a las cuales los tres tipos de células son más sensibles. Existe una explicación plausible para esto: dos colores pueden ser distinguidos sólo si los dos tipos de células visuales son activadas por ellos; la habilidad para discriminar es mayor cuando el cambio en longitud de onda más fuerte altera la excitación relativa de los dos tipos de célula. Esta situación existe en el ojo de la abeja justo cuando en las dos longitudes de onda las curvas de sensibilidad espectral se cruzan (Figura 18).

Estos experimentos demostraron que las abejas son capaces de distinguir las mezclas de sus tres colores primarios, incluyendo los diferentes colores de la mezcla UV-amarillo que Daumer (1956) identificó como "abeja-púrpura". Para la discriminación entre flores de diferentes especies o entre variantes de color de la misma especie, los insectos usan el color. De aquí se desprende que, para comprender el papel de la coloración floral en la polinización, como mecanismo de aislamiento, o como atrayente o repelente a las visitas de polinizadores, se deben realizar cuidadosas mediciones en las cuales se incluyan las apreciaciones visuales que los insectos puedan tener sobre su medio ambiente y la coloración.

Los colores del espectro

El sol emite una enorme gama o espectro de radiación electromagnética, desde rayos gamma con longitudes de onda de menos de 1nm, hasta ondas de radio de baja frecuencia con longitudes de más de 10,000 metros. Dentro de estas radiaciones se encuentra el espectro visible, la longitud de onda de cualquier punto (dentro del espectro), determina el color de la luz en ese punto. Así, tenemos que a partir de los 400nm el color es violeta oscuro, pasando por el azul, verde, amarillo, naranja y rojo, en el cual se alcanzan los 700nm (Figura 19).

La luz blanca está compuesta por todos los colores del espectro visible; puede sintetizarse combinando ópticamente los colores del espectro visible, ésto puede lograrse combinando sólo los **colores primarios** del espectro (azul, verde y rojo), este proceso se conoce como **mezcla aditiva de color**. Cuando sólo se sobreponen dos de estos colores, se produce uno de los tres **colores secundarios**. Rojo más verde producen amarillo; rojo y azul da magenta; y verde y azul da cian. Esta mezcla se conoce como **mezcla sustractiva del color**. Las combinaciones de cualquiera de dos colores secundarios sólo dan paso al color primario que es componente común de los dos secundarios. Manteniendo juntos los tres colores secundarios, se producirá el negro, puesto que no existe ningún color que sea común a los tres.

La presencia o ausencia de color afecta fuertemente a la respuesta visual y al contraste. En primer lugar, los propios colores pueden tener un aspecto plano o contrastado; en segundo lugar, las áreas de color destacadas por la dirección y calidad de la luz suelen dominar la imagen; y en tercero, según el color de la luz, los colores de la escena parecerán contrastados o planos.

Kühn y Pohl (citados por Barth, 1985), diseñaron un método trascendental de entrenamientos experimentales, el cual, en lo particular, les permitía encontrar los límites del espectro visible de la abeja. Encontraron que el espectro de colores que percibe la abeja es tan amplio como el de los humanos, pero se apunta a percibir longitudes de onda más cortas (UV), y además no perciben en la región roja del espectro (700nm). Como resultado de esta diferencia, las abejas perciben una variedad de colores florales, pero no como lo perciben los humanos; de aquí se desprende que el color de las flores no está diseñado para la visión humana (Figura 17).

La presencia del colibrí en las flores de *P. coccineus*

A primera instancia podría parecer que existe competencia entre los abejorros y el colibrí ya que ambos visitan la flor y consumen el néctar. De sus investigaciones de campo, Sousa-Peña (en preparación), reporta para el área de estudio las visitas constantes a *P. coccineus* subsp. *coccineus* y *P. coccineus* subsp.

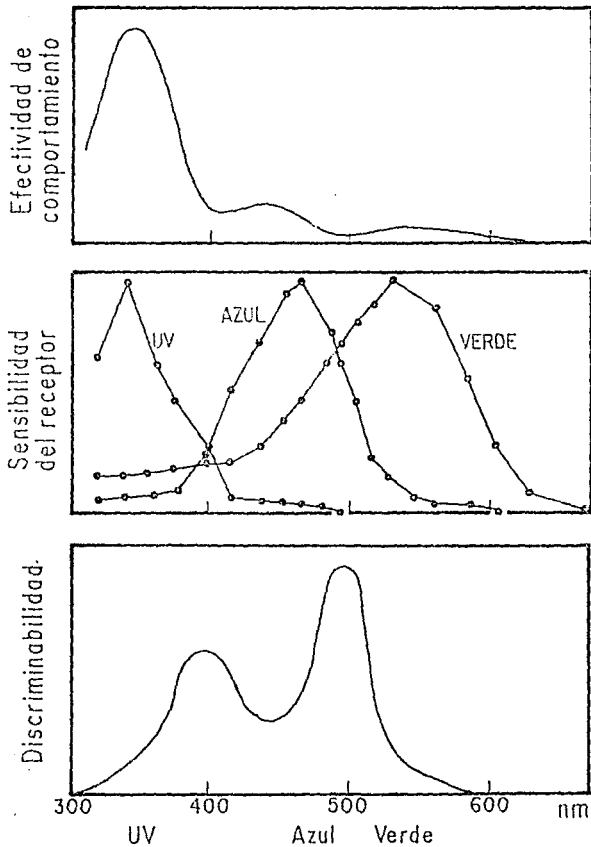


Figura 18. La sensación de color por las abejas. Las gráficas indican una comparación de la efectividad de respuesta al estímulo luminoso, a diferentes longitudes de onda sobre: el comportamiento (gráfica superior); la sensibilidad de los tres tipos de células visuales (gráfica media) y la habilidad para discriminar longitudes de onda (gráfica inferior). Tomadas de Barth (1985).

glabellus de las siguientes especies de colibríes: *Amazilia yucatanensis*, *A. leucocephala*, *Campylopterus curvipennis*, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus rufus*.

Los colibríes son atraídos visualmente a "grandes" distancias hacia las flores: Knoll (citado por Barth, 1985), demostró la visión de color por los colibríes, trabajando con la especie *Macroglossum stellarum*, encontró que ésta especie se encuentra muy cercana a los abejorros en el sentido en que podían discriminar dos grandes grupos de colores, pero confundían tonos entre cada grupo: un grupo azul con el azul puro, índigo, violeta y púrpura; y un grupo amarillo con amarillo puro, amarillo-rojizo, amarillo-verdoso y verde-amarillo. Otra sorprendente similitud con los abejorros es la ceguera al rojo!, ya que mostraban incapacidad para distinguir el color rojo del negro.

Goldsmith (1980), por otro lado, demostró la capacidad que poseen tres especies de colibrí (*Archilochus alexandri*, *Lampornis clemenciae* y *Eugenes fulgens*) para distinguir en la región del UV cercano, a 370nm (20nm a la derecha de la mitad del ancho de la banda que tiene ésta zona del espectro). La sensibilidad de las aves a la luz UV invita a la especulación acerca de su significado adaptativo, ya que se supone que la retina del humano representa el estándar de interpretación a través del cual los sistemas visuales diurnos pueden ser medidos. Por esta razón si un animal puede ver en la región UV, deben por lo tanto existir algunas presiones evolutivas que crean esta capacidad, y las raíces de esto podrían encontrarse adentrándose en la ecología del comportamiento del animal (Goldsmith, 1980).

Macior (1986), sugiere que los colibríes son atraídos principalmente por las corolas escarlatas en *Pedicularis* (Scrophulariaceae), y que aquellos, son polinizadores más efectivos en flores más "viejas" que lo que son los abejorros (*Bombus edwardsii*), en estas flores, el tubo de la corola excede el tamaño de la proboscis de los abejorros, lo que les ocasiona bastantes problemas a los insectos para alcanzar los nectarios.

Scogin (1988), analizó pigmentos de antocianidina en 146 especies de flores que eran visitadas por aves, describiendo que existe un síndrome de pigmentación específico para la visita de las aves.

La disponibilidad del néctar para las aves, está limitada en tres vías principales (Raven, 1972):

- 1) Las corolas son a menudo tubulares o están construidas de tal manera que el néctar es inaccesible o accesible con mayor dificultad.
- 2) Las flores a menudo presentan aromas, lo cual puede hacerlas menos atractivas para algunos insectos, pero las aves no presentan una respuesta primaria a las señales olfativas.
- 3) Las flores son por lo común, de color rojo.

El rojo es el único color del espectro que es a la vez invisible a la mayoría de los insectos como también una excelente "señal" de la existencia de una alta recompensa (néctar) para las aves (Raven, 1972).

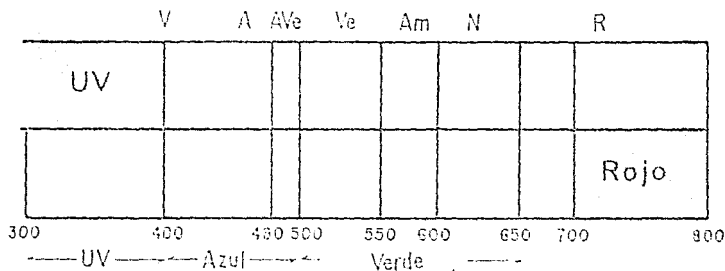


Figura 19. Visión en color: una comparación entre la longitud de onda visible para los humanos (parte superior) y las abejas (parte inferior). A diferencia de la abeja, el humano no puede ver en el UV, y a diferencia del humano, la abeja no puede ver el rojo. V violeta; A azul; Ve verde; Am amarillo; N anaranjado; R rojo. Los números indican la longitud de onda en nm. Tomado de Barth (1985).

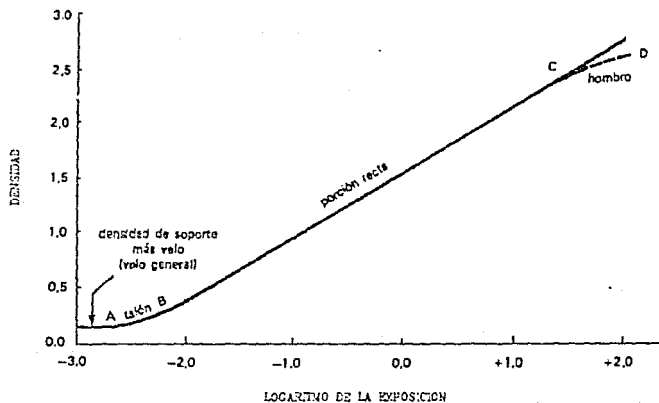


Figura 20. Curva característica de una película fotográfica. Tomada de Kodak (1983).

PROPIEDADES FOTOGRAFICAS

La apariencia y utilidad de un registro fotográfico, están cercanamente asociados con la sensitometría y las características de la estructura de la imagen de la película utilizada para realizar tal registro. La sensitometría se entiende como la medida de la respuesta de los materiales fotográficos a la radiación electromagnética. Las propiedades de la estructura de la imagen y sus efectos determinan la extensión a la cual un material fotográfico puede registrar información.

El grado en el cual las características sensitométricas así como la estructura de la imagen obtenida son óptimas, dependen en mucho de la manera en la cual el material es expuesto, procesado y evaluado. Esta no es la única relación entre la exposición y la densidad final porque la densidad final está influenciada por factores adicionales. La longitud de onda de la luz de exposición y el tipo de revelador utilizado están entre los factores que contribuyen a la naturaleza de la imagen. La resolución del detalle en la imagen puede depender de la calidad espectral de la radiación de la exposición, el contraste del sujeto, la manera en la cual el producto está expuesto, el sistema óptico, las condiciones del procesamiento, y la técnica de evaluación.

Propiedades Sensitométricas

Las propiedades sensitométricas básicas son convenientemente representadas al graficar la densidad fotográfica contra la exposición utilizada para producirla. Tales curvas son llamadas *curvas características*.

La respuesta de un material fotográfico varía con la distribución espectral de la luz de exposición. Por lo tanto, la radiación utilizada para exponer el material en pruebas sensitométricas debe simular aquella en la cual el material es normalmente expuesto en la práctica.

La Curva Característica

Hurter y Driffield (citados por Langford, 1978), elaboraron una curva de rendimiento de una emulsión fotográfica, a la cual denominaron "curva característica". A partir de esta curva pudieron medir la sensibilidad de una emulsión, su contraste y las influencias del sujeto y del revelado sobre la misma.

En sensitometría, el término "exposición" se refiere a la cantidad total de energía que actúa sobre el material fotográfico. La exposición puede ser expresada tanto en unidades fotométricas (iluminación x tiempo) ó unidades radiométricas (energía por unidad de área).

Las unidades fotométricas, tales como metro - candela - segundo, se aplican sólo a la luz, la cual está definida como la energía radiante capaz de producir la sensación de visión. La unidad metro - candela - segundo, por lo tanto, propiamente se aplica a la región visible del espectro, exclusivamente (considerada entre los 400 a los 700nm).

