

**UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA ANTONIO  
NARRO**



**TESIS**

**Polinización en el género *Agave* subgen. *Agave* (Agavaceae) en un  
gradiente altitudinal en el noreste de México.**

Presentada por:

**ABRAHAM RAMÍREZ GAMEZ**

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

**MAESTRO EN CIENCIAS  
EN INGENIERIA EN SISTEMAS DE PRODUCCION**

**UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA ANTONIO  
NARRO**

**Polinización en el género *Agave* subgen. *Agave* (Agavaceae) en un  
gradiente altitudinal en el noreste de México.**

Esta tesis fue elaborada bajo la supervisión del comité particular indicado, la cual ha  
sido aprobada como requisito parcial para obtener el título de:

**MAESTRO EN CIENCIAS  
EN INGENIERIA EN SISTEMAS DE PRODUCCION**

**COMITÉ PARTICULAR**



**Dr. José Ángel Villarreal Quintanilla**  
Asesor



**Dr. Ismael Cabral Cordero**  
Asesor



**Dra. Diana Jasso Cantú**  
Asesor



**Dr. Fernando Ruiz Zarate**  
Subdirector de posgrado

## DEDICATORIA

*Dedico este logro a mi señor Dios, por darme la oportunidad de disfrutar de mi familia y además me llena de bendiciones y protección durante los días difíciles. Tengo la convicción de que ese ser supremo es quien me da la fuerza y pone en mí el ser una persona humilde y con ganas de servir a los demás.*

*A mis padres, Laura Lelby Gámez Santana y Heliodoro Ramírez Reyna quienes me apoyaron y motivan a seguir preparándome día con día además son mi pilar y los seres que más amo en esta tierra.*

*A mis familiares, Mi hermana Francisca Ramírez y mi sobrina Heidi a quienes les agradezco su amor y cariño. Y a cada una de las personas que creen en mí.*

## AGRADECIMIENTOS

*Mi más sincero agradecimiento a la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por brindarme la oportunidad de realizar un posgrado y también por dar financiamiento del proyecto de tesis.*

*Agradezco al CONACYT por brindarme el apoyo económico y la oportunidad de prepararme académicamente y ser una persona competitiva*

*A mis asesores, el Dr. José Ángel Villarreal Quintanilla, Dr. Ismael Cabral Cordero y Dra. Diana Jasso Cantú. Quienes con su apoyo logre culminar satisfactoriamente este proyecto.*

*A las personas que me apoyaron durante las actividades realizadas en campo, quienes sin su ayuda este proyecto no se hubieran realizado me refiero a la Ing. Forestal. Deisy López Santiago. Al Técnico Agropecuario Eliezer Corpus y su familia quienes me brindaron apoyo.*

## Resumen

### **Polinización en el género *Agave* subgen. *Agave* (Agavaceae) en un gradiente altitudinal en el noreste de México.**

Con el objetivo de conocer la biología reproductiva del género *Agave* subgénero *Agave* en un área del norte de la Sierra Madre Oriental, se estudiaron tres especies (*Agave montana*, *Agave gentry* y *Agave scabra*) en un rango altitudinal de 1500-3750 m en el cerro El Potosí. Se evaluaron parámetros de biología floral tales como tiempo de antesis, producción de néctar, concentración de azúcar y cuantificación de óvulos. Parámetros de biología reproductiva fueron registrados al montar un experimento de exclusión con el fin de diferenciar la actividad de los polinizadores de hábitos diurnos y nocturnos. Los resultados demostraron que efectivamente la altitud está implicada en los cambios en la composición florística, la producción de néctar y la concentración de azúcar. *Agave montana* a 3300 m, presenta un tiempo de antesis de 192 horas y un síndrome de polinización por insectos. En *Agave gentry* a 2500 m, la antesis es de 108 horas, y es polinizado por aves e insectos nocturnos y en *Agave scabra* a 1800 m, el tiempo toma 96 horas y tiene un síndrome de polinización por aves.

**Palabras clave: Biología Floral, Polinización, Altitud, Agave, México.**

## **ABSTRACT**

### **Pollination in the genus *Agave* subgenus. *Agave* (Agavaceae) in a gradient altitudinal in the northeast of México.**

With the objective to understand the reproductive biology of the genus *Agave* subgenus *Agave* in the area of Sierra Madre Oriental north, three species were studied (*Agave montana*, *Agave gentryi* and *Agave scabra*) in an altitudinal range from 1500 to 3750 m in the Cerro El Potosí. The floral biology parameters evaluated were time of anthesis, production of nectar, concentration of sugar and quantification of eggs. To evaluate reproductive biology parameters an exclusion experiment was mounted with the purpose to have differences between pollinators of diurnal and nocturnal habits. The results demonstrated that indeed the altitude is implied in changes on floristics composition, nectar production and sugar concentration. The *Agave montana* at 3300 m, presents a time of anthesis of 192 hours, and the pollination syndrome are for insects. *Agave gentryi* at 2500 m, this time is of 108 hours, pollinated by birds and nocturnal insects, and finally, *Agave scabra* at 1500 m, the anthesis takes 96 hours and have pollination syndrome for birds.

