

## Polinización en el Pedregal de San Angel, México: *Manfreda brachystachya* y *Mirabilis jalapa*.

Alberto Búrquez (1), Luis E. Eguiarte (2) y Carlos Martínez del Río (3)

- (1) Estación Regional Noroeste, Centro de Ecología, UNAM, Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora 83000, México
- (2) Centro de Ecología, UNAM, Apartado Postal 70-275 México D. F. 04510, México
- (3) Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, NJ 08544-1003, E. U. A.

### INTRODUCCION

Este trabajo versa sobre la variación fenotípica, el medio ambiente y sus consecuencias en la estructura de las poblaciones, tomando como excusa la biología floral. En otras palabras, lo que presentamos aquí es una visión ecológica del proceso de la adaptación. Los ejemplos para este trabajo son de la reserva del Pedregal de nuestra Universidad. De hecho el nivel de detalle que pudimos alcanzar, nunca lo habríamos logrado en otro sistema, pues el dar clases en la Facultad de Ciencias y tener a la vez otro proyecto mayor, es por lo general incompatible con el detalle de los datos.

El estudio detallado de la ecología reproductiva de *Manfreda brachystachya* [Cav] Rose (amole) y *Mirabilis jalapa* L (maravilla), nuestros dos estudios de caso, lo logramos gracias a la combinación de 2 factores principales. El primero y más importante fue el tener los sitios de estudio a unos pasos del laboratorio y el salón de clase. De esta forma podíamos hacer observaciones detalladas diariamente. El segundo factor fue el trabajar con especies en las que los eventos reproductivos ocurrían principalmente durante la noche. De esta manera combinamos nuestras tareas de enseñanza e investigación diurna con un honorable trabajo nocturno.

Esto también nos permitió explorar el mundo, casi desconocido, de la polinización nocturna.

### *Manfreda brachystachya*

Una especie característica del Pedregal de San Angel es la planta *Manfreda brachystachya* (Agavaceae). Esta especie habita desde en bosques pinos y de encinos hasta en las asociaciones de *Senecio praecox*. *Manfreda* es una hemicriptofita que durante la primavera brota de rizomas. Dependiendo de la edad y vigor de los rizomas, produce hojas que van desde 5 cm hasta 60 cm de longitud. Las plantas comienzan su reproducción muy temprano, desde que estas tienen hojas muy pequeñas (10 cm). Sin embargo, existe una correlación positiva entre el tamaño de la planta (y por lo tanto su cobertura) y el potencial reproductivo. Las flores son producidas en un escape de 1 a 2 m de altura, y cada escape produce aproximadamente 30 flores. Las flores están formadas por un perigonio infundibuliforme de 2 a 4.5 cm de longitud con angostos segmentos de 1.4 a 1.6 cm de largo. Su coloración varía desde crema, hasta verdoso o rojizo. Presenta seis estambres salientes con grandes anteras dorsifijas, amarillas, y con abundante polen. El estilo es cilíndrico terminado en un estigma trilobulado. En su



base está el ovario trilocular, en cada lóculo hay dos hileras de óvulos (Eguiarte, 1983).

Nuestro estudio comparó dos poblaciones dentro del Pedregal de San Ángel, que representaban extremos de densidad. La historia natural de *Manfreda* es compleja y consideramos que esta especie representa un eslabón clave de la comunidad. Por ejemplo, los escapos son comidos por conejos y ratones. Estos últimos recurren a complicadas acrobacias para cortar las partes carnosas de las flores y beber el néctar. Diversas aves, entre las que destacan *Carduelis psaltria* y *Carpodacus mexicanus* se posan en las inflorescencias y beben el néctar allí presente. Para lograrlo rompen longitudinalmente las flores. Varias especies de colibríes (*Calothorax lucifer*, *Eugenes fulgens*, *Hylocharis leucotis*, *Cynanthus latirostris*, *Lampornis clemencia*, *Amazilia beryllina*), visitan las flores "legalmente". Durante la noche los principales visitantes son mariposas esfinge y murciélagos. De los esfingidos, creemos que la mayoría de las especies presentes en la Reserva visitan las flores de *Manfreda*, aunque *Erinyx ello*, *Sphinx istar* y *Agnus cingulatus* son los más abundantes. Los murciélagos visitantes de las flores fueron principalmente *Leptonycteris curazoe* y *Anoura geoffroyi* (Eguiarte, 1983; Eguiarte y Búñez, 1987, 1988).

Casi todos los organismos citados son polinizadores, pero algunos son más efectivos que otros. Experimentos de exclusión, cubriendo flores en su pico de receptividad durante el día, y descubriéndolas durante la noche, y viceversa, mostraron que los polinizadores nocturnos son casi 5 veces más eficientes que los diurnos (6% vs 27% de producción de frutos). Dentro de los polinizadores nocturnos, los más abundantes y eficientes fueron las diversas especies de murciélagos (Eguiarte y Búñez, 1987, 1988).