La curva característica (que es una gráfica de densidad contra el logaritmo de exposición) demuestra la vía en la cual una película responde a la exposición y al revelado. La curva o gradiente, en cualquier parte de la curva indica qué tan rápidamente cambia la densidad con los cambios en la exposición. Esta forma característica varía con las diferentes emulsiones utilizadas.

Las mediciones de varias densidades pueden ser graficadas contra las exposiciones, produciendo una curva característica similar a las que se muestra en la figura 20.

Nivel de Velo

Cualquier densidad no procedente de la impresión intencionada en la cámara se denomina velo. El proceso de revelado produce siempre un nivel de velo, que aumenta al incrementar su tiempo de duración. En la práctica general, puede prescindirse del nivel de velo, para lo cual se mide la densidad de un borde no expuesto, valor que se resta de cualquier lectura de densidad realizada en el área de la imagen.

La parte inferior izquierda de la curva (a la izquierda de A, en la figura 20) muestra la zona del nivel de velo de la película. Aquí, la densidad no cambia con el incremento del logaritmo de exposición. Esto representa el nivel de velo, la densidad del soporte (densidad base) más la densidad de la emulsión no expuesta, pero revelada (velo neto).

El Pie ó Talón

La porción no lineal de la curva (de A hasta B, figura 20) es la punta. El punto A representa el punto mínimo de exposición que puede producir densidad por arriba de la zona de velo. En esta región los tonos están comprimidos y el cambio de densidades producido por una exposición determinada aumenta continuamente. Como regla práctica, esto indica que la separación de las densidades de las sombras ligeras del negativo va haciéndose menor cuanto más cerca están de la parte inferior del talón, y las densidades inferiores a unas 0.10 unidades por encima del nivel de velo general normalmente son copiadas como negro. La región del talón varía en longitud y forma según las películas. La forma del talón es un factor importante en la elección de una película

La Línea o Porción Recta

En la parte media de la curva característica (B a C, figura 20), la densidad muestra una relación lineal con el logaritmo de la exposición. Algunas películas muestran una porción larga de esta zona, mientras otras la porción es corta ó nula. Cuando la dirección de la línea cambia sólo unos pocos grados, no se aprecia ningún cambio en la reproducción tonal. En otras palabras, la línea se considera como recta incluso si contiene alguna pequeña curvatura o desviación en ella.

Las diferencias en la forma de la curva afectan a la elección de una película así como a la exposición y latitud de revelado y se pueden usar para aprovechar situaciones fotográficas. La pendiente de la porción recta (el ángulo que forma con el eje horizontal) constituye una medida importante del contraste (vease gamma) y se determina tanto por las características de la emulsión como por las del revelado.

El Hombro

Esta es la porción superior de la curva (C a D, figura 20) donde el gradiente se decrecienta y la curva se vuelve una línea horizontal. En este punto, las diferencias de exposición ya no se registran como diferencias de densidad, y los detalles de la altas luces marcan la separación. En la práctica, con la mayoría de las películas nunca se alcanza el hombro, pues los negativos deberían de tener de 10 a 15 puntos de sobreexposición antes de alcanzarlo. En esta zona de la curva los negativos se vuelven difíciles de copiar debido a los altos niveles de densidad y de grano mientras la nitidez disminuye.

Máxima Densidad

La mayor densidad observada para una completa exposición y unas condiciones de revelador dadas es la máxima densidad, ó D_{max} . Esta es frecuentemente más baja que la densidad más alta que el material es capaz de producir con el revelador nuevo o con un revelador más vigoroso.

Gamma e Índice de Contraste

El ángulo al que está inclinada la porción de la línea recta se denomina gamma, el cual es una indicación del contraste inherente ó rango de cambio de la densidad con la exposición de una película fotográfica, esto se ha considerado como la base para seleccionar propiamente el tiempo de revelado. Las condiciones del revelador (tipo de revelador, vida media del revelador, tiempo de revelado, método de agitación y temperatura) que son recomendadas por el fabricante se basan en

producir una gamma específica, para un tipo particular de aplicación. La gráfica de la gamma como una función del tiempo de revelado, mientras otros factores se mantienen constantes, provee una información muy útil acerca del rango del revelador y el tiempo óptimo de revelado.

En algunos trabajos científicos el registro de la información puede salirse de la porción de la línea recta de la curva (tal es el caso de este trabajo). En tales aplicaciones, la gamma permanece como un criterio válido, mientras el índice de contraste tiene una amplia aplicación en fotografía.

A pesar de su importancia histórica, la gamma no es corrientemente la forma más útil de expresar el contraste, debido a que no tiene relación con una parte de la curva tan importante como es el pie.

Efectos sobre la imagen

La imagen final registrada sobre una película fotográfica es el producto de muchos eventos complejos. Los efectos de la exposición y los del revelado están ligados inseparablemente ya que una imagen latente invisible no puede ser evaluada hasta que los haluros de plata expuestos sean reducidos a plata metálica durante el revelado.

Latitud de Exposición

La mayoría de las emulsiones tienen un rendimiento "útil" (el demostrado por la parte superior del talón y la porción de línea recta de la curva característica). Por lo tanto podemos variar el nivel de exposición del objeto hacia ambos lados de la exposición correcta (subexposición o sobreexposición) y seguir obteniendo un negativo utilizable. En lugar de tener que ser exactos al juzgar la exposición correcta, tenemos una cierta "latitud de exposición"

La latitud de exposición es la alteración del nivel de exposición que seguirá dando una imagen revelada sin pérdida apreciable de gradación de las tonalidades de las sombras o en las grandes luces.

FORMACIÓN DE UNA IMAGEN FOTOMACROGRÁFICA

La fotomacrografía, constituye la técnica de realizar fotografías de tamaño mayor que el natural. Aunque no existe un máximo teórico en cuanto a la amplificación que se pueda conseguir, el límite práctico usual es de 20 a 50X.

Cuando la escala de ampliación es igual a 1, el tamaño del objeto y el de la imagen son iguales, y la distancia entre ellos será 4 veces la distancia focal. La figura 21 muestra que para otras distancias objeto-imagen (mayores de 4 veces la distancia

focal), existen 2 posiciones de enfoque exacto, una de ellas con la imagen reducida, y la otra con la imagen ampliada.

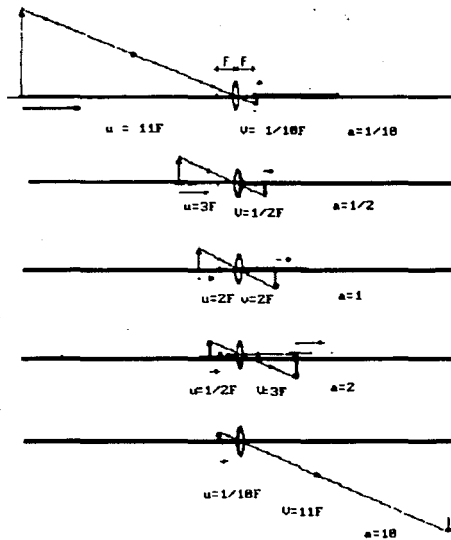


Figura 21. Relación objeto-imagen en un objetivo. Las variaciones de la posición y tamaño de la imagen se dan cuando el objeto avanza a lo largo del eje del objetivo. Tomado de Arnold *et al.* (1974).

Distancia focal

Esta depende principalmente del sujeto que se vaya a fotografiar, la ampliación requerida, y las posibilidades de extensión de la cámara. La distancia focal mínima será la necesaria para cubrir al sujeto, o sea, aproximadamente su diámetro, el máximo es dado por $v = F(1+a)$, donde v es la extensión máxima posible, F es la distancia focal y, a la ampliación. Dentro de estos límites existen otros factores que pueden afectar la combinación definitiva:

1. *Perspectiva*. La perspectiva obtenida depende por completo del punto de localización de la cámara, el alejamiento del cual, a una ampliación determinada, depende de la distancia focal.
2. *Espacio de maniobra*. Este debe de ser mayor con longitudes focales más largas. A menudo es más útil una distancia mayor cuando la iluminación es por luz reflejada.

3. *Relación entre la profundidad de campo y la ampliación.* La profundidad de campo a conseguir depende sólo de la ampliación y del número f . Pero si es necesaria una mayor profundidad de campo, puede ser conveniente obtener una ampliación menor empleando un objetivo de distancia focal más larga, aunque tales objetivos tienen aberturas pequeñas ($f/32$), la abertura mayor puede ser de $f/5.6$, con lo que se tiene un objetivo "muy oscuro". Cuando se realizan trabajos con un objeto tridimensional, la profundidad de campo reviste gran importancia, y a veces se pueden exigir aberturas pequeñas de diafragma.

Distancia hiperfocal

Cuando un objetivo está enfocado a infinito, se denomina *distancia hiperfocal* a la distancia más allá de la cual todos los objetivos tienen una nitidez aceptable. Por ejemplo, si un objetivo de 35mm se ajusta a $f/11$ y se enfoca a infinito, todos los objetos a partir de 3.3m de distancia hasta el infinito aparecerán nítidos. En estas condiciones la distancia hiperfocal es de 3.3m.

Si este objetivo es enfocado de nuevo a la distancia hiperfocal, o sea 3.3m, los objetos situados desde la mitad de la distancia (1.65m) hasta infinito aparecerán nítidos. Esto da la máxima profundidad de campo posible con esa abertura ($f/11$). La distancia hiperfocal varía con cada diafragma del objetivo.

Para trabajar con fotomacrografía, la distancia hiperfocal juega un papel muy importante, debido a que en fotomacrografía se tiene muy poca profundidad de campo.

Iluminación

El hecho de que el objeto a fotografiar sea pequeño, afecta al equipo de iluminación que deba emplearse, pero no a los principios básicos en cuanto al aspecto general, textura, etc. En el caso que nos ocupa, se prefirió utilizar iluminación natural (en el campo) y de preferencia en lugares sombreados, ésto para evitar el registro de sombras que pudieran meter ruido en la reflexión del UV. En condiciones de laboratorio, se utilizó la lámpara de radiación UV manual.

A mediodía la luz solar tiene una distribución de colores aproximadamente uniforme. Pero hacia el principio y al final del día disminuye la proporción de ondas cortas (azules). Cuando el sol está bajo, la luz atraviesa la atmósfera oblicuamente. Las moléculas de aire dispersan siempre parte de la luz, sobre todo en el extremo azul (por eso el cielo se ve azul y no negro); cuando la luz incide oblicuamente, atraviesa una parte de la atmósfera mucho mayor que cuando lo hace per-

pendicularmente, por lo que la dispersión del extremo azul (UV incluido) es muy superior por la mañana y al atardecer y el color resultante es más rojizo (Langford, 1983).

También influyen en el color las condiciones climatológicas. Si el aire contiene muchas partículas de agua en forma de niebla, nubes, etc., también absorbe más intensamente la luz de la región azul; por eso, el cielo cubierto parece a mediodía más blanco que el despejado. La luz más azul es la que se refleja directamente del cielo despejado, sin contribución del sol y, por tanto, prácticamente sin presencia de colores de la región de ondas largas del espectro visible; estas condiciones se dan a la sombra en un medio día despejado.

Materiales ópticos

Existen dificultades en el registro de la región UV de ondas cortas, debido a que todos los materiales presentan fuertes bandas de absorción en dicha zona. En el UV cercano, se emplean las técnicas fotográficas convencionales, si bien los componentes del sistema fotográfico, además del aire, imponen una serie de límites de absorción al fotografiar con las longitudes de onda más cortas. Tales dificultades ópticas son causa principal de nuestra relativa ignorancia en esta banda espectral, además, que como ya se mencionó en la introducción, debería trabajarse al vacío para evitar la absorción de la atmósfera. La tabla 2 muestra límites de transmisión UV de varios materiales ópticos.

Tabla 2. Límites aproximados de transmisión ultravioleta de varios materiales ópticos. Tomada de Arnold *et al.* (1974).