**Words key: Floral Biology, Pollination, Agave, Altitude, Mexico.**

## INDICE DE CONTENIDO

TITULO	PÁGINA
<b><u>I INTRODUCCION</u></b>	<b>1</b>
1.2 Objetivo general	2
1.2.1 Objetivos específicos	2
1.3 Hipótesis	3
1.4 Justificación	3
<b><u>II REVISION DE LITERATURA</u></b>	<b>4</b>
2.1 Topografía en México	4
2.2 Familia Agavaceae	4
2.3 <i>Agave montana</i>	5
2.4 <i>Agave gentry</i>	6
2.5 <i>Agave scabra</i>	6
2.6 Biología floral	7
2.7 Estudios de polinización en agaves	7
<b><u>III METODOLOGIA</u></b>	<b>9</b>
3.1 Zona de estudio	9
3.1.1 Selección de área de estudio y especies	9
3.2 Ecología reproductiva	10
3.2.1 Biología reproductiva	10
3.2.2 Experimentos de polinización	10
3.2.2.1 Tratamientos	10
3.3 Identificación de visitantes florales y polinizadores eficientes	12
3.4 Observaciones directas o focales	12
3.5 Biología floral	13

3.5.1	Determinación de tiempo de antesis	13
3.5.2	Medición de producción de néctar y concentración de azúcar	14
3.5.3	Cuantificación de óvulos	14
3.5.4	Análisis estadístico	14
<b>IV</b>	<b><u>RESULTADOS</u></b>	<b>16</b>
4.1	Distribución de <i>Agave montana</i> , <i>Agave gentry</i> y <i>Agave scabra</i> , en un transecto altitudinal sobre el cerro El Potosí. Sierra Madre Oriental	16
4.2	Biología floral	17
4.2.1	Tiempo de antesis	17
4.2.2	Producción de néctar	19
4.2.3	Concentración de azúcares	21
4.2.4	Cuantificación de óvulos	23
4.3	Biología reproductiva	23
4.3.1	Visitantes florales	23
4.3.2	Polinizadores efectivos	24
<b>V</b>	<b><u>DISCUSION</u></b>	<b>29</b>
<b>VI</b>	<b><u>CONCLUSIONONES</u></b>	<b>33</b>
<b>VII</b>	<b><u>BIBLIOGRAFIA</u></b>	<b>34</b>



## INDICE DE CUADROS

CUADRO N°	TITULO	PAGINA
1	Periodos de floración	16
2	Cuantificación de Óvulos de <i>Agave montana</i> , <i>Agave gentry</i> y <i>Agave scabra</i>	23

## INDICE DE FIGURAS

FIGURA N°	TITULO	PAGINA
1.	Distribución de agaves, en el cerro El Potosí, sobre la Sierra Madre Oriental	16
2.	Tiempo de antesis de <i>Agave montana</i> , <i>Agave gentry</i> y <i>Agave scabra</i>	17
3.	Volumen de néctar producido de <i>Agave montana</i> , <i>Agave gentry</i> y <i>Agave scabra</i>	19
4.	Las concentraciones de azúcar de <i>Agave montana</i> , <i>Agave gentry</i> y <i>Agave scabra</i> .	21
5.	<i>Agave montana</i> tasa de producción de semillas (Seed-set) y la tasa de producción de frutos (Fruit-set)	25
6.	<i>Agave gentry</i> tasa de producción de semillas (Seed-set) la tasa de producción de frutos (Fruit-set)	26
7.	<i>Agave scabra</i> tasa de producción de semillas (Seed-set) y la tasa de producción de frutos (Fruit-set)	28

## **I. Introducción**

Los patrones de distribución de plantas ha sido el tema de interés de ecólogos que han contribuido a entender los procesos que dan lugar la presencia o ausencia de ciertas especies en áreas determinadas (Greig, 1979). La distribución de una especie está dada por factores tales como el tiempo de adaptación al medio y efectos ambientales (Begon et al., 1996). Algunos investigadores han sugerido que los polinizadores son el factor más importante en la evolución de la biología reproductiva en agaves (Arizaga, 1998; Silva y Eguiarte, 2003). Dentro de la diversidad del género *Agave*, existe un alto porcentaje de plantas que desarrollan y maduran sus estambres antes que los pistilos, produciendo polen y néctar principalmente en la noche y antes de que el pistilo este receptivo, así mismo, presentan olores similares a frutas maduras y polen con alto contenido proteico (Howell 1972; Gentry 1982; Eguiarte *et al.*, 2000; Slauson, 2001); estas adaptaciones son consideradas atributos florales que han evolucionado como resultado de las presiones selectivas impuestas por los polinizadores (Silva y Eguiarte, 2003). Rocha et al. (2006) mencionan que las interacciones entre planta y polinizador son influenciadas por factores como la evolución de la estructura floral, modelos reproductivos y estructura demográfica. Estudios referentes a la biología de la polinización han demostrado dichas interacciones en plantas con diferentes polinizadores, por ejemplo, *Agave subsimplex* Trelease. Es polinizada por abejas y avispas al nivel del mar (Rocha *et al.*, 2006). Otras especies como *Agave macroacantha* Herbert. Que se encuentra en altitudes que