Los botones florales de *Manfreda* comienzan a abrir en la tarde y ninguno abre después de las 19:00 hrs. Las flores, que presentan una abundante secreción de néctar (Figura 1),

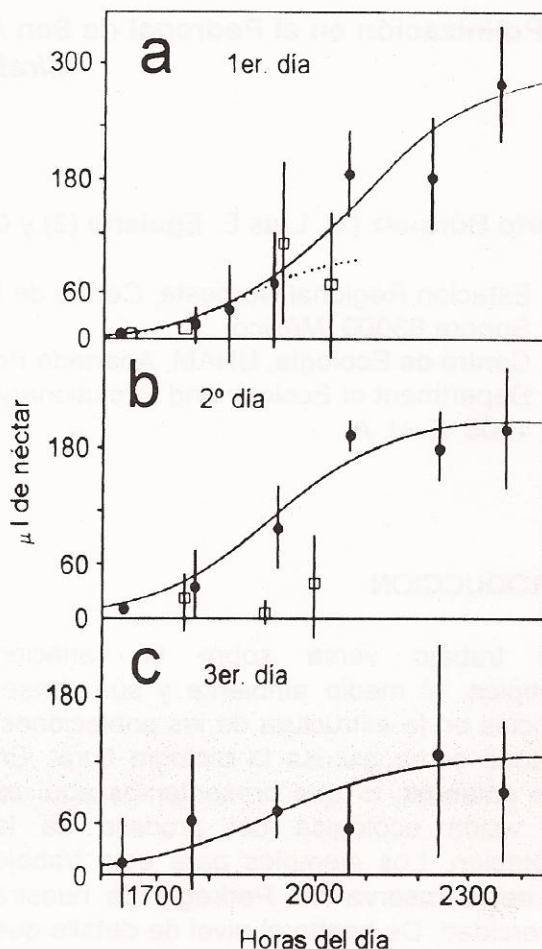


Figura 1. Curvas de néctar acumulado en grupos de flores de *Manfreda brachystachya* muestreadas en tiempos cada vez mayores desde el inicio de la secreción del néctar. A) flores del primer día, B) flores del segundo día, C) flores del tercer día. Con propósitos solamente descriptivos los datos observados se ajustaron a una curva logística. Las barras en cada punto indican una desviación estándar a cada lado del promedio,  $n=10$  flores.

duran activas por 3 noches. La secreción del néctar con una concentración muy constante del 15% al 17% (peso/peso total en equivalentes de sacarosa) ocurre solamente durante la noche entre las 17:00 y las 24:00 hrs, y los visitantes diurnos beben el néctar que quedó de la noche anterior. Las flores son funcionalmente masculinas la primera noche. Los estambres ofrecen grandes cantidades de polen y los lóbulos del estigma permanecen cerrados. Las dos noches



siguientes, la flor actúa como femenina, el polen está ya agotado y los lóbulos del estigma están abiertos y húmedos. La asignación temporal en néctar es muy diferente, siendo la producción de néctar en el primer día casi el doble de la ofrecida en el segundo y tercer día. La asignación entre sexos es muy similar, ya que durante la fase femenina se ofrece una cantidad comparable de néctar que durante la fase masculina (Eguiarte, 1983; Eguiarte y Búrquez, 1987).

La producción de frutos (medida como la probabilidad de que una flor se convierta en fruto, fruit set) es dependiente de la densidad hasta un máximo de 5 frutos  $m^2$ . Esto se ejemplifica claramente por la forma en que la curva de producción de frutos sigue a la curva fenológica en el sitio de baja densidad y es relativamente independiente de ésta en el sitio de alta densidad (Figura 2a, 2b). La producción de frutos es pobre cuando la densidad de flores es baja, y alcanza una