Material	Límite aprox. de transmisión	Material	Límite aprox. de transmisión
Vidrio de ventana (varios)	320-340nm	Fluoruro de litio	110nm
Vidrios ópticos	320-380	Bálsamo de Canadá (cemento para objetivos)	300
Vidrio con alto contenido de silicio	220	Ozono atmosférico	295
Silicio fundido	200	Oxígeno	190
Cuarzo	185	Agua	170
Fluorita (fluoruro de calcio)	120	Gelatina	250

Muchos autores citan valores de absorción como los de la tabla 3, pero a veces surgen confusiones porque diferentes autores mencionan valores que difieren

bastante; hay diversas razones para ello, la siguiente lista tomada de Arnold *et al.* (1974), intenta aguparlas:

1. Es imposible expresar valores exactos, equivalentes a los citados en dicha tabla, mediante una simple cifra, tampoco existe acuerdo sobre el valor del porcentaje de absorción en el punto de corte o límite. Los niveles del 5%, 10% ó 90%, a menudo son citados, pero otros valores son igualmente permisibles y por lo tanto igualmente confusos. Por ejemplo, la gelatina fotográfica tiene un punto de corte en la longitud de onda de 250 ó 210nm. Ambos valores son correctos en un sentido, pues igualmente puede tratarse de una transmisión del 90% o de una absorción del mismo porcentaje, respectivamente.
2. El grueso, por sí sólo, afecta igualmente al valor señalado; en muchos casos el límite se señala para una muestra de 2mm, o bien se indica el porcentaje de absorción en función del grueso de la materia de que se trate. Un objetivo compuesto puede tener un grueso total de 20mm, y alcanzará un nivel de absorción dado en un punto cuya longitud de onda sea del 10 al 20% mayor que otro objetivo más delgado.
3. Incluso con una transmisión muy débil (por ejemplo, el 1%), es posible hacer un registro fotográfico, si la exposición es suficiente. La longitud de onda de corto límite puede por tanto depender de las condiciones experimentales, como pueden ser la sensibilidad de la emulsión, ó el movimiento del sujeto.
4. La palabra "vidrio" incluye varios centenares de productos, cada uno de los cuales posee su propia configuración química. Hay una gran variación en la transmisión UV de los objetivos fotográficos; un vidrio denso tipo "flint" puede tener un límite de corte de 380nm, mientras que los vidrios "crown" a menudo transmiten sólo a partir de 310nm.
5. Varias muestras de un vidrio óptico pueden variar ampliamente en su transmisión espectral; los valores que se citan en los libros, usualmente se refieren a las muestras de mayor calidad. Estos materiales son inapreciables para la espectrografía UV, pero no puede pretenderse que sean al mismo tiempo utilizables en tamaños suficientes o con igual calidad para componentes grandes, o el que sus propiedades físicas resulten satisfactorias para empleos en óptica. En el caso del cuarzo (SiO_2) existe notable diferencia entre el tipo sintético y el natural, notándose diferencias de valor entre 160 y 185nm; éste último es el valor más corrientemente aceptado.

A todo esto hay que añadir que los objetivos fotográficos están compuestos de varios elementos que pueden estar cementados o no. Estos objetivos suelen tener

una capa antirreflejante para las longitudes de onda correspondientes al visible pero no para el UV, dando como consecuencia pérdidas en la intensidad UV transmitida, no solo por absorción sino por reflexiones internas.

Filtros

En fotografía se utilizan dos tipos de filtros: filtros ópticos y filtros de partículas o de solución. Cada tipo actúa como un tamiz que permite el paso de ciertas porciones de energía o de soluciones e impide el paso de otras porciones.

Los filtros ópticos se utilizan principalmente para controlar la energía de exposición (longitudes de onda visibles, ultravioletas e infrarrojas; Kodak, 1988). Para la mayoría de los equipos de fotografía los filtros se fabrican con películas de gelatina, de acetato de celulosa, de plástico o de cristal. La gama más completa de filtros Kodak consta de película de gelatina coloreada de 0.1 mm de grosor. La uniformidad del grosor de los filtros de gelatina les confiere una calidad óptica excelente y los hace adecuados para trabajos de precisión.

Los filtros se identifican normalmente mediante números. El sistema más común es el que se utiliza para los filtros Kodak Wratten (Figura 22).

Factores de Filtro

Debido a que un filtro impide que una parte de la luz llegue a la película, para obtener resultados correctos debe aumentarse la exposición. La magnitud del aumento necesario en la película se expresa con un número llamado *factor de filtro*. Normalmente los factores de filtro correspondientes a diferentes películas pueden consultarse en tablas, como es el caso de los filtros de los colores primarios (azul, verde y rojo), no obstante es muy probable que muchos de los filtros que no son muy utilizados comercialmente no estén registrados en las tablas. Si esto ocurre debemos determinar la exposición correcta, ésta puede determinarse con uno de los tres métodos siguientes:

- 1) Lectura media general de la luz reflejada.
- 2) Medición de la luz reflejada por la superficie de una tarjeta gris de 18% de reflectancia.
- 3) Lectura de la luz incidente desde la posición del sujeto; en este caso se realiza una exposición utilizando esta medición sin filtro; a continuación se hace una serie de exposiciones a través del filtro, aumentando la exposición en 1/2 paso cada vez (se abre el diafragma la mitad cada exposición), hasta cuatro diafragmas más que la lectura original del exposímetro de la cámara; la exposición se varía cambiando la abertura del diafragma sin cambiar la velocidad de obturación. Se debe revelar y comparar las densidades obtenidas con

cada exposición contra la foto sin filtro. Se elige la foto que tiene una densidad general o promedio más parecida a la realizada sin filtro.

En la selección de filtros para efectos fotográficos lo más importante no es color del filtro, sino los colores que absorbe. Pocos objetos son azules, verdes o rojos puros; en la luz que reflejan los objetos suele haber proporciones variables de dos o los tres colores primarios.

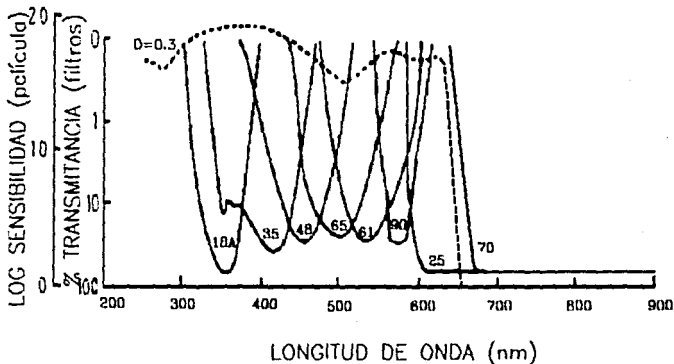


Figura 22. Curva de sensibilidad de la película Tri-X, comparada contra la transmisión de los filtros utilizados. Tomado de de Kodak (1978).

Fotografía en color

La fotografía en color está basada en la teoría de la tricromaticidad propuesta en 1802 Young (citado por Belloni-Cofler, *et al.*, 1990). Según ésta teoría, al ojo le bastan tres colores fundamentales para reproducir todos los demás: es decir le bastan el azul, el verde y el rojo. La acción de estos haces luminosos se conjuga con la retina, razón por la cual al sistema se le llama "aditivo". La aplicación de la tricromaticidad en fotografía, fue propuesta en 1869 por Cros, en el aspecto teórico y Ducos, este último realizó las primeras fotografías en color (Belloni-Cofler, *et al.*, 1990; figura 23).

Todas las películas son sensibles al UV y al azul, de aquí que, cuando colocamos un filtro 18A, estamos trabajando con la parte de la película que es sensible al UV y al azul.

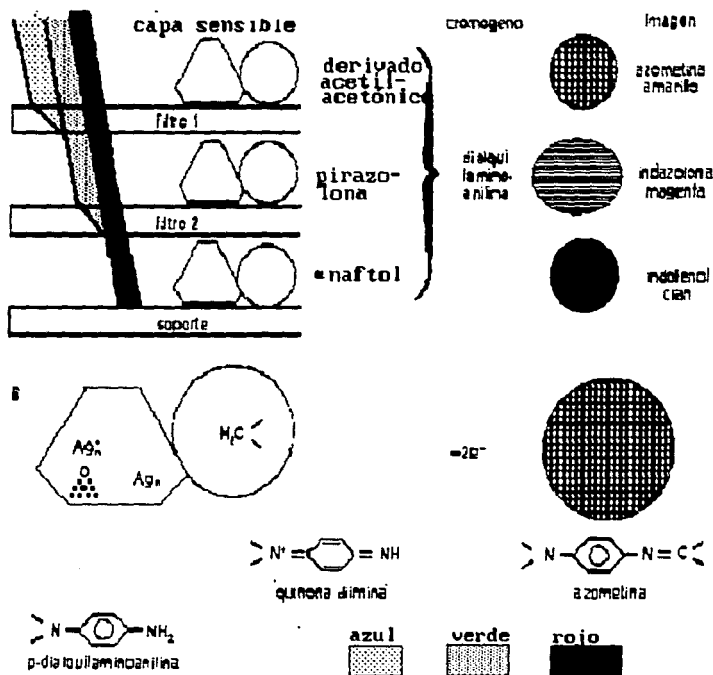


Figura 23. Fotografía en color. En una primera fase, las radiaciones precedentes de la imagen a reproducir se separan en los tres componentes rojo, verde y azul. Esta selección se realiza con tres capas fotosensibles superpuestas sobre un soporte transparente y separadas por filtros (arriba a la izquierda de la figura A). Estas tres capas pueden ser excitadas selectivamente por los fotones de los tres colores básicos. A cada cristal de bromuro de plata contenido en esta emulsión de multicapas le está asociado en la misma cáscara de gelatina, un acoplador. Este último constituye un depósito de moléculas específicas destinado a suministrar un color determinado. Para producir, por ejemplo, la azometina que colorea la imagen de amarillo, se emplea como acoplador un derivado acetilacetónico. La parte B de la figura, explica los diversos fenómenos que se producen durante el revelado por el procedimiento negativo /positivo. Tomado de Belloni-Coffler, et al. (1990).

Respuesta visual en el sistema humano

El ojo ve los colores de los extremos del espectro (el rojo profundo y el azul marino) como "oscuros" y los del centro (amarillo y verde) como "claros". Pero la respuesta cambia con la intensidad luminosa; primero, la idea de color claro se desvía desde el amarillo-verde hacia el verde-azul. Al final de una puesta de sol el verde-azul parece más luminoso que el rojo. Si la luminosidad sigue bajando, los receptores de color del ojo dejan de funcionar y empezamos a ver en blanco y negro. Cuanto más fuerte es la luz, tanto mayor es la sensibilidad de la vista a los colores; bajo un sol fuerte reflejan más luz y por eso parecen más coloridos.

Por tanto, el color de los objetos que nos rodean es efímero y cambia con la hora, con el tiempo, con la posición respecto a la dirección de la luz y con las propiedades de reflexión de los objetos mismos. Pese a ello, nosotros recordamos las escenas y situaciones como provistas de un color específico.

Todo lo anterior tiene que ver con la interpretación de lo observado para este trabajo tanto en el SVH como en el SVI, ya que ambos sistemas están siendo afectados por las condiciones expuestas naturalmente.

OBJETIVO

Dado que el grado de conocimiento de patrones UV y características de absorción UV en Leguminosas y en particular en el género *Phaseolus* es apenas incipiente (hay pocos datos, no existen, ó los que existen no están publicados), y los datos disponibles se restringen en general a géneros y especies europeas. El objetivo de este trabajo es el de registrar, por medio de técnicas fotográficas, si existe algún patrón UV que atraiga a los polinizadores hacia las flores de frijol. Ya que en el caso del complejo *Phaseolus coccineus*, las flores son morfológicamente similares y poseen una pigmentación (en el caso de las flores de color rojo) que visiblemente es similar, las diferencias entre las especies en el patrón UV floral y la pigmentación, adquieren gran importancia.

MATERIAL Y METODO

Los colores de muchas flores pueden ser examinados fotográficamente usando una serie de filtros fotográficos monocromáticos de banda amplia, como se muestra en la Tabla 3.

Tabla 3. Filtros utilizados en este trabajo, véase también la figura 23, que indica la transmisión del filtro. Tomado de Kodak (1978).

Nº de filtro	rango de transmisión	Color del filtro
Kodak Wratten 18A*	300-400nm	Negro
""35 (gelatina)	350-450 "	Púrpura
""47B "	400-510 "	Azul oscuro (primario)
""48A "	360-500 "	Azul oscuro
""98 "	380-500 "	Azul
""61 "	490-600 "	Verde oscuro (primario)
""65A "	410-560 "	Azul-verde
""90 "	540-@ "	Ambar-gris oscuro
""25 "	600-@ "	Rojo oscuro (primario)
""70 "	640-@ "	Rojo oscuro

* Únicamente existe en vidrio de 6mm de grosor.

@El filtro transmite más allá de los 900nm.

Para fotografía en color se utiliza película Kodak Ektachrome ASA 64, dadas sus características de saturación y buen balance del color. Para fotografía en blanco y negro se utiliza película Kodak Tri-X, por su velocidad y su sensibilidad casi uniforme sobre los rangos de visión tanto de insectos como de humanos. Se utilizaron tubos de extensión, fuelle (dependiendo del tamaño de la flor), un lente normal (50mm) y una cámara réflex de 35 mm. Los diafragmas utilizados (después de varias pruebas preliminares), en condiciones naturales de luz (luz ambiente) fueron 5.6, 8 u 11. Los tiempos de exposición fueron desde 1 segundo hasta 32 segundos, variando la exposición 1/2 paso en cada toma. La lectura de la foto normal (sin filtro), se realizó utilizando una tarjeta Kodak gris 18% (Kodak, 1979).

En las pruebas preliminares de laboratorio, se utilizó una lámpara de radiación UV manual (Ultra-Violet Products, Inc., modelo M-16), con una longitud de onda de 366nm, que ya no se ocupó en el trabajo de campo.

En el caso del objetivo utilizado en este trabajo (Yashica ML), se ha pedido, por escrito el límite de corte, directamente a la fábrica en Japón, sin que hasta la fecha haya respuesta. Sin embargo, la utilización del filtro 18A asegura la banda en la que se está trabajando, y los tiempos de exposición se obtuvieron utilizando este objetivo. Tanaka (1982), reporta el uso de un lente macro sin corrección UV.