van de los 707 a los 1,845 m presenta un síndrome de polinización quiropterófila (Arizaga *et al.*, 2000), mientras que especies como *Agave marmorata* Roetzl., a más de 1,700 m es polinizada en la noche por murciélagos con poca eficacia y en el día por colibríes con mejores resultados (Orneles *et al.*, 2002). Estos antecedentes de comportamientos entre planta-polinizador nos llevan a pensar que se está dando en un gradiente altitudinal, en el que especies registradas en altitudes cercanas al nivel del mar sean polinizadas por insectos y agaves que crecen entre los 1500 y 2500 m estén siendo polinizadas por murciélagos, mientras que especies distribuidas entre 2500 y 3600 m estén siendo polinizadas por aves. Estas interacciones podrían estar relacionadas con la altitud y asociadas también a la demanda de recurso como lo es el contenido proteico de polen y la concentración de azúcares en el néctar. Por lo tanto en este trabajo se busca aportar conocimientos que den respuesta a la relación entre planta-polinizador y condiciones ambientales que influyen en la reproducción y conservación de los agaves de la Sierra Madre Oriental. El propósito de este trabajo es estudiar aspectos de la biología reproductiva de *Agave* subgénero *Agave* en el noreste de la Sierra Madre Oriental.

## **1.2. Objetivo general**

Conocer aspectos de la biología reproductiva de tres especies del género *Agave* subgénero *Agave* en un área del norte de la Sierra Madre Oriental.

### **1.2.1 Objetivos específicos**

- Describir aspectos de la biología floral de tres especies.
- Identificar polinizadores efectivos.
- Evaluar otras formas de reproducción.
- Identificar las especies de agaves que se distribuyen a lo largo del gradiente altitudinal al noreste de la Sierra Madre Oriental.

### **1.3 Hipótesis**

Cambios en altitud implican cambios en la composición florística del género *Agave*, en néctar y de los polinizadores efectivos.

### **1.4 Justificación**

La distribución y existencia de los agaves en México y en el mundo depende de la polinización (Arizaga, 1998; Silva y Eguiarte, 2003). Las investigaciones científicas en este tema generan controversias en la relación planta-polinizador. Es necesario conocer la biología reproductiva de los agaves de México y su entorno para poder generar el conocimiento que dé respuestas a la existencia, propagación, conservación y aprovechamiento forestal y comercial de las especies de agaves en México

## **II. Revisión de literatura**

### ***2.1 Topografía en México***

El territorio mexicano posee una topografía muy variada, el 67% de la superficie continental se eleva a más de 500 msnm y el 50% a más de 1,000 msnm (Waser *et al.*, 1996; Rzedowski, 1978). Las cadenas montañosas de México tienen una importante influencia en la diversidad biológica y en la biogeografía (Challenger, 1998), lo que ha permitido que este país sea uno de los que posee la mayor biodiversidad en el mundo, posicionándolo dentro de los siete países megadiversos (Mittermeier y Goettsch, 1992).

### ***2.2 Familia Agavaceae***

La familia ha sido dividida en nueve géneros taxonómicos, de los cuales se reconocen cerca de 300 especies que se distribuyen en el Continente Americano en ambientes áridos y semiáridos (Borgler *et al.*, 2006). Del total de especies, el 75% se encuentran presentes en México, con un 55% de endemismo (García-Mendoza, 1995). Se considera al género *Agave* el más diverso de la familia Agavaceae, con cerca de 166 especies registradas (Rocha *et al.*, 2006; García-Mendoza y Galván, 1995), razón por la cual México es considerado el centro de mayor diversidad y endemismo en Agavaceae (García-Mendoza y Galván, 1995; Rzedowski, 1993). La diversidad más alta del género *Agave* en México se registra en el centro del país, en el Valle de Tehuacan-Cuicatlán, el Cañón “Barranca de Mezquitlan,” la Sierra Madre Occidental y la Región del Desierto Chihuahuense, colindante con la Sierra Madre Oriental (García-Mendoza, 2002;

Tambutti, 2002), posicionando a México como el centro de origen del género *Agave* (Rzedowski, 1993).