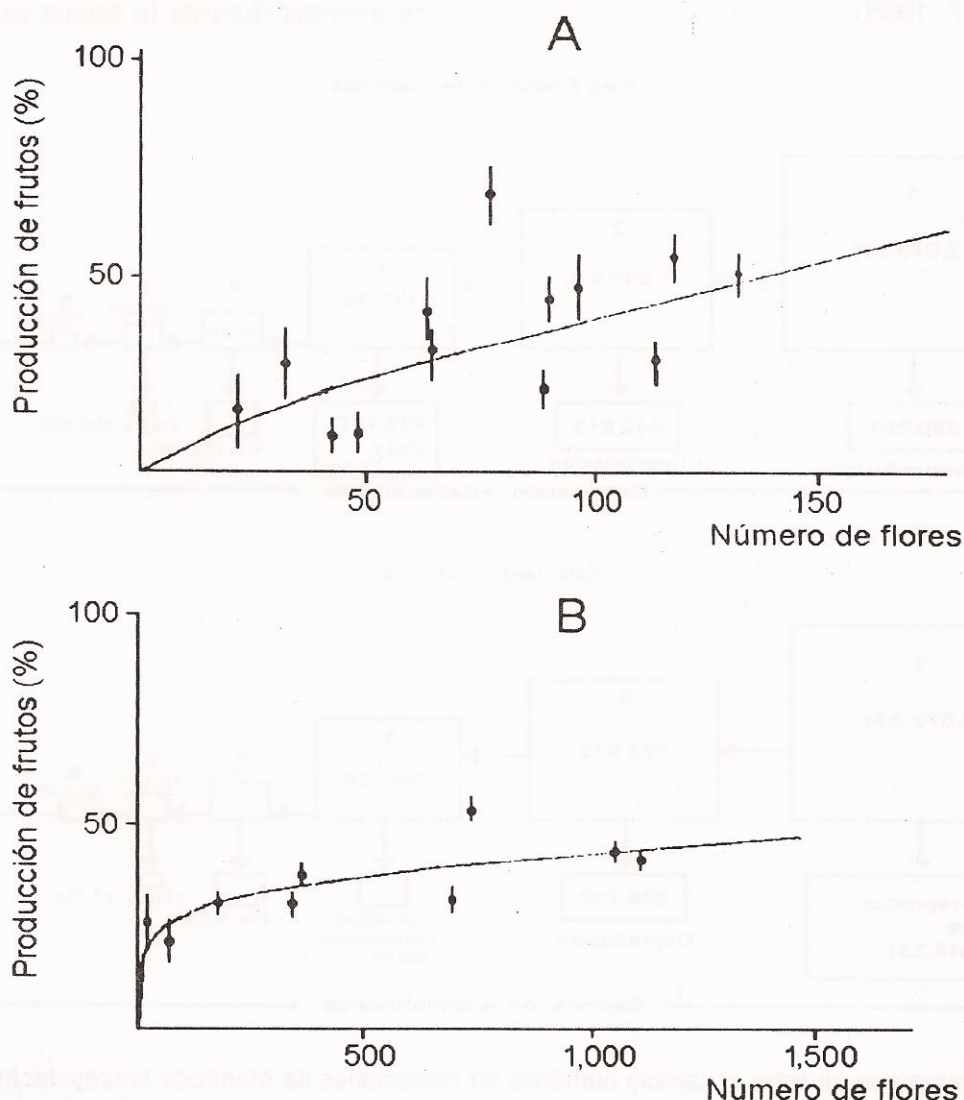


Figura 2. Producción de frutos como función de la densidad de flores de *Manfreda brachystachya* para un sitio con densidad máxima de flores muy baja (A=Jardín Botánico), y uno con una densidad muy alta (B=Facultad de Ciencias). Note la diferencia de escalas y como la curva potencial (A) es la parte inicial de (B). Por este fenómeno la producción de frutos parece estar correlacionada con el porcentaje de flores abiertas en (A) (baja densidad máxima), y no en (B) (alta densidad máxima), ver texto. Las barras verticales indican un error estándar a cada lado del promedio.

asintota en altas densidades (Figura 2a, 2b). Esta conducta sugiere que en los sitios de baja densidad atraen a muy pocos polinizadores, por lo que las flores son poco visitadas y se producen pocos frutos. Contrastantemente, en los sitios de alta densidad la producción de frutos se mantiene casi constante durante la época reproductiva y las limitantes a la fecundidad serían más bien por recursos (energía o nutrientes) que por polinización (Eguiarte, 1983, Eguiarte y Búrquez, 1987, 1988).

En resumen los cambios numéricos en la población potencial de semillas de *M. brachystachya* dependen de la densidad de plantas, la decisión de las plantas de florecer durante esa estación reproductiva, el ataque de herbívoros, las pérdidas por limitantes de polinización, tanto por no producir frutos como por no producir semillas (eficiencia de la polinización) y por la depredación de semillas *in situ*. La resultante es que del 100% de semillas potenciales un 1.7 a 6.3% sobrevive a los eventos durante la época reproductiva.