Las escalas de grises son frecuentemente usadas por los fotógrafos, sin embargo, las escalas de grises estándares, que están comercialmente disponibles no reflejan adecuadamente a longitudes de onda menores de 400nm. De aquí que no son útiles para análisis cuantitativos en la parte del espectro visual del insecto. Por lo que se construyó una escala de grises siguiendo el método de Kevan *et al.* (1973), que puede ser usado a través de los espectros visuales tanto del insecto como del humano; su método es fácil, se requiere pintar diferentes mezclas (en polvo) de

óxido de magnesio (MgO) y carbón (C) en un coloide (albúmina de huevo que actúa como soporte de la mezcla) sobre un papel filtro (Watman N° 1).

Las sesiones fotográficas se realizaron de 2 formas, en la misma parcela, cabe aclarar que las subespecies cultivadas estaban muy cercanas dentro de la misma área de cultivo, con la subespecie silvestre:

- a) Directamente en la zona de cultivo.
- b) Colocando las flores en un fondo negro, en un lugar donde no había luz directa del sol (a la sombra), esto evita registrar en la fotografía sombras ó "artefactos", que pueden meter ruido en el análisis final de la fotografía.

Las sesiones fotográficas fueron a las 8:00, 12:00 y 16:00.

Se comparó el conjunto de sesiones (ya sea en blanco y negro ó color) a, y b, para seguir el ciclo de vida de la flor, de esta manera se puede registrar en el tiempo cuando la flor atrae más al polinizador y cuando ya no.

Los negativos se imprimieron en papel Agfa Brovira Speed grado 3, semi-mate, exponiéndolos en la ampliadora 8 segundos a f11 y revelándolos en Dektol (solución 1 a 9) durante 1 minuto.

Las sesiones de fotografía y observación en Nauzontla se han basado en el método descrito, cuando el clima así lo ha permitido. Se ha trabajado con 3 subespecies de *Phaseolus coccineus* (en adelante las especies serán referidas por iniciales *Phaseolus coccineus* subsp. *coccineus* "tecomari" = PCC "tecomari"; *P. coccineus* subsp. *coccineus* "ayocote" = PCC "ayocote"; *P. coccineus* subsp. *darwinianus* = PCD y *P. coccineus* subsp. *glabellus* = PCG):

PCC "ayocote"

PCC "tecomari"

PCD

PCG

Durante octubre y noviembre de 1989, también se aprovechó la floración de PCC "tecomari", que se encontraba en el Centro de Ecología de la UNAM, y de enero y febrero de 1990 se sembraron las diferentes variedades de frijol en el invernadero del Instituto de Biología de la UNAM a fin de controlar posibles visitas de polinizadores y/o robadores de néctar. De ésta última etapa, desafortunadamente no se pudieron obtener resultados debido a que entre marzo y abril de 1990, las plantas se contaminaron con hongos, debiéndose fumigar el invernadero, sacar y desechar el material.

Cuando ha de elegirse entre aberturas grandes, resoluciones altas y poca profundidad de campo, por una parte, o aberturas pequeñas, definiciones menores y gran profundidad de campo, por otra, el problema se resuelve a menudo cerrando

el diafragma para aumentar la profundidad de campo; pero, antes de hacer la elección, debemos considerar si:

- a) es necesario que todas las partes del objeto resulten detalladas.
- b) el aumento de profundidad de campo podría obtenerse mejor reduciendo el factor de ampliación de la cámara, compensándolo con una mayor ampliación al realizar una copia en la ampliadora. Esto tiene un límite de resolución, además de que el tipo de película cuando se amplifica demasiado la copia el tamaño de grano se muestra en la misma.

Si queremos obtener la máxima definición, debemos enfocar exactamente sobre el punto preciso; de lo contrario estamos desperdiciando profundidad de campo. No obstante en fotomacrografía hay otro elemento que juega un papel principal con el objetivo enfocado a infinito: **la distancia hiperfocal** (vease la descripción). En el caso de las flores de frijol, con su estructura tridimensional, se trató siempre de obtener la máxima profundidad de campo, por lo que los mejores resultados se obtenían situando directamente la escala de distancias del objetivo con la distancia hiperfocal y así se tenía enfocado desde la mitad de la distancia hiperfocal a infinito. Esto tiene la particularidad de proporcionar la máxima profundidad a cualquier abertura.

Debido a las condiciones de la zona de estudio, la película Tri-X tuvo que forzarse 2 pasos (llevarla hasta 1600 ASA) para tratar de evitar al máximo el movimiento de la flor causado por el viento, a este paso se le denomina subexposición; para compensar esto, durante el proceso de revelado hay que sobreexponer la película, todo esto afecta la curva característica de la película, es decir aumenta el contraste y el grano (Figura 24).

Para probar el papel indicador de la quilla se realizó un experimento simple para así probar la orientación del insecto al llegar a la flor, tal experimento consistió en eliminar la quilla de varias flores y registrar el comportamiento del insecto.

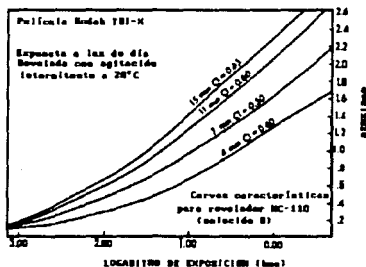


Figura 24. Efecto del sobreexponer en una película Tri-X, revelada con HC-110, solución B. Tomado de Kodak (1988).

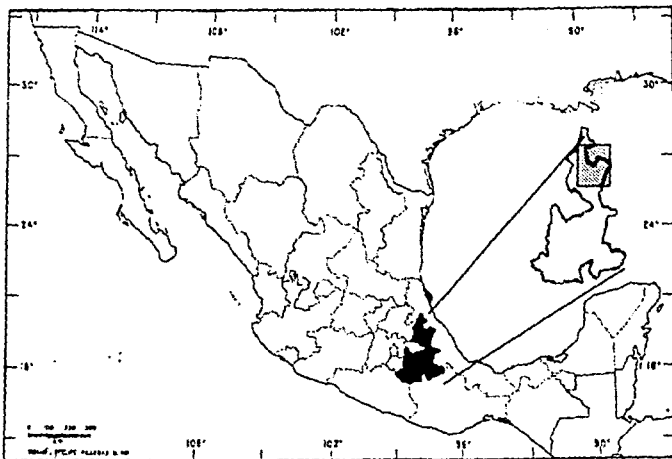


Figura 25. Mapa de localización de la zona de estudio en el estado de Puebla.

DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

Durante 1990 y 1991 se realizaron salidas al campo, al Municipio de Nauzontla, enclavado en lo que se conoce como la Sierra Norte de Puebla (Figura 25).

Fisiográficamente la Sierra Norte de Puebla corresponde a montañas y pie de monte de la Sierra Madre Oriental. Los ríos presentes en la zona son: Tuxpan, Cazones y Tecolutla. Los tipos de vegetación de acuerdo a un transecto NE-SW son: Selva alta perennifolia, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y bosques riparios. Los suelos son litosoles y ribosoles. Los rangos altitudinales presentes en la Sierra van de los 60 a los 2,700 msnm. Debido a lo anterior, los climas son: Am (cálido húmedo con lluvias en verano), Cm (templado húmedo) y Cw (templado subhúmedo con lluvias en verano) (García, 1973).

Nauzontla (cabecera municipal), se ubica a 1,500 msnm; 19°30 latitud N y 97°40 longitud W; con una temperatura media anual de 16°C y una precipitación media anual de 1,932 mm (Guadarrama y Hernández X., 1985).

Las actividades productivas se han agrupado en 6 subsistemas de producción de los cuales el principal es el denominado parcela de temporal; donde los principales cultivos son el maíz de la raza "tuxpeño" x "cónico", frijol enredador (*Phaseolus coccineus* subsp. *darwinianus*), frijol ayocote (*P. coccineus* subsp. *coccineus*), frijol mateado (*Phaseolus vulgaris*), papa (*Solanum tuberosum*); chilacayote (*Cucurbita ficifolia*) y calabaza de castilla (*Cucurbita pepo*) (Guadarrama y Hernández X., 1985).

Los otros subsistemas son: huerto familiar, uso de bosque, ganado de solar, pradera inducida y plantación de café.

Los ciclos de cultivo de maíz-frijol se dan en 2 épocas: enero - marzo, primer ciclo (ciclo de invierno); junio - julio, segundo ciclo (ciclo de verano), (Basurto, com. pers.). Las poblaciones cultivadas de las subespecies de trabajo se mantuvieron constantemente (se sembraban semillas) para tener poblaciones hasta la época de floración de la subespecie silvestre (octubre-enero).

La parcela de trabajo, localizada junto a un cerro, permitió la existencia de las subespecies simpátricamente de las 3 subespecies.

RESULTADOS Y ANÁLISIS

Visualmente las características florales (color, tamaño y movimiento) son importantes para una discriminación a larga distancia de las diferentes flores por los polinizadores. Por lo tanto, los colores florales como los insectos pueden verlos deben ser considerados junto con el contraste con el fondo (suelo, vegetación y cielo).

Se detectó un patrón UV preliminar en las flores del complejo *Phaseolus coccineus*, que se muestra en la figura 26.

En el complejo *Phaseolus coccineus*, la mayoría de los taxa infraespecíficos que presentan flores rojas y que se ven muy similares al ojo humano, tiene variaciones interesantes en los patrones UV. Se ha encontrado que todas las flores en la inflorescencia que aún no han madurado absorben UV, debido al hecho de que el estandarte en todos los taxa absorbe completamente el UV en ambas superficies y, hay una fuerte reflexión de UV en el margen del estandarte, cuando este se desdobra al abrir la flor.

La variación de color infraespecífica podría ser el resultado de una selección para la constancia del polinizador en interacciones interespecíficas, aunque las observaciones de campo y los patrones UV registrados prueban lo contrario; entre los insectos que son polinizadores en la zona de estudio, hay que destacar a los abejorros *Bombus pullatus* Franklin y *Bombus ephippiatus* Say., como polinizadores constantes de las especies *PCC*, *PCD* y *PCG* (Sousa-Peña, en preparación; figuras 27 y 28).

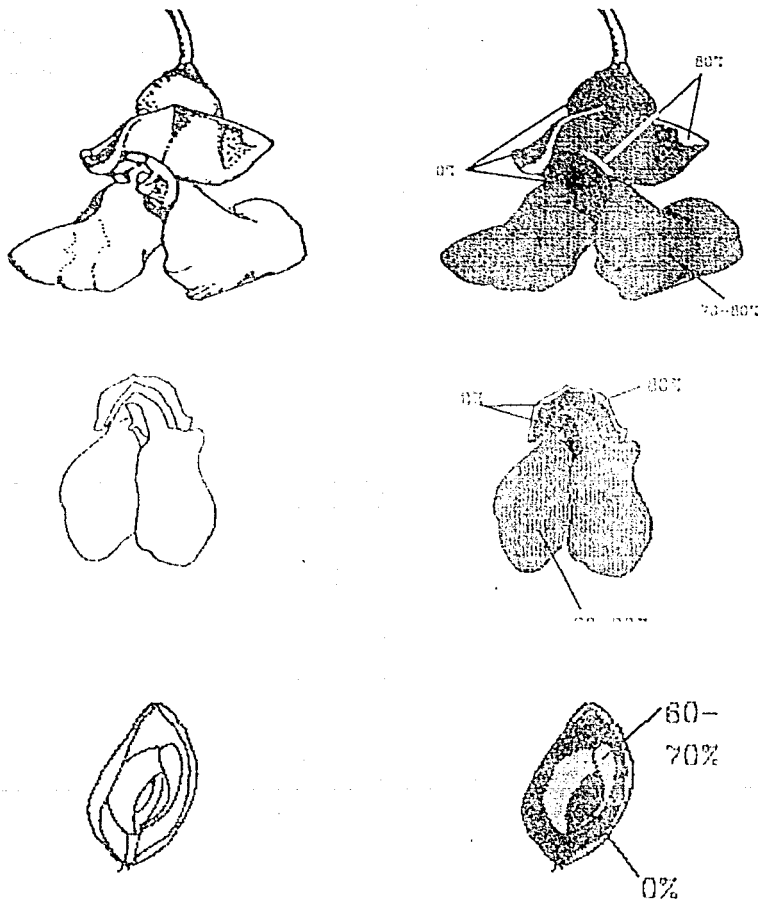


Fig . 26. Diagrama de *Phaseolus* para indicar los patrones UV (figuras del lado derecho, vease tambien las fotos 7 a10). Las dos figuras superiores (la figura superior izquierda fue tomada de Delgado, 1985), no corresponden al complejo *P. cockineus*, pero se utilizaron para comparaci3n con *PCD*, figuras centrales y *PCG* figuras inferiores.



Figura 27. Fotografía de *Bombus ephippiatus* Say, sobre PCC "ayocote"; la flecha indica la posición donde le pega el estigma al insecto, note también la tensión del ala izquierda (que no es la de aterrizaje) cuando llega un insecto "pesado".