### ***2.3 Agave montana Villarreal***

*Agave montana* es una de las especies que recientemente se describieron del género, fue registrada en los límites del Desierto Chihuahuense en las zonas montañosas (Villarreal, 1996). Se distribuye en los bosques de pino-encino en altitudes entre los 3,200 y 3,400 msnm en las estribaciones de la Sierra Madre Oriental. Está relacionado con *A. gentryi* y *A. parrasana*, ya que presenta un escapo floral grueso de 12-16 cm de diámetro y cubierto de brácteas cóncavas y suculentas, además de que ambas especies son simétricas en la forma de la roseta. Sin embargo, se diferencia de ellas por presentar rosetas más grandes de 1.65 m de diámetro y 1.25 m de altura, un mayor número de hojas (hasta 112 por individuo), hojas panículadas y ovaladas, mayor número de ramas florales (aproximadamente 30 ramas) y brácteas elípticas dentadas de 18-25 cm de largo y 8-12 cm de ancho (Villarreal, 1996). Las características morfológicas y fisiológicas más representativas de *Agave montana* son las siguientes; plantas semélparas, no se reproducen por hijuelos sino que lo hacen por semilla, son protándricas (desarrollan sus estambres antes que los pistilos) y las hojas están dispuestas de 12 a 16 hileras (Villarreal, 1996).

#### **2.4 *Agave gentry*. (Gentry) Ullrich**

*Agave gentry* Ulrich. Fue registrada en el Desierto Chihuahuense y está presente en la Sierra Madre Oriental, Se distribuye en los bosques de pino-encino en elevaciones de 2000-2500 m. Algunas características distintivas son; Rosetas de talla mediana, de hojas de 45-85 cm de largo y 17-26 cm de ancho, generalmente ancho sobre la base, de forma triangular y cóncavas de color verde a verde oscuro. Dientes de 8-12mm de largo y 2-4 cm de separados uno de otro, de color café-grisáceo a oscuros, espina terminal de 4.5-6.5cm de longitud. Presenta un escapo floral de 3-4 m de alto, floración, de 10-28 pedúnculos, flores con filamentos de 70-90 mm de longitud, ovario de color verde 35-55 mm de longitud. (Henrickson y Johnston, 1997).

#### **2.5 *Agave scabra* Salm-Dyck**

*Agave scabra* después de *Agave lechuguilla* más ampliamente distribuida en el noreste de México, en altitudes de 800-1800 m de elevación. Rosetas acaules, usualmente rizomatosas, rosetas de unas 30-40 hojas en la maduras y de 70-100 cm de alto, casi el doble que el ancho, hojas maduras generalmente de 60-110 cm de largo y 12-16 de ancho, de forma rígidas y lanceoladas más anchas en la base. Constrictas justo arriba de la base, fuertemente convexas en la base, planas, ásperas de color verde claro a glauco grisáceo. Dientes en la mitad inferior generalmente deflectos, de 8-15 mm de largo, espina terminal 3.5-6 cm de largo. Inflorescencia de 4-6 m de alto abierta con 8-12 pedúnculos, flores de 60-80 mm de largo, en umbelas densas. Ovarios de 30-40 mm de largo, fruto de 4-5 cm de largo y de 1.7-2.0 cm de ancho, oblongo, semillas más o menos 5 mm de largo y 6-7 mm de ancho (Henrickson y Johnston, 1997).

## **2.6 Biología floral**

En la familia Agavaceae hay una gran diversidad de morfologías florales y de polinizadores como murciélagos, colibríes, abejas y palomillas (Eguiarte *et al.*, 2000). Sus representantes poseen una amplia gama de estrategias reproductivas (Pellmyr *et al.*, 1996) y variaciones en la morfología floral entre muchas de sus especies, pero en general la mayoría de sus flores presentan colores que van desde el verde claro al amarillo y en algunos casos rojo. La producción de polen y néctar es principalmente de noche con concentraciones de azúcares bajas entre 12 y 25 °Brix (Rocha *et al.*, 2006). La mayoría de las especies del género *Agave* son protándricas, con una mayor producción de polen y néctar antes de que el pistilo esté receptivo. También presentan olores similares a frutas maduras y un alto contenido proteico en el polen (Howell, 1972; Gentry, 1982; Eguiarte *et al.*, 2000; Slauson, 2001). Estas adaptaciones florales de las especies del género *Agave* permiten que se establezcan tendencias a polinizadores quiropterófilos (Faegri y Van Der Pijl 1966, 1979), dado que las interacciones entre planta y polinizador están influenciadas por factores como la evolución de la estructura, modelos reproductivos y estructura demográfica (Rocha *et al.*, 2006).

## **2.7 Estudios de polinización de agaves**

Los primeros estudios de polinización realizados en los agaves se desarrollaron en 1970 en los Estados Unidos de América, el agave más abundante fue polinizado por murciélagos y moscos (Howell, 1972; Faegri y Van Der Pijl, 1979; Gentry, 1982). Otros estudios como los de Schaffer y Schaffer (1977), demuestran que especies de



*Agave* del subgénero *Littea* son polinizadas por insectos y aves, principalmente abejas y colibríes (Rocha *et al.*, 2006).