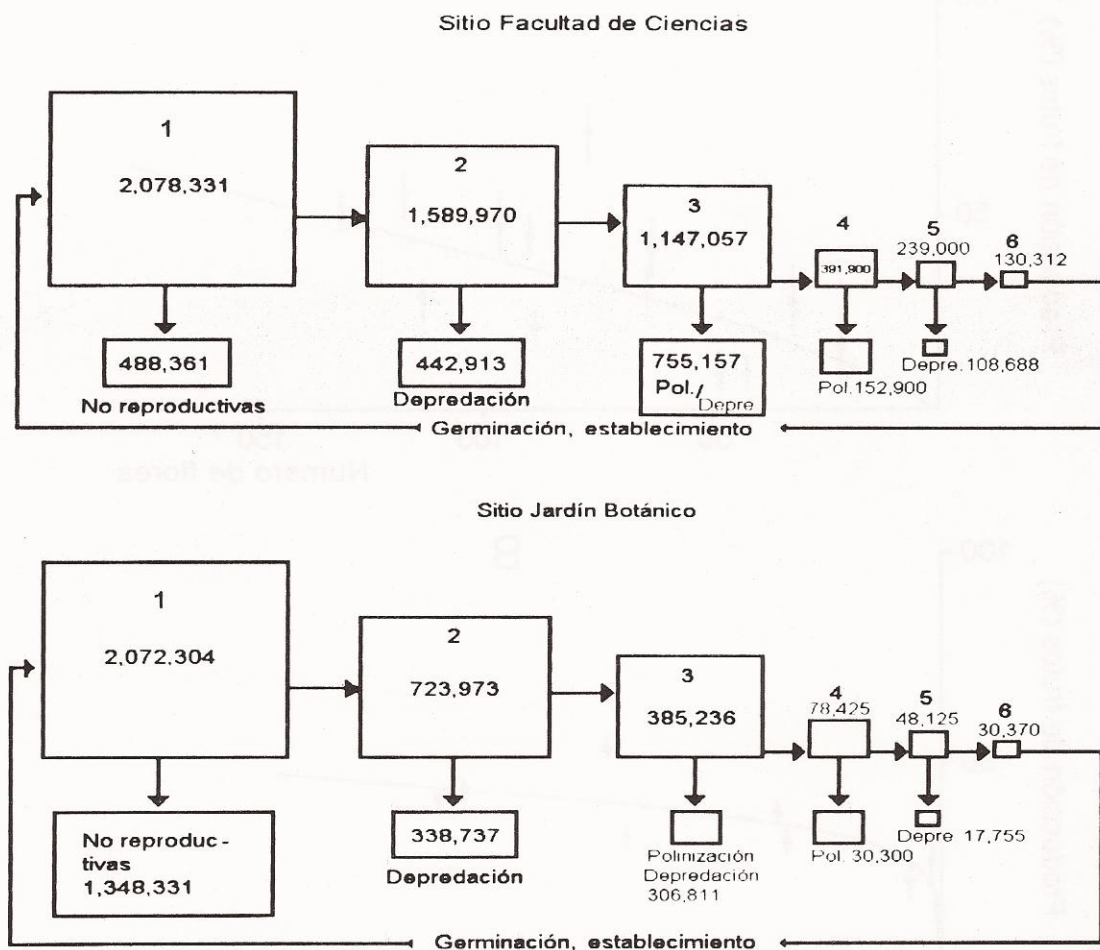


Figura 3. Diagrama que muestra el cambio numérico en poblaciones de *Manfreda brachystachya* desde el número potencial de semillas de acuerdo a la densidad del sitio (arriba Facultad de Ciencias, abajo Jardín Botánico), hasta el número de semillas que eventualmente se dispersan. 1) Total de semillas si todas las rosetas se reprodujeran. (=Rosetas individuales x flores por inflorescencia x número de óvulos por flor). 2) Número máximo de semillas producido por los individuos reproductivos. 3) Número máximo de semillas producidas por aquellos individuos cuyas inflorescencias no fueran depredadas. 4) Número de semillas si todos los óvulos que restan se convirtiesen en semillas. 5) Número de semillas si no existiesen agentes de depredación de semillas. 6) Número de semillas que están a punto de ingresar al banco de semillas del suelo.



Del 100% de óvulos reales que la planta asignó en una época reproductiva sobreviven a los eventos reproductivos, y se convierten en semillas, entre un 4.9 y un 8.2%. Estas semillas se dispersan y siguen su camino por otros filtros ambientales (Figura 3) (Eguiarte, 1983; Eguiarte y Búrquez, 1987).

Como ya vimos antes, *Manfreda* tiene una fuerte limitación en la producción de frutos por la actividad de los polinizadores. Así, si los polinizadores disminuyen en número o eficacia, esto se refleja en una disminución concomitante en la producción de frutos. En 1982, encontramos que la producción de frutos era en promedio del 20%, mientras que en 1985 esta había bajado al 8%. Conteos de visitas de murciélagos nectarívoros en 1982, dieron valores de aproximadamente 100 visitas por hora, en 1985 éstos fueron del orden de 20 visitas por hora (Eguiarte y Búrquez, 1988).