Figura 28. Fotografía de *Apis mellifera* sobre PCD, las figuras alargadas (flecha superior) son trips, visitantes muy comunes en todas las flores del complejo *P. coccineus*.

Datos proporcionados por Sousa-Peña *et al.*, (1990), y observaciones propias en el campo, sobre la cantidad de flores rojas y blancas de *PCC* "tecomari", visitadas por un polinizador específico (*Bombus pullaus*) no muestran gran diferencias en la discriminación de las visitas entre una flor blanca y una roja, esto es, el polinizador puede ir de una flor de un color a otra de otro color indiscriminadamente de tal manera que la información que está recibiendo el polinizador no muestra una variante de color en el SVI (Gráfica 2).

Las sesiones fotográficas se dividieron en tres partes a lo largo del día (véase metodología) para cubrir la llegada de los polinizadores a la flor (8:00) contra la menor cantidad de luz UV del ambiente a esa hora; después de las 12:00 decrece el número de polinizadores (factor debido al incremento a la temperatura y a que los insectos no pueden perder calor), pero hay una cantidad y calidad uniforme de todos los componentes de la luz, incluido el UV; alrededor de las 16:00 la cantidad de luz UV es mayor, pero a esta hora es raro encontrar polinizadores, hay que tomar en cuenta también que la flor ya no produce néctar a esta hora.

La tabla 4 agrupa a los diferentes visitantes de las flores del complejo *Phaseolus coccineus* y la función que desempeñan en cuanto a polinización:

Tabla 4. Visitantes de Flores del complejo *Phaseolus coccineus* y la función y/o localización en la flor

	deprimen el ala	dentro de la quilla	robo de polen o néctar
colibríes	+++	-	-
trips	-	+++	+++
lepidópteros	-	-	+++
dípteros	-	-	++
abejas chicas	+	-	+
abejas medianas	++	-	+
abejorros	+++	-	-

Las fotografías 1 a 3, son panorámicas de una población de *PCG* y muestran lo siguiente:

- 1) Foto (1) normal (sin filtro)
- 2) Foto (2), con filtro 18A (UV); las flechas **A** y **C** indican una flor de *Lopezia* sp. (Onagraceae), mostrando fuerte reflexión UV; las flechas **B** y **G**, muestran flores de *Bidens* sp. (Asteraceae), con una gran marca guía ("ojo de buey", McCrea y Levy, 1983), mostrando reflexión en las puntas de los pétalos, características presentes en varias flores de especies de la familia Asteraceae (note también la flor que está detrás de la inflorescencia de *PCG* marcada con la letra **D**); las flechas **D** y

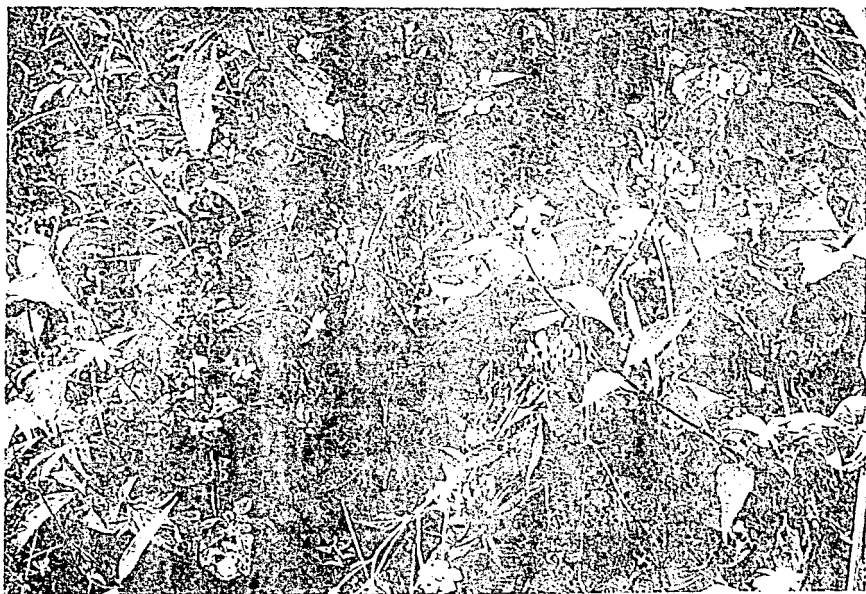


Foto 1. Panorámica de una población de *PCG*, normal (sin filtro).

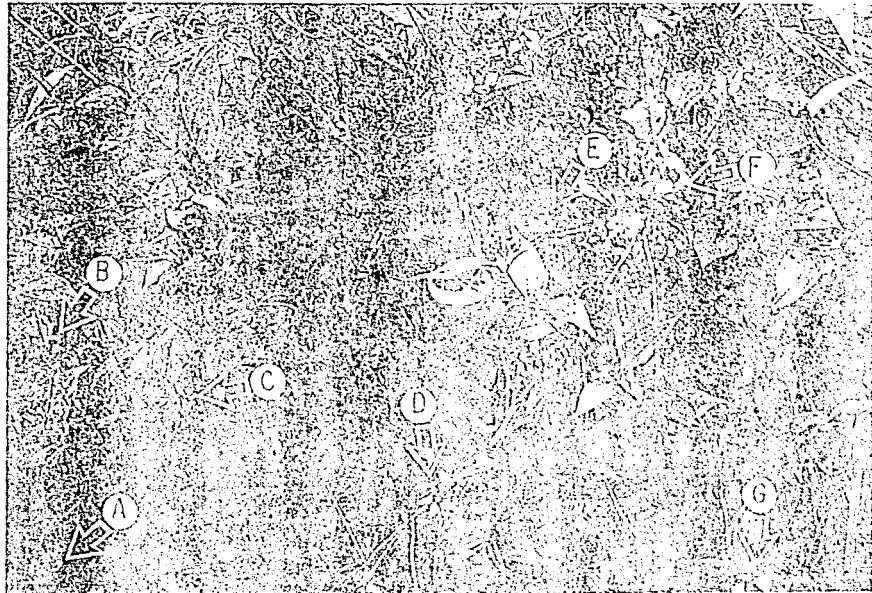


Foto 2. Panorámica de una población de *PCG*, con filtro ISA.

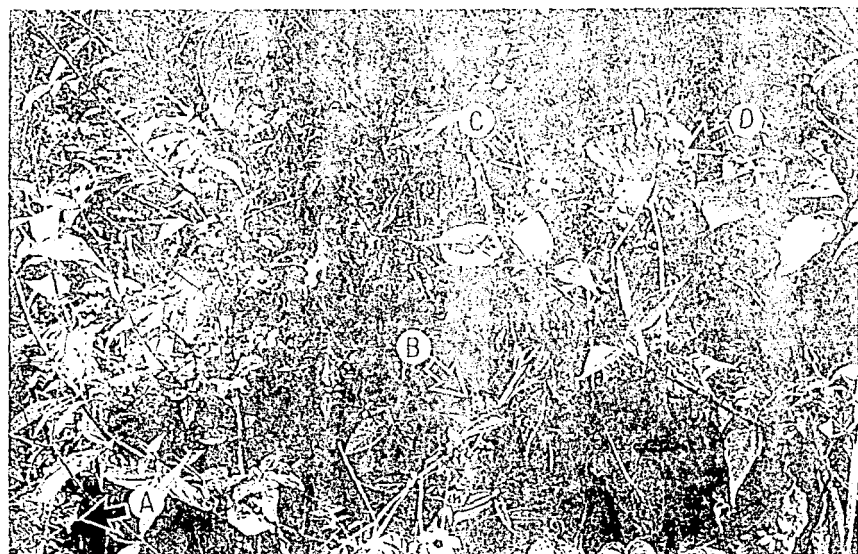


Foto 3. Panorámica de una población de *PCG*, con filtro 35.

F muestran inflorescencias de *PCG*, se removió el estandarte en **F** para mostrar la reflexión interna de la flor, notese la reflexión que mantienen las alas a larga distancia, y el contraste de la inflorescencia en general con la vegetación del fondo; la flecha **E**, indica la zona donde debe estar *Wedelia* sp. (Asteraceae), en esta zona de otras flores que no reflejan UV.

- 3) Foto (3), con filtro 35 (púrpura); la flecha **A** indica la reflexión que mantiene *Lopezia*; las flechas **B** y **C** muestran la reaparición de las flores que no aparecen en la fotografía anterior; la flecha **D** muestra la inflorescencia de *PCG*; las flores de *Bidens*, mantienen su patron de absorción y reflexión, aunque la marca es más tenue con este filtro.

Las fotografías 4 a 6, son panorámicas de una población de *PCC* "ayocote" muestran lo siguiente:

- 1) Foto (4) normal.
- 2) Foto (5), con filtro 18A (UV); las flechas señalan inflorescencias de *PCC* "ayocote", y su contraste contra el fondo, es decir, el estandarte y las alas reflejan, mientras la quilla absorbe UV, note que algunas hojas estan movidas, debido al prolongado tiempo de exposición.
- 3) Foto (6), con filtro 35 (púrpura); se mantiene más o menos el mismo patrón.

Resumiendo las diferencias entre los tres filtro encontramos que las asteraceas al parecer presentan un sistema de atracción mayor para el polinizador (tamaño y forma) que lo que tienen las demás flores e inflorescencias que aparecen en las fotografías, aunque claro, esto está en función de que tanta recompensa le ofrecen las inflorescencias de una u otra parte.

Las fotografías 7 a 10 muestran las características comparativas de las tres subespecies del complejo *Phaseolus coccineus*. La línea punteada encierra la visión tricromática de la abeja (y/o abejorro) y la línea continua la visión tricromática en el sistema humano. Las dos flores de la parte superior izquierda pertenecen a *PCD* de color lila (**A**) y blanca (**B**); las dos flores de la parte superior derecha pertenecen a *PCG* de color rojo escarlata con alas rosadas (**C**) y alas blancas (**D**); la flor inferior izquierda es de *PCC* "ayocote" flor roja (**E**) y la inferior derecha es de *PCC* "tecomari" flor roja (**F**). La foto 7 tomada con el filtro 18A muestra una fuerte reflexión del borde del estandarte para todas las subespecies, comparando la reflexión con la tarjeta de grises (construida según Kevan, 1972), la reflexión de esa zona se acerca al 90%; las alas muestran también reflexión, aunque esta es de alrededor del 20% para el caso de **C**, **D** y **E**, alrededor del 10% en el caso de **A** y **B** y alrededor del 40% para **F**; el estandarte absorbe fuertemente para las diferentes subespecies; la quilla refleja un 20% para el caso de **A** y **B**, pero para las demás subespecies absorbe completamente.



Foto 4. Panorámica de flores de PCC "ayecote", sin filtro.

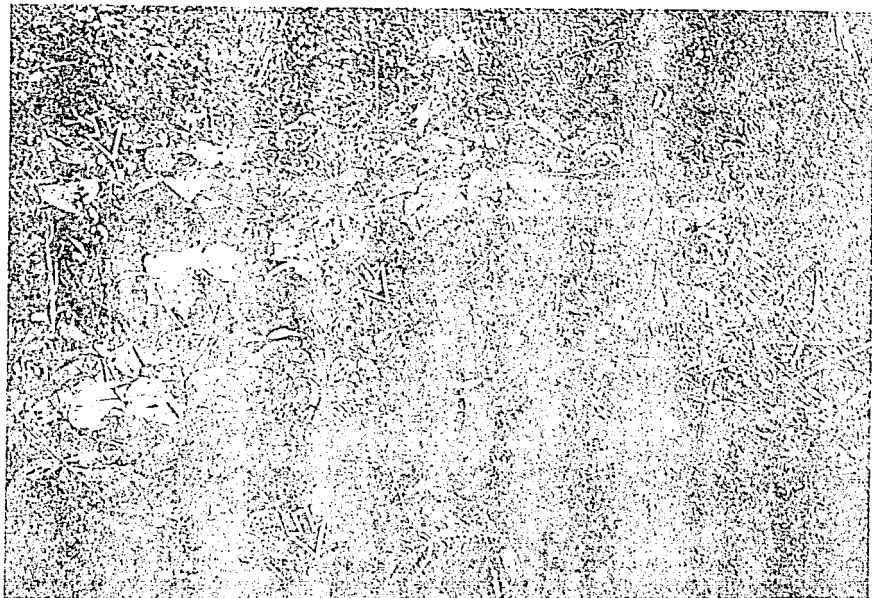


Foto 5. Panorámica de una población de PCC "ayocote", con filtro 18A.