Recientes estudios en la ecología de la polinización del género *Agave*, indican que *A. angustifolia* con distribución en el Salvador, Honduras, el Centro de Sonora y noreste de México, florece desde enero hasta finales de mayo, con un pico de floración en marzo y una producción de néctar de cerca de 180 ml por noche. *A. subsimplex* en el noreste de México, florece a principios de abril y finales de mayo con una producción de néctar de cerca de 40 ml por noche. Ambas especies presentan concentraciones de néctar muy similares (*A. angustifolia* 18–26% y *A. subsimplex* 22–25%). Estos estudios de polinización demuestran que *Leptonycteris curasoae* es el polinizador más efectivo en *A. angustifolia*, mientras que para *A. subsimplex* los polinizadores más efectivos fueron abejas y avispas (Rocha *et al.*, 2006).

Otros estudios de biología floral muestran que *A. marmorata* es visitado por murciélagos durante la noche pero no es considerado como un polinizador efectivo, en cambio durante el día es visitado por colibríes con un 50.2% de visitas y un 42.5% por nueve especies de aves siendo el género *Icterus* el polinizador más eficiente y el 7.3% restante por otros visitantes de hábitos diurnos (Ornelas *et al.*, 2002).

### **III. Metodología**

#### ***3.1 Zona de estudio***

El Cerro El Potosí forma parte de la Sierra Madre Oriental, se localiza en el municipio de Galeana, en el estado de Nuevo León. El acceso es por la Carretera Central (57), a la altura del kilómetro 110 del tramo, Saltillo-Matehuala. El área de estudio se ubica en las coordenadas N 24°53'67'', W 100°16'83'' y N 24°54'77'' , W 100°15'45'', en una altitud que va desde los 1500 hasta los 3700 m. La vegetación que predomina es bosque de pino, con un clima Bsk (seco estepario frío) en la parte superior de la montaña y templado con lluvias de verano (Cw) en la parte inferior, la temperatura media anual es de 19 °C y la precipitación media anual son 393 mm. A partir de los 2800 m se presentan regularmente heladas en invierno y en la cima cada año se presenta agua congelada al menos por unos días. Los vientos dominantes son del norte. (INEGI, 2000).

##### ***3.1.1 Selección del área de estudio y de especies***

Se realizaron recorridos por el área de acceso a la cima del Cerro El Potosí, seleccionando los sitios de estudio, se tomaron como base poblaciones de agaves de fácil acceso y en las que al menos 15 individuos estuvieran en floración. El área de estudio se dividió en tres zonas altitudinales, en cada una de ellas se identificó las especies de agaves y se establecieron sitios de muestreo para cada especie.

### ***3.2 Ecología reproductiva***

Con el propósito de conocer las estrategias e interacciones reproductivas de los agaves presentes en el noreste de México, sobre la Sierra Madre Oriental, se experimentó en transectos altitudinales, con el fin de comparar las similitudes y diferencias en relación a ecología reproductiva de cada especie estudiada. Los parámetros determinados fueron los siguientes; biología reproductiva (polinizadores efectivos y visitantes florales), biología floral (tiempo de antesis, producción de néctar, concentración de azúcar y contenido proteico de polen), condiciones ambientales de distribución (altitud, clima, pendiente, vegetación y orientación geográfica).

#### ***3.2.1 Biología reproductiva***

Para determinar la biología reproductiva, se evaluaron los polinizadores efectivos y los visitantes florales. Para cada especie en estudio, se montó el experimento que a continuación se describe:

#### ***3.2.2 Experimentos de polinización***

##### **3.2.2.1 Tratamientos**

- 1) *Polinización manual cruzada*. Consistió en llevar polen fresco a flores con estigma receptivo, es decir, aquel que supera en altura al estambre de la flor y presenta segregación de líquido estigmático. El polen usado en la cruzada fue de plantas de agave de la misma especie, localizadas a más de 100 m de distancia

una de otra, para evitar cruzas entre individuos hermanos. El pedúnculo floral fue etiquetado y tapado con una bolsa de organza de 30 x 30 cm para excluir a los visitantes y evitar la polinización natural.

2) Autopolinización. Este tratamiento consistió en colocar una bolsa de organza permanentemente en los pedúnculos florales de los agaves estudiados, para aislarla de polinizadores naturales durante todo su periodo de floración.

3). Control. Este tratamiento fue la referencia a todo el experimento y consistió en colocar una etiqueta en los pedúnculos florales expuestos a este tratamiento, para identificarlo como control, este fue expuesto a todos los visitantes tanto de hábitos diurnos como nocturnos, durante todo el tiempo de antesis.