### ***Mirabilis jalapa***

La otra especie a la que nos referiremos en este trabajo es la maravilla, *Mirabilis jalapa* L. (Nyctaginaceae). *Mirabilis* es una planta de distribución pantropical, originaria de América tropical. La maravilla es una geofita que presenta grandes rizomas de los que emergen brotes durante la primavera. Las partes aéreas del follaje son poco depredadas, aunque hemos observado larvas de esfingidos alimentándose de ellas. La depredación de frutos por fringilidos y escarabajos (principalmente Curculionidae) fue el único punto del ciclo de vida en el que encontramos una alta incidencia de depredación. Las flores se derivan de un involucro de brácteas con la apariencia de un cáliz. El perianto es tubular muy parecido a una estructura simpétala. La porción basal del perianto persiste en la fructificación. El ovario es súpero con un solo carpelo y un óvulo basal. El fruto es un aquenio indehiscente encerrado en la base del cáliz. En esta especie existe una formidable variación en las características de la flor. La longitud del cáliz petaloide varía desde 3

hasta 7.5 cm. Las anteras pueden estar por debajo, al nivel o arriba del estigma, y la coloración de las flores ocupa casi todo el espectro visible exceptuando los azules. (Martínez del Río, 1984; Martínez del Río y Búrquez, 1986).

Las flores de *Mirabilis jalapa* duran activas sólo una noche. Estas se abren en la tarde entre las 16:00 y 18:00 hrs, poco después se abren las anteras y al día siguiente entre las 11:00 y 14:00 hrs, en la tarde, éstas se cierran. El mecanismo de apertura y cierre de las flores no ha sido estudiado, pero probablemente involucra cambios en el potencial hídrico de la planta.

Durante el día las flores son visitadas por abejas, principalmente por *Xylocopa tabaniformis*, un Eucerini no identificado, y por colibríes (principalmente *Calothorax lucifer*, *Hylocharis leucotis* y *Eugenes fulgens*). Las abejas hacen visitas ilegales ya que perforan la base del cáliz petaloide para extraer el néctar, y por lo tanto nunca contactan las partes reproductivas de la flor. Los colibríes, aunque visitan legalmente la flor, cesan sus actividades al tiempo en el que las anteras están apenas exponiendo el polen. Su papel como polinizadores es mínimo, y al igual que las abejas caen mejor en la categoría de robadores de néctar. Más tarde, a partir de las 18:30 hrs. cuando la secreción del néctar es grande, el polen está expuesto y el estigma receptivo, comienzan a visitarla diversas especies de esfingidos como *Erynyis ello*, *Agrius cingulatus*, *Sphinx istar*, *Xylophanes tersa* e *Hyles lineata*, en este orden de abundancia (Martínez del Río, 1984).

El néctar es bastante concentrado para ser de una flor con antesis crepuscular (24% peso/peso total en equivalentes de sacarosa). El néctar comienza a secretarse desde mucho antes de que la flor abra, probablemente desde antes de las 16:00 hrs. y la secreción continúa hasta la media noche. El pico de secreción está entre las 18:00 y 19:00 hrs. (Figura 4). La máxima actividad de