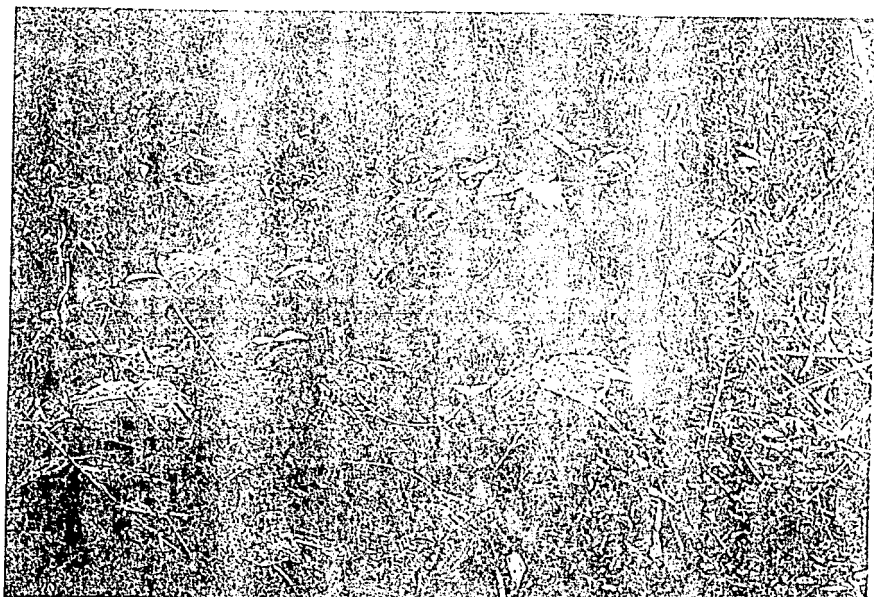


Foto 6. Panorámica de una población de PCC "ayocote", con filtro 35.



Fotografías 7 a 10. La línea punteada encierra la visión tricromática de la abeja, por comparación, la línea continua encierra la visión humana. A=*PCD* (flor lila); B=*PCD* (flor blanca); C=*PCG* (alas rosadas); D=*PCG* (alas blancas); E=*PCC* "ayocote"; F=*PCC* "tecomari"

La foto 8, tomada con el filtro 35 (púrpura), nos da información de las zonas antes mencionadas, destacando un aumento de reflexión de las alas para el caso de **A y B** de alrededor del 30% y del borde del estandarte 40% para los mismos casos; la quilla para **A y B** presentan una reflexión de alrededor del 30%; en este caso hay una completa absorción para las demás subespecies, en todas las partes.

La foto 9, tomada con el filtro 61 (verde), define bastante bien la estructura tridimensional de la flor (alas, estandarte y un poco el interior del estandarte); el borde del estandarte, para el caso **A y B** la reflexión es cercana al 80%, llegando incluso a homogeneizarse en tomo con el resto del estandarte; para **C y D** es de alrededor del 30%; para **E y F** es de alrededor de 40%; las alas para **A y B** reflejan casi el 100%; para **C** es de 50%, para **D** es de 60%, para **E** es de 40% y para **F** es de 30-40%; la quilla refleja para **A y B** casi el 100%, para **C y D** es de alrededor del 30%, para **E** es del 50% y para **F** es del 30%.

La foto 10, tomada con el filtro 25 (rojo), esta en la zona que ya no es visible para el insecto, pero proporciona el volumen de la flor en el sistema de visión humana; el borde del estandarte para **A y B** refleja cerca de 100%, para **C y D** cerca de 90%, para **E y F** cerca del 80%; las alas para **A y B** reflejan 100%, para **C** reflejan 100% y para **D** 90%, para **E y F** reflejan casi el 100%; el estandarte para **A y B** refleja entre 70 y 80%, para **C y D** 80%, para **E y F** 70%.

Comparativamente las fotos 7 y 8 en el caso de *PCD* con flores lilas y rojas no muestran diferencias para el polinizador, esto es, el polinizador las ve similares, no hay diferencia en cuanto al color y/o tono, de acuerdo a como lo capta el SVI; esto apoya la teoría de que un polinizador puede viajar indiscriminadamente hacia flores (dentro del complejo *Phaseolus coccineus*) que en el SVH son diferentes, pero no lo son para el SVI. Si comparamos **E** contra **F** de las fotos 7 y 9, encontramos diferencias en tonos (recuerdese que ambas son de color rojo), diferencias que no existen en la foto 10, comparando las mismas flores.

Como contraparte, las tablas 5 a 8 agrupan las partes florales y la cantidad de absorción UV, azul y verde del SVI.

Tabla 5. Comparación de la absorción UV de las diferentes partes florales del complejo *Phaseolus coccineus*.

	Botón	Estandarte	Alas	Quilla
<i>PCC</i> "ayocote"	+++++	++	++	++
<i>PCC</i> "tecomari"	+++++	+++++	+++	+++
<i>PCD</i>	+++++	+++	++	++
<i>PCG</i>	+++++	+++++	++	+++

+++++ = Absorción completa; ++++ = Absorción entre 60 y 80%; +++ = Absorción entre 40 y 60%; ++ = Absorción entre 20 y 40%; + = Absorción menor de 20%

Tabla 6. Comparación de la absorción con el filtro 35 (púrpura).

	Botón	Estandarte	Alas	Quilla
<i>PCC</i> "ayocote"	++++	++++	++++	++++
<i>PCC</i> "tecomari"	++++	++++	++++	++++
<i>PCD</i>	++++	++++	++	+++
<i>PCG</i>	++++	++++	++++	++++

Tabla 7. Comparación de la absorción con el filtro 61 (verde)

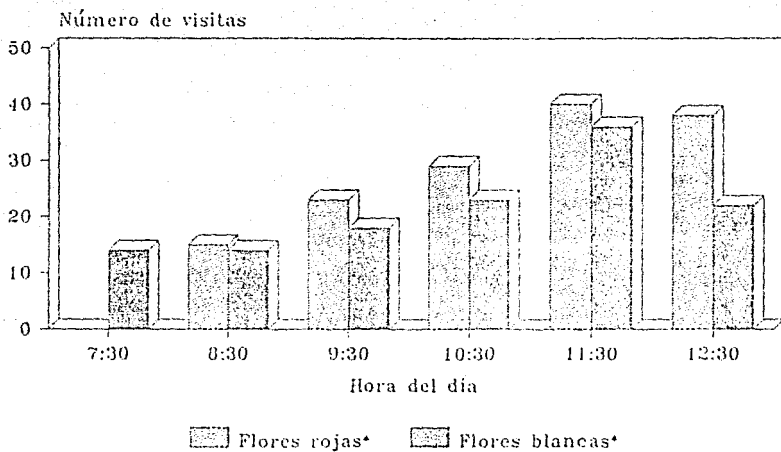
	Botón	Estandarte	Alas	Quilla
<i>PCC</i> "ayocote"	++++	++++	+++	+++
<i>PCC</i> "tecomari"	++++	++++	+++	+++
<i>PCD</i>	+++	++	+	+
<i>PCG</i>	++++	++++	++	++++

Tabla 8. Comparación de la absorción con el filtro 25 (rojo)

	Botón	Estandarte	Alas	Quilla
<i>PCC</i> "ayocote"	+	++	-	++
<i>PCC</i> "tecomari"	+	++	-	+++
<i>PCD</i>	+	+	-	+
<i>PCG</i>	+	+	-	+

Si comparamos la información presentada en las tablas 4-6 y lo adecuamos como mecanismo de atracción, obtenemos lo siguiente: el botón (o sea el envés del estandarte o la flor sin abrir), no presenta atractivo para el polinizador, en lo que a mecanismo de recompensa se refiere; el borde del estandarte es una estructura de atracción muy fuerte para el polinizador; las alas funcionan como plataforma de aterrizaje para el polinizador; pero la absorción de la quilla, contrastando contra el fondo del estandarte es la estructura que le indica al insecto por donde y como debe llegar.

Las fotografías 11 y 12 muestran un acercamiento de una flor de *PCC* "tecomari", a la izquierda (11) una foto normal y a la derecha (12) una foto con filtro 18A, note la reflexión del borde del estandarte y de las alas, y la fuerte absorción de la quilla.



* Cada color corresponde a una planta.

Gráfica 2. Proporción de flores rojas y blancas visitadas por *Bombus pullatus* a lo largo del día en PCC "tecomari". Tomado de Sousa-Peña *et al.*, 1990.

Las fotografías 13 y 14 muestran un acercamiento de una flor de *PCD*, a la izquierda una foto (13) normal y a la derecha (14) una foto con el filtro 18A, note de nuevo la reflexión del borde del estandarte y de las alas, pero hay un cambio en cuanto a la absorción de la quilla, es decir, la quilla no absorbe tanto como en *PCC* "tecomari".

Las fotografías 15 y 16 muestran un acercamiento de una flor de *PCG*, la foto 15 sin filtro y la 16 con filtro 18A, note la fuerte reflexión de las alas (comparese con la fotos panorámicas 1 a 3).

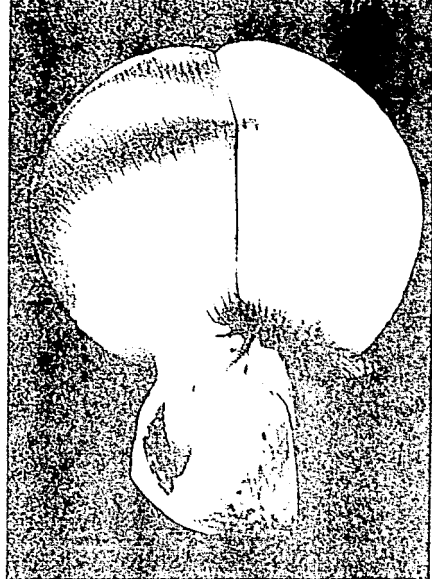
Para comprobar el contraste del fondo natural contra la flor, las fotografías 17 a 20, señalan este efecto. Con una inflorescencia de *PCD*. La foto 17 muestra una foto normal; la foto 18 se tomó con el filtro 18A, note el contraste del fondo brillante con la inflorescencia; se removió el estandarte de una flor vieja para mostrar la absorción de la quilla (flecha).

De lo registrado para *PCG*, se ha encontrado que:

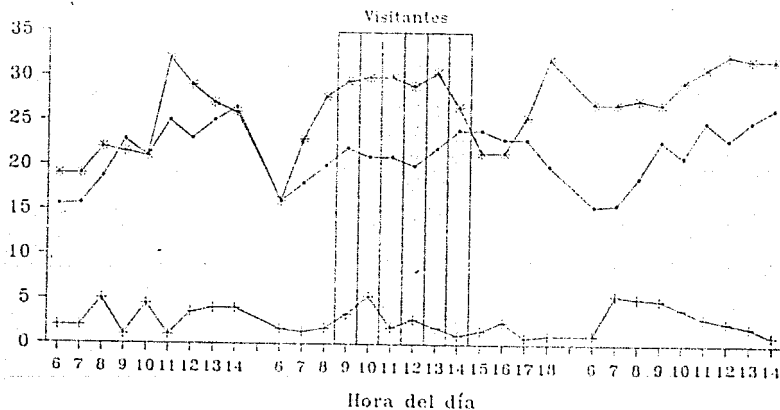
- a) la primera señal para el polinizador la dan las alas ya que éstas reflejan UV y el envés del estandarte lo absorbe.
- b) el polinizador a primera instancia no puede ver la quilla, debido a la forma de la flor, por lo que tiene que llegar a estar enfrente de la flor para poder entrar a ella (ver foto de descripción).
- c) el ala izquierda de la flor, junto con el enrollado de la quilla, tapan u obstruyen la entrada del polinizador por este lado.
- d) la indicación de acceso a los nectarios, de nuevo, lo da la quilla.
- e) la posición de la inflorescencia presenta las flores siempre en la misma posición, siempre hacia el frente, ya que atrás tiene la cubierta vegetal.
- f) en el lugar donde crece *PCG* ocurre una elevada competencia por los polinizadores (veanse fotos panorámicas 1 a 3), *Amicia zygoteris* DC. (Fabaceae) (fotos 21 y 22) entra en floración, casi al mismo tiempo que *PCG* y su patrón UV es más remarcado, de hecho, se ha observado que cuando *A. zygoteris* comienza a entrar en floración, la llegada de polinizadores a *PCG* es escasa o nula. Las especies entran en competencia por el recurso, en este caso el polinizador (*Bombus*).

En ocasiones, el abejorro, sin razón aparente alguna después de sobrevolar una flor decide evitarla y mudarse a otra. Las bases de estas decisiones apuntan a la percepción del abejorro, el cual capta señales que aportan información sobre la concentración de néctar existente en ese momento en la flor (Pleasants, 1989).

Los cambios de coloración dependientes del tiempo (por ejemplo, aquellos que ocurren a lo largo de la vida de la flor) pueden ocurrir en las flores en las cuales



Fotos 21 y 22. *Amicia zygoensis*, a la izquierda, foto normal, a la derecha con filtro ISA; note el crecimiento de la gufa nectaria en la base del estandarte.