4) Polinización entomófila. (Exclusión de vertebrados de hábitos nocturnos y diurnos). En este tratamiento el objetivo fue excluir aves y mamíferos que visitaron las flores del *Agave*, y permitir la entrada a insectos solamente. La exclusión consistió en colocar una bolsa de malla metálica con una abertura de 2 cm, permitiendo el paso solo a insectos con una talla no mayor a 2 cm de longitud, la exclusión se efectuó durante todo el tiempo de antesis.

5) Exclusión diurna. Se colocó una bolsa de organza en los pedúnculos florales, durante todo el día, evitando la entrada a visitantes de hábitos diurnos. Al inicio de la noche la bolsa fue retirada permitiendo la entrada a visitantes nocturnos. Este proceso se repitió hasta el término del tiempo de antesis.

6) Exclusión nocturna. Este tratamiento consistió en colocar una bolsa de organza en los pedúnculos florales durante la noche, con el fin de evitar la entrada a visitantes de hábitos nocturnos, después al amanecer fue destapada, permitiendo la entrada a visitantes de hábitos diurnos.

### ***3.3 Identificación de visitantes florales y polinizadores eficientes***

Se realizaron conteos directos (focales) de visitas a los agaves en estudio, en lapsos de una hora. El propósito fue identificar especies y número de los visitantes florales.

### ***3.4 Observaciones directas o focales***

Las observaciones directas o focales se realizaron a una distancia de 15 m de cada *Agave* en estudio, ocultos en arbustos evitando ser detectados por los visitantes florales e influir en su conducta. Durante cada uno de los focales se registró la siguiente información; Especie visitante y frecuencia de visitas, hora y tiempo de estancia en la inflorescencia, conducta durante la visita. Cada focal tuvo una duración de una hora y se efectuó a diferentes horas del día, apoyado de evidencia fotográfica.

Para calcular la abundancia relativa de visitantes diurnos (ARVD) y visitantes nocturnos (ARVN), se utilizaran las siguientes fórmulas:

$$1) \text{ ARVD} = \frac{\text{Total de visitas diurnas}}{\text{H/ Día}} \times 100$$

H/ Día

$$2) \text{ ARVN} = \frac{\text{Total de visitas nocturnas}}{\text{H/ Día}} \times 100$$

H/ Día

### ***3.5 Biología floral***

Para conocer la biología floral de cada una de las especies estudiadas se realizó lo siguiente:

#### ***3.5.1 Determinación de tiempo de antesis***

Para determinar el periodo necesario en el desarrollo de los elementos de las flores: partes masculinas y femeninas en los agaves estudiados, se generó una base de datos de información secuencial de las mediciones de crecimiento de estambres y pistilos, de seis flores por agave. En intervalos de seis horas en las 24 horas.

### ***3.5.2 Medición de producción de néctar y concentración de azúcar***

Para medir estos dos parámetros de biología floral, se hizo lo siguiente; se seleccionaron seis flores en cada una de las tres plantas de agaves en inicio de floración, dichas seis flores se identificaron con etiquetas. En intervalos de seis horas se tomaron medidas de volumen de néctar y concentración de azúcar, utilizando como instrumento de colecta, una jeringa de 1ml de volumen y un refractómetro de campo marca Vee Gee modelo ABT-32, para medir la concentración de azúcares en grados Brix.

### ***3.5.3 Cuantificación de óvulos***

Con el propósito de conocer el promedio de semillas que puede llegar a producir un fruto maduro. Se colectaron 10 ovarios a los que posteriormente se contabilizó el total de óvulos para después obtener un promedio de óvulos por ovario. Este proceso se efectuó a cada agave estudiado.

### ***3.5.4 Análisis estadístico***

Mediante análisis en el programa STATGRAPHICS PLUS 2.0 para Windows, se obtuvo la tasa de producción de semillas (*Seed-Set* por sus siglas en inglés) y la tasa de producción de frutos (*Fruit-Set* por sus siglas en inglés). Los resultados de los tratamientos fueron analizados con un análisis de varianza (ANOVA) con una probabilidad de 0.05.

Mediante este programa se corrió la prueba de (ANOVA) de una vía con los datos obtenidos del *Seed-set* y *Fruit-set*, por separado para determinar la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos, también se utilizó para realizar pruebas de comparación de las medias entre los tratamientos mediante la prueba de rangos múltiples.



#### IV. Resultados

Los resultados en este trabajo arrojan información de distribución, aspectos florísticos y reproductivos de tres especies de agave, en relación a la altitud donde se presentan.

##### ***4.1 Distribución de Agave montana, Agave gentryi y Agave scabra, en un transecto altitudinal sobre el Cerro El Potosí (Sierra Madre Oriental).***

Se generó un transecto en un rango altitudinal de los 1600 a los 3750 m, donde se registró la distribución de tres especies: *Agave montana* de 3000 a 3600 m, *Agave gentryi* con una distribución de 2000 a los 2800 m y *Agave scabra* de 1600 a 2500 m (Figura 1). Por último se localiza en rangos altitudinales de 1600 a 2500 m a *Agave scabra* quien se distribuye con poblaciones densas en las partes más bajas 1600 m, en pendientes poco prolongadas.