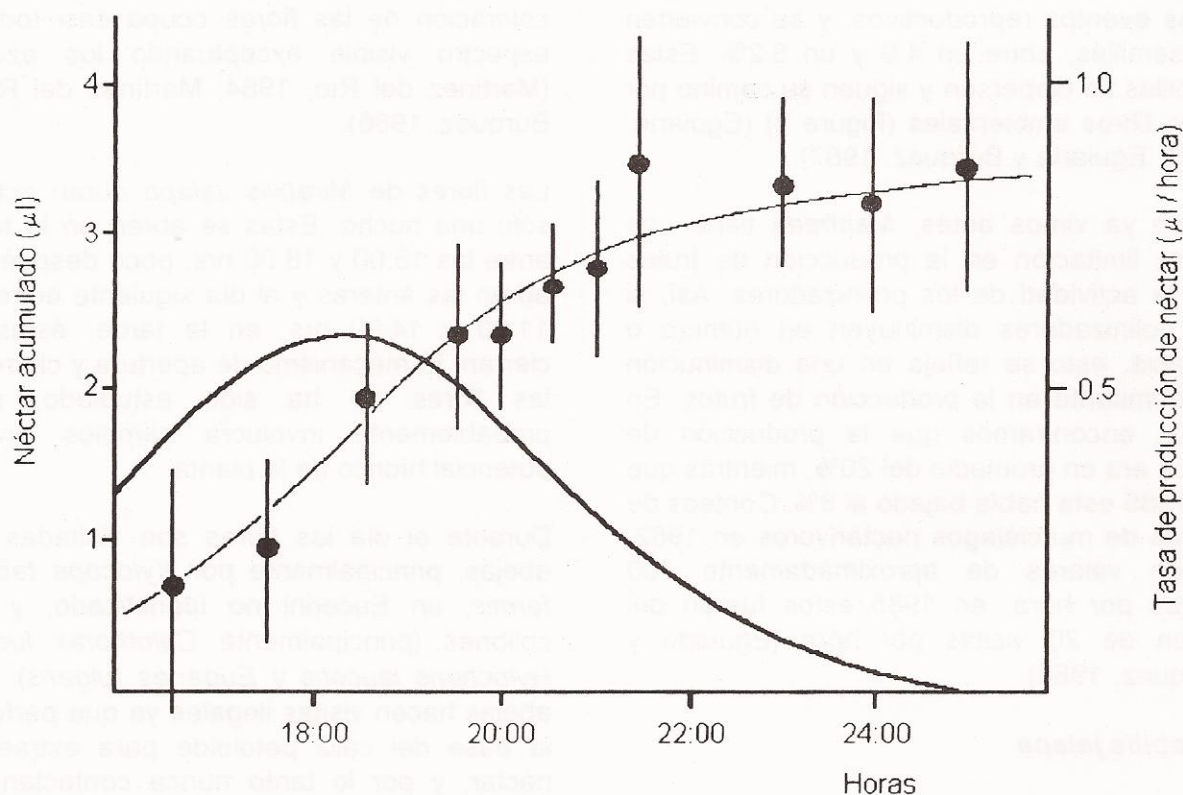


Figura 4. Néctar acumulado en grupos de flores de *Mirabilis jalapa* en el tiempo a partir del inicio de la secreción del néctar. Con propósitos solamente descriptivos los datos observados se ajustaron a una curva logística (línea gruesa). Las barras en cada punto indican una desviación estándar a cada lado del promedio,  $n=10$ . La línea delgada indica la derivada de la curva de acumulación del néctar (e.g., la tasa de producción del néctar).

los esfíngidos siempre se observó después del pico de secreción del néctar (Martínez del Río y Búrquez, 1986).

Un fenómeno que nos llamó la atención fue que ciertas noches parecía haber menor actividad de esfíngidos que en otras. Ideamos un par de índices de actividad de los esfíngidos basándonos en la presencia de por lo menos un grano de polen en el estigma (Presencia-Ausencia de Polen, PAP) o en el número promedio de granos de polen por estigma (Número Granos Polen, NGP). En el caso de *Mirabilis*, los granos de polen son muy grandes y pueden ser distinguidos a simple vista. Al día siguiente, muy temprano en la mañana, revisamos los estigmas de una

muestra arbitraria de 100 flores y evaluamos ambos índices. Esto confirmó nuestra sospecha pero no aclaró la causa, algunos días había mas visitas de esfíngidos (Figura 5). Revisando los trabajos sobre fisiología de los esfíngidos, descubrimos que los esfíngidos son capaces de termoregulación y que el tiempo necesario para alcanzar la temperatura umbral para volar es una función del diferencial con la temperatura ambiente. (Heinrich, 1971; Heinrich y Bartholomew, 1971; McCrea y Heath, 1971). Esto nos llevó a deducir que la actividad de los esfíngidos estaba quizá relacionada con la temperatura promedio de esa noche en particular. Al hacer la correlación encontramos que estas eran marginalmente significativas (PAP,

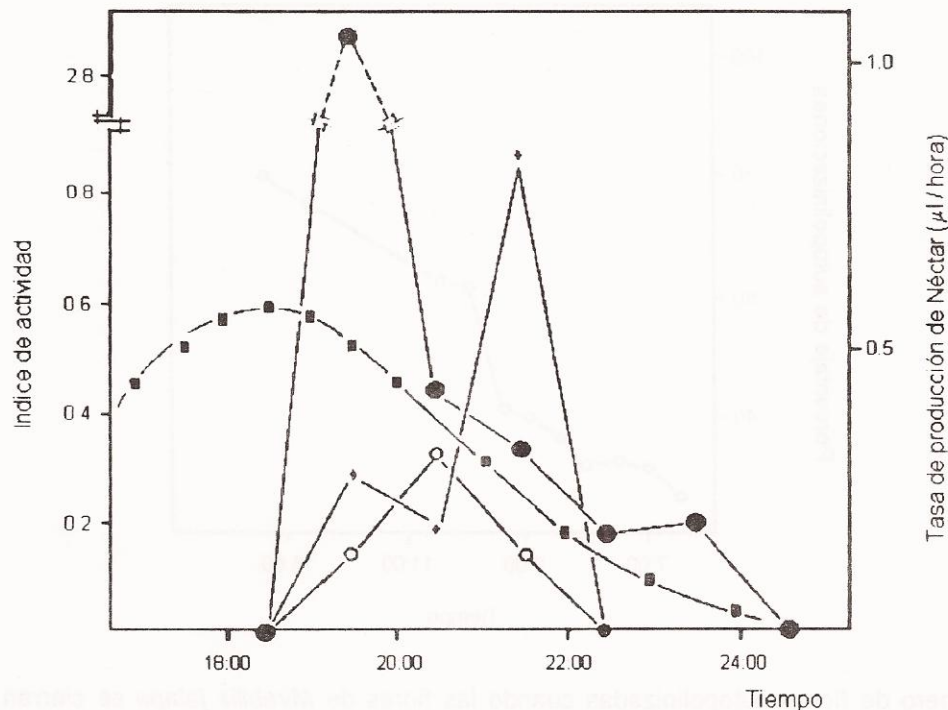


Figura 5. Tasa de producción del néctar en *Mirabilis jalapa* (cuadros, ■), y actividad de los polinizadores para tres noches con distintas condiciones ambientales. (●) 21°C al anochecer, (+) 17°C al anochecer, (O) 16 °C al anochecer. El índice de actividad ilustrado es la tasa de incremento en el número de granos de polen por estigma en una muestra de 100 flores.