— Temperatura (°C) —+— Cantidad (microl.) - - - % azúcar

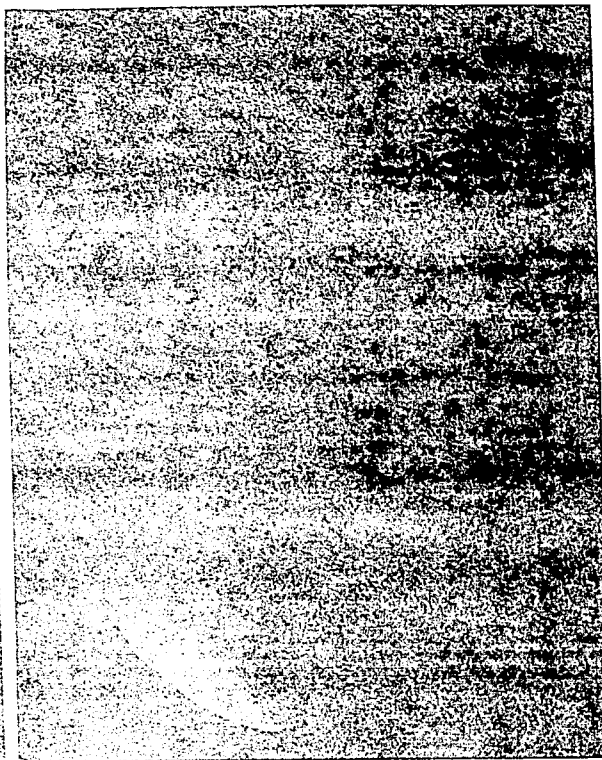
Gráfica 1. Variación en el néctar a lo largo de la vida de una flor de PCC "ayocote". Tomado de Sousa-Peña *et al.*, 1990.



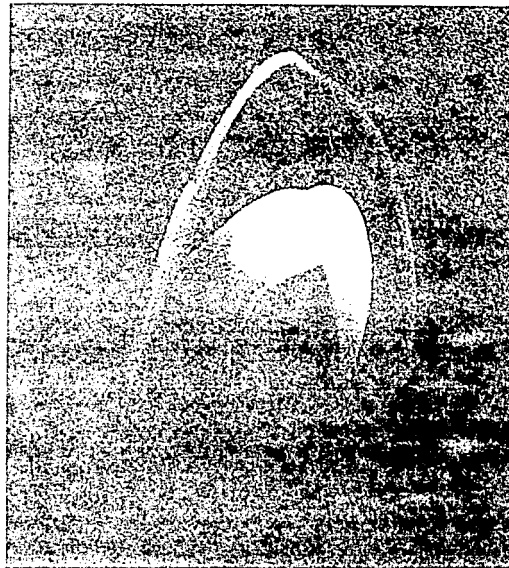
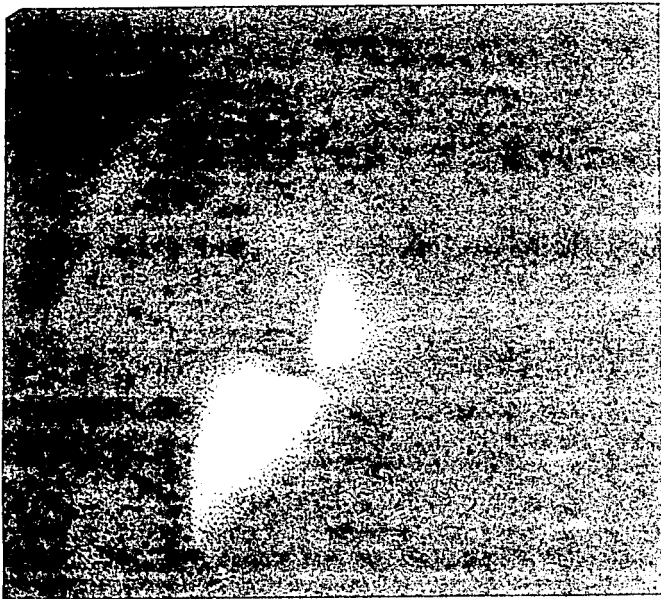
Foto 11 (izquierda) y 12 (derecha) de PCC "iscomari", la foto 11 es la foto normal (sin filtro) y la 12 es la foto con el filtro 18A. La barra equivale a 2cm.



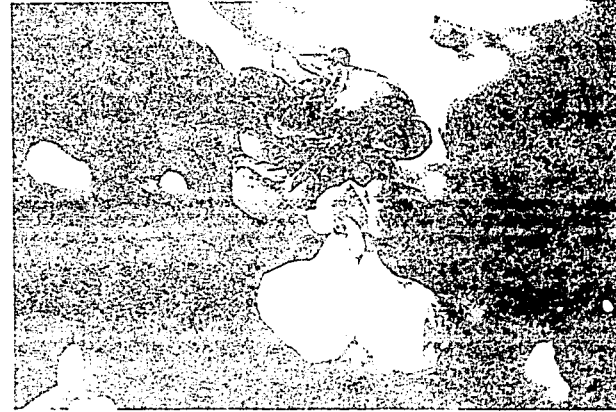
Foto 11 (izquierda) y 12 (derecha) de PCC "tcomari", la foto 11 es la foto normal (sin filtro) y la 12 es la foto con el filtro 18A. La barra equivale a 2cm.



Fotos 13 y 14, de *PCD*, la foto 13 es la foto normal, la 14 es con el filtro I.A.



Fotos 15 y 16 de PCG, la foto 15 es la normal, la 16 es con el filtro 13A.



Fotos 17 a 20 de PCD. Se removió el estándar de una flor (flecha) en cualquiera de las fotos 12, 14 y 16; observe el contraste de la flor contra el fondo natural. Foto 17, normal; foto 18, con filtro 13; foto 19, con filtro 35; foto 20, con filtro 61.

no llega a darse la polinización, o el polen que llega no era viable, o simplemente no hubo visitas de polinizadores (factor debido a robo o evaporación de néctar). En contraste, los cambios florales inducidos por la manipulación de los polinizadores y por los cambios intrínsecos de la polinización pueden llegar a beneficiar a la planta en varios factores. Gori (1989), propone que el cambio en la coloración puede beneficiar a la planta en dos vías:

- 1) por dirigir al polinizador hacia la recompensa (néctar) que le ofrece la flor; el cambio puede incrementar la eficiencia del forrajeo del polinizador, con el consecuente resultado de que el polinizador visite más flores antes de abandonar la planta.
- 2) por dirigir a los polinizadores hacia las flores receptivas, el cambio de color puede prevenir la llegada de polen a una flor que ya fue polinizada, evitando así que éste polen se desperdicie sobre estigmas no receptivos.

Feinsinger (1984), propone que los animales que buscan carbohidratos en el néctar intentan maximizar la admisión de energía mientras minimizan el gasto de energía, esto es, para obtener la mayor cantidad de carbohidratos con el mínimo de movimiento, aún cuando su ruta de forrajeo pueda incluir flores de diferentes especies.

Sousa-Peña (com. pers.), indica que la variación del néctar a lo largo del día, coincide con la mayor cantidad de visitas de polinizadores en el mismo lapso, esto es, la producción máxima de néctar (medida a partir de las 6:00 AM, hasta las 18:00 PM), coincide en tiempo con la mayor cantidad de visitas del polinizador (situación que se da entre las 8:00 AM y 13:00 PM) (Gráfica 1). Precisamente a temprana hora, la cantidad de radiación UV que hay en el ambiente es escasa, elevándose a lo largo del día hasta alcanzar el máximo casi al atardecer. Esto nos indica que el polinizador es capaz de responder a este estímulo del medio, poca cantidad UV, utilizando su mayor efectividad precisamente en esta zona (Langford, 1983; figura 18).

Kalin-Arroyo (1981), ha sugerido que la unidad funcional de polinización en la subfamilia Papilionoideae es generalmente la flor individual. Así, en una típica flor papilionada, el estandarte está asociado únicamente con la atracción; la quilla sirve para proteger a la columna estaminal; y las alas, junto con la quilla actúan como una plataforma de aterrizaje para los polinizadores.

No obstante, en este trabajo se encontró que el papel que juega la quilla en *Phaseolus*, en particular en el complejo *Phaseolus coccineus* es doblemente importante por los siguientes factores:

- 1) En las fotografías panorámicas (4 a 6) las flores de PCC "ayocote" la flor contrasta contra el fondo, y la quilla (que aparece negra en la fotografía) contrasta dentro de la flor con las alas y el estandarte, es decir absorbe UV.

- 2) A la pregunta de por qué *Bombus* (por ejemplo) siempre llega por el ala derecha de la flor, siendo que también podría llegar por el izquierdo; la quilla juega aquí el papel de guía, es decir es la "señal" que le da al insecto la indicación de por donde debe de entrar; mucho de esto implica la forma de la quilla (la espiral recostada un poco a la derecha, lo cual, pensando antropocéntricamente haría la vez de flecha indicadora) y la absorción UV que posee, lo cual le indicaría al insecto la presencia de nectarios muy próximos a esta parte. La quilla contrasta contra el estandarte lo cual es fácil de discriminar para el insecto a corta distancia.

Los resultados del experimento de cortar la quilla de algunas flores de PCC "ayocote" presentaron dos resultados interesantes:

- 1) El insecto llegó en algunas ocasiones por el ala derecha de la flor; lo que supone que la abeja ya había visitado antes una flor de frijol y que "reconocía" la forma anteriormente visitada; Menzel y Erber (1978) reportan que la memoria de las abejas en relación con sus fuentes de alimentación, es altamente estable y además durable.
- 2) El insecto llegó a la flor justo por el centro, sin saber cómo manejar la flor, se sostenía sobre el estandarte y, en muchos casos, tenía un fácil acceso a la recompensa. Después de la visita de algún abejorro, la flor quedaba prácticamente desecha, ya que la quilla también sirve de soporte a todo el sistema de la flor (alas, protusión del estigma, etc.).

Desafortunadamente muchos estudios de reflexiones UV de flores, o partes florales, no están plenamente cuantificadas y su discusión puede ser engañosa, especialmente porque se considera al UV sin hacer referencia a los demás colores primarios del insecto.

Frolich (1976) sugiere que las sombras son menos conspicuas en el UV y que la iluminación en la sombra es más o menos complementaria en tono a las partes que absorben UV en la planta. Esta sugerencia es algo engañosa ya que el color de la sombra es dado por el fondo en el cual está puesta la parte sombreada. La luz en la sombra, está relativamente enriquecida con UV, pero aquí pueden no existir los colores complementarios. De hecho, los insectos pueden adaptarse a los cambios fóticos del medio ambiente y presumiblemente ven los colores tan bien en la sombra como en la luz directa del sol (Menzel, citado por Kevan, 1979).

CONCLUSIONES

Es necesario investigar más, tanto para elucidar los patrones de variación en las características florales UV, como para determinar las vías en las cuales esto afecta las funciones florales y las interacciones entre las especies.

Las horas de toma de fotografías (8:00) coincidieron con la menor cantidad de luz UV en el día contra la mayor percepción del insecto en esa zona del espectro, lo que indica que el polinizador utiliza su mayor sensibilidad en esta zona para compensar la escasa radiación UV en esas horas del día.

El color de las flores es utilizado a menudo como un carácter taxonómico, pero el sistema de colorimetría SVI que sugiere Kevan (1972, 1978), no ha sido utilizado para estos fines. Eisner *et al.* (1973) mostraron que los patrones UV se conservan aún en los ejemplares de herbario, aunque hay que recalcar que la naturaleza real de los pigmentos responsables de la reflexión y absorción UV sólo puede obtenerse de flores frescas; más aún, Horovitz y Cohen (1972) han sugerido que las diferencias en las reflexiones UV entre especies relativamente cercanas (Brassicaceae) pueden ser muy útiles taxonómicamente.

El conocimiento de la conformación bioquímica en pigmentos florales y su distribución en las flores ha ido incrementándose.

La absorción con los diferentes filtros dan evidencia de cambios indicativos para el insecto. Conforme envejece la flor (aunque el cambio de color no se perciba en el SVH), el polinizador es capaz de detectar estos cambios, debidos a la oxidación de los flavonoides. Si se observa la flor vieja (marcada con la flecha en las fotografías 17 a 20) en la fotografía, esta se confunde con el resto de la inflorescencia y/o vegetación, es decir, aparentemente se pierde de vista para el insecto.

Las escenas que percibe un polinizador entre los diferentes cultivares (*PCC* "tecomari", *PCC* "ayocote" y *PCD*), y un silvestre (*PCG*), son bien diferentes. Esto, porque en un cultivo principalmente existe el frijol (recuérdese que el maíz se dobla y se deja secar, con lo que emerge la floración del frijol), de tal manera que la información que percibe el polinizador es constante en el sentido de que, cuando viene volando, puede detectar el color "continuo" y casi único, de un tipo de flor, que en ese momento están en floración dentro del cultivo. En el caso de las poblaciones silvestres, el panorama cambia, dado que el polinizador percibe información sobre formas y colores bien contrastantes de varias especies (Fotos 1 a 3).

Los patrones UV se pueden utilizar como caracteres taxonómicos; por lo tanto, se debe seguir investigando sobre esa misma línea, son importantes en varios aspectos:

- a) los cambios morfológicos y fisiológicos en los patrones de coloración floral que siguen a la polinización, inhiben la visita de las abejas.