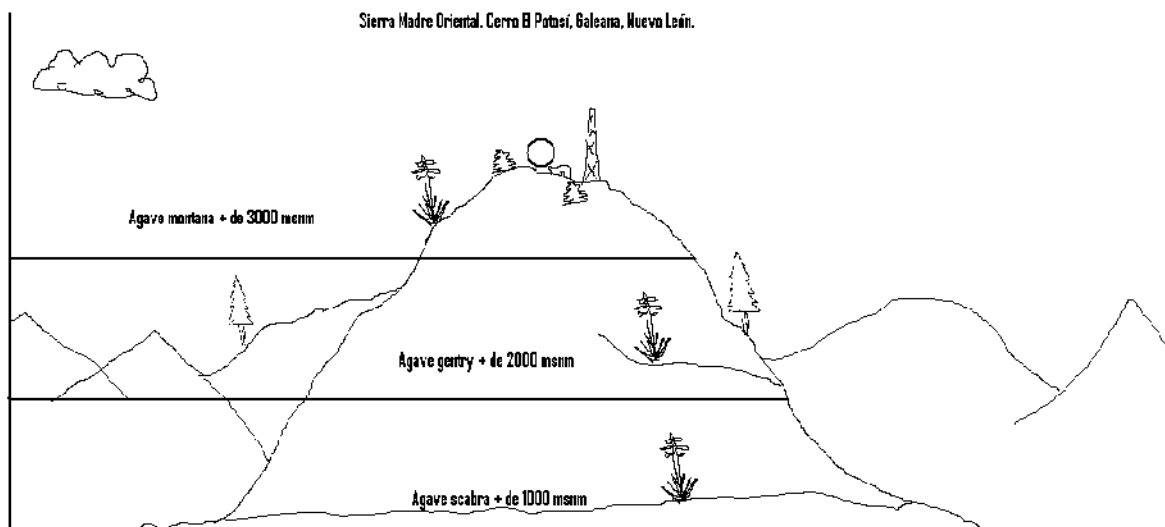


Figura 1. Distribución de agaves, en el cerro El Potosí, sobre la Sierra Madre Oriental.

## 4.2 Biología floral

### 4.2.1 Tiempo de antesis

Se determinó el tiempo de antesis de tres especies de agave: *Agave montana*, con un tiempo de antesis de 192 horas, *Agave gentry*, 108 horas y *Agave scabra* un tiempo de antesis de 96 horas. (Ver Figura. 2). Las tres especies estudiadas presentaron desfases en los tiempos de floración, *Agave montana* a 3300 m, florece de mayo a junio, *Agave gentry* a 2500 m, florece de marzo a abril y *Agave scabra* a 1800 m florece de junio a julio, tal y como se presenta en la (Cuadro 1).

Cuadro 1. Periodos de floración

<b>Especies</b>	<b>Altitud</b>	<b>Periodo de floración</b>
<i>Agave montana</i>	3300 m	Mayo- Junio
<i>Agave gentry</i>	2500 m	Marzo-Abril
<i>Ageve scabra</i>	1800 m	Junio-Junio