$r=0.60$ ,  $n=10$ ; NGP,  $r=0.61$ ,  $n=10$ ). Nuestro error, *a posteriori*, se evidenció al descubrir que una vez que los esfíngidos vuelan, por el hecho de termorregular, su actividad se vuelve independiente de la temperatura. El factor relevante entonces es la temperatura ambiental cuando éstos se aprestan a volar. Ya que los esfíngidos comienzan su actividad durante el crepúsculo (Baker, 1961), utilizamos el valor de temperatura promedio a las 19:00 hrs. Una regresión múltiple por pasos mostró, para cada índice, que la variable independiente de mas peso era la temperatura a la hora del crepúsculo. Esta explica 86% (PAP) y 79% (NGP) de la variancia de cada índice ( $n=10$ ). La inclusión de la temperatura promedio de la noche (entre las 19:00 y las 05:00 hrs.) en el siguiente paso, explica menos del 1% de la variancia restante. La regresión en los datos

indicó que ningún esfíngido era capaz de iniciar su actividad cuando la temperatura durante el crepúsculo era menor de 10-11°C (Figura 6). Probablemente, el tiempo de calentamiento de los músculos de vuelo a temperaturas por debajo de este umbral, es infinito desde el punto de vista de los esfíngidos (Martínez del Río y Búrquez, 1986).

En *Mirabilis* no existen mecanismos de autoincompatibilidad (Cruden, 1973; Martínez del Río, 1984). Se pueden producir frutos con igual éxito mediante la polinización cruzada o la autopolinización. Dado el gran tamaño de los granos de polen, se precisan muy pocos granos por estigma para producir frutos. Las flores, mediante los movimiento de cerrado al día siguiente, se autopolinizan ya que las anteras contactan el estigma aún receptivo



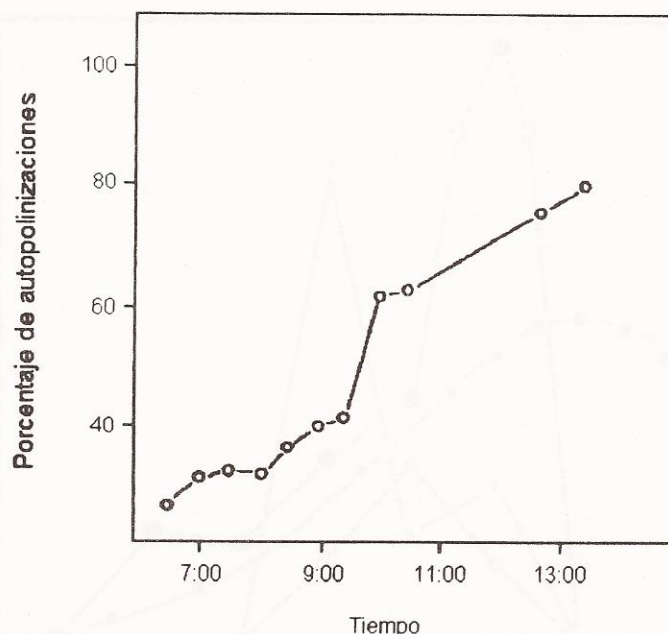


Figura 6. Número de flores autopolinizadas cuando las flores de *Mirabilis jalapa* se cierran activamente durante la mañana. Datos de un área excluida de los polinizadores por una tela de malla.

(Figura 6). Si no hubo un evento de cruce xenógama la noche anterior, queda la posibilidad de un evento autógamo esa mañana. Así, podemos imaginar un continuo en los eventos de cruce. En crepúsculos en los que la temperatura es alta, esperamos una gran actividad de esfíngidos y la cosecha de frutos provendrá principalmente de eventos de polinización cruzada, mientras que en crepúsculos fríos, la progenie provendrá de autopolinización. Este juego con la temperatura ambiental sugiere que la progenie de días con tardes tibias es genéticamente distinta de aquella de tardes frías. En el primer caso la predicción es que la tasa de entrecruzamiento deberá ser mucho mayor que en el último (Martínez del Río y Búrquez, 1986).