- b) les confieren a las flores un patrón de color definitivo para el polinizador. Dado que la cantidad de estos patrones es extensa, esto probablemente sirva para delimitar una subespecie de otras que se encuentran en floración en la misma zona (Daumer, 1956). En el caso de floraciones relativamente cercanas y simultáneas, la especificidad del polinizador podría ser que mantenga hasta cierto punto la integridad de la especie (no necesariamente el 100%) aún en ausencia de otros mecanismos de aislamiento.
- c) sirven para reconocer cualquier otro patrón de color uniforme (en el SVH), haciendo esto más conspicuo para las abejas y abejorros.

El patrón UV encontrado para las dos subespecies cultivadas *PCC* ("ayocote" y "tecomari") y *PCD* es muy similar, aunado a la morfología de la flor (el polinizador recuerda las formas y los patrones en el tiempo y el espacio) y al registro de las visitas de un mismo polinizador hacia una u otra variedad en un mismo viaje sugiere la permanencia dentro del complejo de estas subespecies.

El patrón UV presentado por la subespecie silvestre (junto con otras características, por ejemplo morfología, sistemas de reproducción, análisis electroforéticos, etc), puede ayudar a darle una nueva categoría taxonómica a esta subespecie. es decir, debe ser considerado como un taxón fuera del complejo *Phaseolus coccineus*.

RECOMENDACIONES PARA TRABAJOS POSTERIORES

Siguiendo las conductas del polinizador (*Bombus pullatus*, por ejemplo), se sugiere realizar análisis de flores visitadas para ver los posibles cambios morfológicos y/o ver si existe un cambio en la simetría de la flor que pueda ocasionar cada visita del polinizador a la flor.

Dado la dificultad para trabajar en el campo, y sobre todo en un lugar con alta humedad, vientos variables y casi constante precipitación, se sugiere trabajar con una población de control en invernadero; lo interesante de esto sería evaluar posibles cambios en los patrones UV de la flor, dado que en la zona de estudio existe una constante de sembrar el frijol junto con el maíz. Se tendría que utilizar un radiómetro para saber la cantidad de radiación UV que hay en determinada zona. Sin embargo hay que tomar en cuenta otros factores limitantes entre los que destacan:

- 1) La dificultad para conseguir el filtro 18A, tanto en el país como en el extranjero.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- 2) El elevado costo de los materiales (por ejemplo un filtro de transmisión UV de cuarzo, para una cámara Nikon, llega a costar hasta 33 millones de pesos), además de película y papel para impresión.
- 3) La fijación casi exclusiva en la presencia o no de reflexión UV, esto es si existe reflexión UV la flor en sí ya es interesante (como en el caso de las flores de Asteraceae), si no existe reflexión, aún y cuando los demás filtros que caen en el sistema tricromático del insecto estén dando indicios de atracción para el polinizador, no hay interés en la flor.

También es evidente que el insecto responde a los demás estímulos, que en este trabajo se han mencionado, y que se sugiere para trabajos posteriores:

- a) El tamaño de la flor: no está muy investigado, es decir, no existen estudios cuantitativos ni tan rigurosos como los que hay para el color.
- b) La inflorescencia en conjunto puede ser una unidad atractiva para el polinizador.
- c) Forma: está mejor estudiada; existen trabajos en los que se demuestra que los abejorros pueden discriminar y aprender la forma de una flor (Barth, 1985).
- d) Movimiento: es algo muy poco estudiado; algunas flores poseen apéndices móviles que parece ser son más atractivos para los polinizadores; el movimiento de la flor provocado por el viento, se ha sugerido que es más atractivo para el insecto (Darwin, 1858; Wigglesworth, 1972).
- e) Quimiosensoriales (Olfato y gusto): los insectos poseen un exoesqueleto compuesto de quitina, la información quimiosensorial puede penetrar al interior a través del exoesqueleto, las abejas poseen alrededor de 40,000 "antenas" sensibles de varios tipos; también poseen capacidad para percibir y discriminar olores (Kevan, 1979).
- f) Mecanosensoriales (Táctiles): los insectos pueden discriminar texturas florales; en las compuestas (Asteraceae) y en algunas leguminosas, los detalles finos de la textura floral son usados por los taxónomos para distinguir especies (Kevan y Lane, 1985).

Las radiaciones UV producen efectos dañinos en los tejidos humanos, así como en la mayoría de los organismos vivos, tales radiaciones causan malestar y daños posiblemente permanentes, desde conjuntivitis (inflamación del ojo), a eritema (enrojecimiento de la piel). Si se emplean lámparas UV, hay que observar las precauciones de seguridad advertidas por el fabricante, empleando lentes protectores o pantallas absorbentes UV a fin de proteger los ojos y la piel.

BIBLIOGRAFIA

- Arnold, C.R., P.J. Rolls y J.C.J. Steward. 1974. *Fotografía aplicada*. Omega, Barcelona.
- Barth, F.G. 1985. *Insects & flowers. The biology of a partnership*. Princeton University Press, Princeton.
- Belloni-Cofler, J., J. Amblard, J.L. Marignier y M. Mostafavi. 1990. El revelado fotográfico. *Mundo Científico* 100:311-318.
- Búrquez, A. y J. Sarhukán. 1980. Biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L. I. Relaciones planta-polinizador. *Bol. Soc. Bot. México* 39:5-24.
- 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.* 2:459-465.
- Daumer, K. 1956. Reizmetrische untersuchung des farbensehens der bienen sehen. *Z. Vergl. Physiol.* 41:49-110.
- Delgado S.A. 1985. Systematics of the genus *Phaseolus* (Leguminosae) in Mexico and Central America. Ph. D. Dissertation. University of Texas, Austin.
- _____. 1988. Variation, taxonomy, domestication, and germoplasm potentialities in *Phaseolus coccineus*. En: P. Gepts (Ed.) *Genetic resources of Phaseolus beans*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. pp. 441-463.
- _____. 1990. Otra interpretación en torno a la domesticación de *Phaseolus*. En: Coloquio V. Gordon Childe. *Estudios sobre la revolución neolítica y la revolución urbana*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM.
- Eisner, T., R.E. Silberglied, D. Aneshansley, J.E. Carrell y H.C. Howland. 1969. Ultraviolet video-viewing: the television camera as an insect eye. *Science* 166: 1172-1174.
- _____, P.A. Hyypio, D. Aneshansley y R.E. Silberglied. 1973. Plant taxonomy: ultraviolet patterns of flowers visible as fluorescent patterns in pressed herbarium specimens. *Science* 179:486-487.
- Evans, H.E. 1984. *Insect biology*. Addison - Wesley Pub. Co., Massachusetts, USA.
- Faegri, L., y L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London.
- Feinsinger, P. 1984. Coevolution and pollination. En: Futuyma, D. J. y M. Slatkin (Eds.). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Sunderland Massachusetts, USA.
- Free, J.B. y P.A. Racey. 1968. The pollination of runner beans (*Phaseolus multiflorus*) in a glasshouse. *J. Apic. Res.* 7(2): 67-69.
- Frisch, K., von. 1950. *Bees, their vision, chemical senses, and language*. Cornell University Press, New York.
- Frohlich, M. W. 1976. Appearance of vegetation in ultraviolet light: absorbing flowers, reflecting backgrounds. *Science* 250: 839-841.

- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Goldsmith, T.H. 1980. Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science* 207:786-788.
- Gori, D.F. 1989. Floral color change in *Lupinus argenteus* (Fabaceae): why should plants advertise the location of unrewarding flowers to pollinators? *Evolution* 43(4):870-881.
- Guadarrama, Z.C., y E. Hernández X. 1985. Valor de uso y relaciones económicas en la agricultura tradicional: ejemplo de Nauzontla, Puebla. *Xolocotzia* 1, UACH, Chapingo, México.
- Harborne, J.B., 1988. Introduction to ecological biochemistry. Academic Press, New York.
- Hernández X.E., A. Ramos y M.A. Martínez. 1979. Etnobotánica. *En*: M.E. Engleman (Ed.). Contribuciones al conocimiento del frijol (*Phaseolus*) en México. Colegio de Postgraduados Chapingo, México. pp. 113-138.
- Horovitz, A., y Y. Cohen. 1972. Ultraviolet reflectance characteristics in flowers of Crucifers. *Amer. J. Bot.* 59: 706-713.
- Kalin-Arroyo, M.T. 1981. Breeding systems and pollination biology. *En*: R.M. Polhill y P.H. Raven (Eds.). *Advances in Legume Systematics, Part 2*. Royal Botanic Gardens, Kew, Great Britain. pp. 723-769.
- Kay, Q.O.N. 1987. Ultraviolet patterning and ultraviolet - absorbing pigments in flower of the Leguminosae *En*: C.H. Stirton (Ed.). *Advances in Legume Systematics, Part 3*. Royal Botanic Gardens, Kew, Great Britain. pp. 317-354
- Kevan P.G. 1972. Floral color in the high arctic with reference to insect-flower relations and pollination. *Can. J. Bot.* 50: 2289-2314
- _____, N.D. Grainer, G.A. Mulligan y A.R. Robertson. 1973. A gray-scale for measuring reflectance and color in the insect and human visual spectra. *Ecology*, 54:(4) 924-926.
- _____. 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology *En*: Richards, A. J. (Ed.) *The pollination of flowers by insects*. p. 51-78. Academic Press London.
- _____. 1979. Vegetation and floral colors revealed by ultraviolet light: interpretational difficulties for functional significance. *Amer. J. Bot.* 66(6): 749-751.
- _____. 1983. Floral colors through the insect eye: What they are and what they mean *En*: C.E. Jones y R.J. Little (Eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold. p. 3-30.
- _____, y M.A. Lane. 1985. Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 82:4750-4752.
- Kodak, 1978. Filters for scientific and technical uses. Eastman Kodak Company, Rochester, New York.
- Kodak, 1979. Professional photoguide. Kodak publication N° R-28. Eastman Kodak Company, Rochester, New York.

- Kodak, 1988. Enciclopedia práctica de fotografía, Tomos 8, 12 y 13. Salvat Editores, Barcelona.
- Langford, M.J. 1978. Fotografía básica. Omega, Barcelona.
- _____. 1983. Enciclopedia completa de la fotografía. Hermann Blume Ediciones. Barcelona.
- Lavin, M., y A. Delgado. 1990. Pollen brush of Papilionoideae (Leguminosae): morphological variation and systematic utility. *Amer. J. Bot.* 77(10): 1294-1312.
- Leppik, E.E. 1956. The form and function of numeral patterns in flowers. *Amer. Jour. Bot.* 43(7):445-455.
- _____. 1966. Floral evolution and pollination in the Leguminosae. *Ann. Bot. Fennici* 3:299-308.
- List, R.J. (Ed.). 1968. Smithsonian meteorological tables. 6th rev. ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Macior, L.W. 1986. Floral resource sharing by bumblebees and hummingbirds in *Pedicularis* (Scrophulariaceae) pollination. *Bull. Torrey Bot. Club* 113(2):101-109.
- Manzanilla, L. y A. Delgado. 1990. El frijol prehispánico. ICyT (CONACyT) 12(168):52-56.
- McCrea, K., y M. Levy, 1983. Photographic visualization of floral colors as perceived by honeybee pollinators. *Amer. J. Bot.* 70(3): 369-375.
- Menzel, R. y J. Erber. 1978. Learning and memory in bees. *Sci. Am.* 239(1):102-111.
- Pleasants, J.M. 1989. Optimal foraging by nectarivores: a test of the marginal-value theorem. *Amer. Nat.* 134: 51-71.
- Raven, P.H. 1972. Why are bird-visited flowers predominantly red? *Evolution* 26:674.
- Scogin, R. 1988. Floral anthocyanidins of bird-visited flowers. *Bot. Gaz.* 149(4):437-442.
- Silberglid, R.E. 1979. Communication in the ultraviolet. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:373-398
- Sousa-Peña, M. En preparación. Polinización en el complejo *Phaseolus coccineus* L. (Fabaceae). Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- _____, A. Delgado, A. Wong y P. Segarra. 1990. Dinámica reproductiva en el complejo *Phaseolus coccineus*. En: Resúmenes y programa XI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxtepec, Morelos, México. 5 al 10 de octubre.
- Sousa-Sánchez, M. y A. Delgado. 1979. Herramientas y consideraciones para la revisión del género *Phaseolus*. En: M.E. Engleman (Ed.) Contribuciones al conocimiento del frijol (*Phaseolus*) en México. Colegio de Postgraduados Chapingo, México. pp. 59-82.
- Tanaka, H. 1982. Relationship between ultraviolet and visual spectral guidemarks of 93 species of flowers and the pollinators. *J. Jap. Bot.* 57(5):146-158.

- Thompson, W.R., J. Meinwald, D. Aneshansley y T. Eisner. 1972. Flavonols: pigments responsible for ultraviolet absorption in nectar guide of flower. *Science* 177: 528-530.
- Webster, B.D., R.M. Ross y M.C. Sigourney. 1980. A morphological study of the development of reproductive structures of *Phaseolus coccineus* Lam. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105(6):828-833.
- Wheldale, M., 1916. The anthocyanin pigments of plants. Cambridge at the University Press, Cambridge.
- Wigglesworth, V.B. 1972. The principles of insect physiology. Chapman and Hall, London.