## CONCLUSIONES

Estos dos estudios muestran facetas distintas de la ecología reproductiva de las plantas y de los efectos de su interacción con animales. El enfoque académico se ve

satisfecho, la descripción de los fenómenos de historia natural llena el espíritu, pero ¿qué importancia tienen estos estudios respecto a la Reserva del Pedregal de San Ángel?. Esta pregunta surge reiteradamente en la charla diaria, principalmente fuera del mundo académico. Las consecuencias de orden práctico de este tipo de estudios son inescapables, sobretodo en los aspectos de conservación y manejo de reservas. Por un lado, *Manfreda* se evidencia como un recurso temporal de gran importancia para los murciélagos migratorios que vuelan en el Pedregal de San Ángel. Por otro, dada su densidad, *Mirabilis* es probablemente responsable del mantenimiento de las poblaciones de algunas especies de esfíngidos en el Pedregal. Sin embargo, aún cuando los recursos estén disponibles, la presencia de organismos migratorios como los murciélagos, esfíngidos y colibríes se ve en peligro pues la mancha urbana cada vez más encierra a nuestra reserva y oblitera pasadizos usados por estas especies muy móviles. Las consecuencias en las



poblaciones de plantas pueden ser desde una reducción en la fecundidad como es evidente en el caso de *Manfreda*, hasta pérdida de variabilidad genética como podría

ser el caso de *Mirabilis*. Las consecuencias para otras plantas y animales menos abundantes y con rangos de distribución mas restringidos son obvias.

## Bibliografía

Baker, H. G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollination. Quart. Rev. Biol. 86:64-75.

Cruden, R. W. 1973. Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* (Nyctaginaceae). Amer. J. Bot. 60:802-809.

Eguiarte Fruns, L. E. 1983. Biología floral de *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose en el Pedregal de San Angel México, D. F. Tesis Licenciatura Fac. Ciencias, UNAM. México.

Eguiarte, L. y A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of Agavaceae. Southwestern Naturalist 32:169-178.

Eguiarte, L. y A. Búrquez. 1988. Reducción en la fecundidad en *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose, una agavacea polinizada por murcielagos: los riesgos de la especialización en la polinización. Boletín de la Sociedad Botánica de México 48:147-149.

Heinrich, B. 1971. Temperature regulation in the sphinx moth *Manduca sexta*: regulation of heath loss by blood circulation. J. Exp. Biol. 54:431-435.

Heinrich, B. y G. A. Bartholomew. 1971. An analysis of the preflight warm-up in the sphinx moth *Manduca sexta* J. Exp. Biol. 55:223-239.

McCrea, M. J. y J. E. Heath. 1971. Dependence of fligth on temperature in the moth, *Manduca sexta*. J. Exp. Biol. 54:431-435.

Martínez del Río, C. 1984. Biología reproductiva de *Mirabilis jalapa* L. en el Pedregal de San Angel, México DF. Tesis Licenciatura Fac Ciencias, UNAM. México.

Martínez del Río, C., y A. Búrquez. 1986. Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. Biotropica 18:28-31.



est. el caso de *Mimulus* las consecuencias  
para otras plantas y animales menos  
abundantes y con rangos de distribución más  
restringidos son obvias.

posiciones de flores pueden ser desde  
una reducción en la fecundidad como en  
el caso de *Mimulus* hasta  
puntos de variación genética como ocurre

# Bibliografía

- Boyer, H. G. 1981. The evolution of flowering time in nocturnal and crepuscular pollination. *Plant Syst. Evol.* 60:14-18.
- Coulter, R. W. 1975. Reproductive biology of weedy and cultivated *Mimulus* (Hydrangeaceae). *Am. J. Bot.* 62:802-808.
- Escobar-Fernández, E. 1985. Biology of the Mimulus crinitus complex (C. & C.) in the Pedregal de San Ángel, México. D. F. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Escobar, J. y A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of Mimulus crinitus in the Pedregal de San Ángel, México. *Southwestern Naturalist* 32:169-175.
- Escobar, J. y A. Búrquez. 1988. Reproductive ecology of Mimulus crinitus (C. & C.) in the Pedregal de San Ángel, México. *Southwestern Naturalist* 33:169-175.
- Escobar, J. y A. Búrquez. 1989. Reproductive ecology of Mimulus crinitus (C. & C.) in the Pedregal de San Ángel, México. *Southwestern Naturalist* 34:169-175.
- Escobar, J. 1977. Temperature regulation in the Mimulus crinitus complex: a review of the literature. *Southwestern Naturalist* 32:169-175.
- Escobar, J. y A. Búrquez. 1987. An analysis of the preflight warm-up in the Mimulus crinitus complex. *Southwestern Naturalist* 32:169-175.
- McGraw, M. J. y J. E. Hest. 1977. Dependence of light on temperature in the Mimulus crinitus complex. *Southwestern Naturalist* 32:169-175.
- Manríquez del Río, C. 1984. Biology reproductive of Mimulus crinitus (C. & C.) in the Pedregal de San Ángel, México. D. F. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Manríquez del Río, C. y A. Búrquez. 1985. Water production and temperature dependent pollination in Mimulus crinitus (C. & C.). *Southwestern Naturalist* 30:169-175.