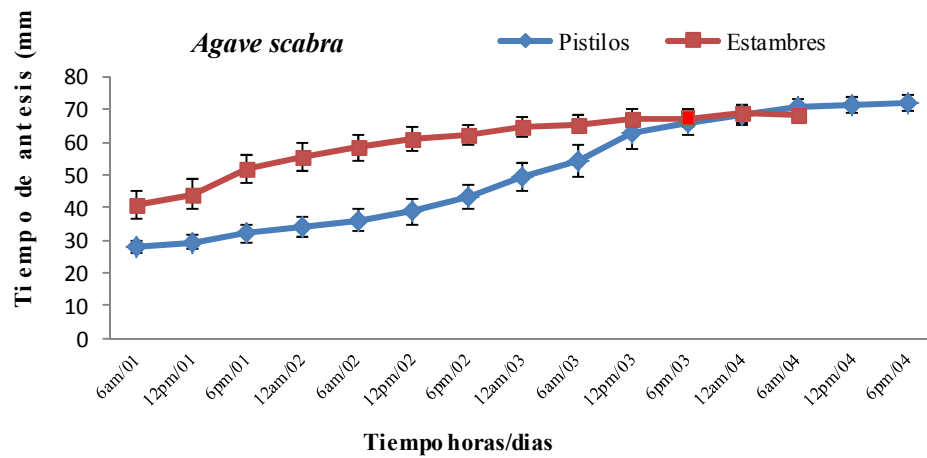
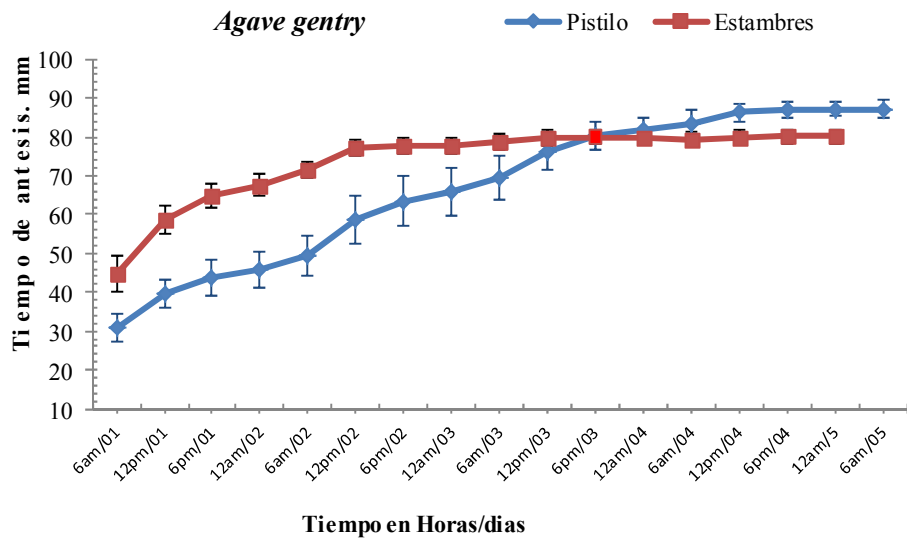
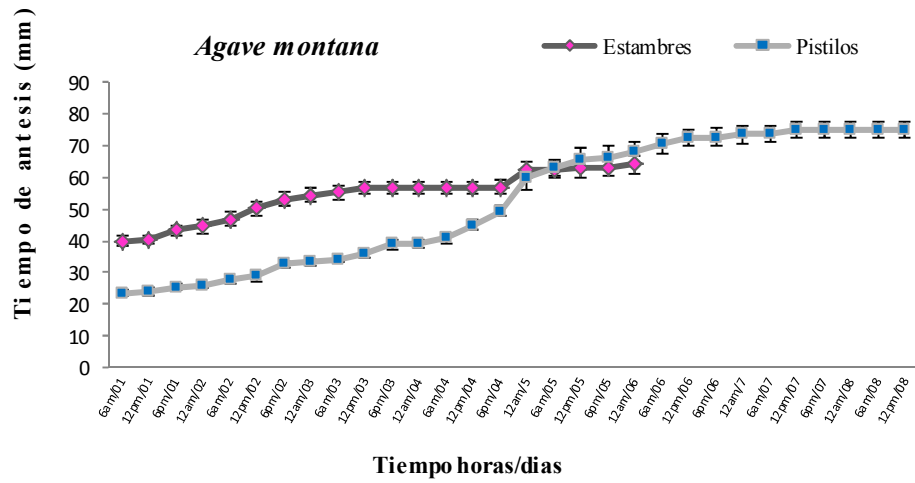


Figura. 2. Tiempo de antesis de *Agave montana*, *Agave gentry* y *Agave scabra*. Los puntos rojos indican el tiempo en el que la flor pasa de su etapa estaminada a su etapa pistilada y en la que el pistilo inicia su receptividad.

*Agave montana*, a diferencia de las otras dos especies presenta un tiempo de floración prolongado en tiempo, además sus periodos en las que presenta su fase estaminada y fase pistilada son iguales, 96 horas en fase estaminada y 96 horas en fase pistilada. En el caso de *Agave gentry* presenta una fase estaminada de 72 horas y una fase pistilada de 36 horas y en *Agave scabra* el tiempo de antesis es de 96 horas, con una fase estaminada de 72 horas y una fase pistilada 24 horas.

#### **4.2.2 Producción de néctar**

El volumen de néctar promedio producido por las tres especies de agaves es muy similar

*Agave montana* produce un promedio de 0.0976 ml, (N=9 ± E.E. 1.81) en su periodo de antesis. *Agave gentry*, un promedio de 0.0999ml, (N=9 ± E.E. 2.79) y *Agave scabra* un promedio de 0.128ml, (N=9 ± E.E. 3.73).

La tendencia en la producción de néctar con respecto al tiempo sigue patrones distintos en las tres especies de agaves. *Agave montana*, incrementa su producción desde la media noche hasta las 12 del mediodía, después de esa hora disminuye su producción. A diferencia de *Agave gentry* que produce néctar durante horas diurnas y disminuye su producción durante las horas nocturnas. Por último *Agave scabra* produce néctar tanto en horas diurnas como nocturnas principalmente durante la fase estaminada, con una mayor producción antes de que inicie la dehiscencia de los estambres y la fase pistilada. En la Figura 3, se presentan las gráficas de producción de néctar de las tres especies estudiadas.

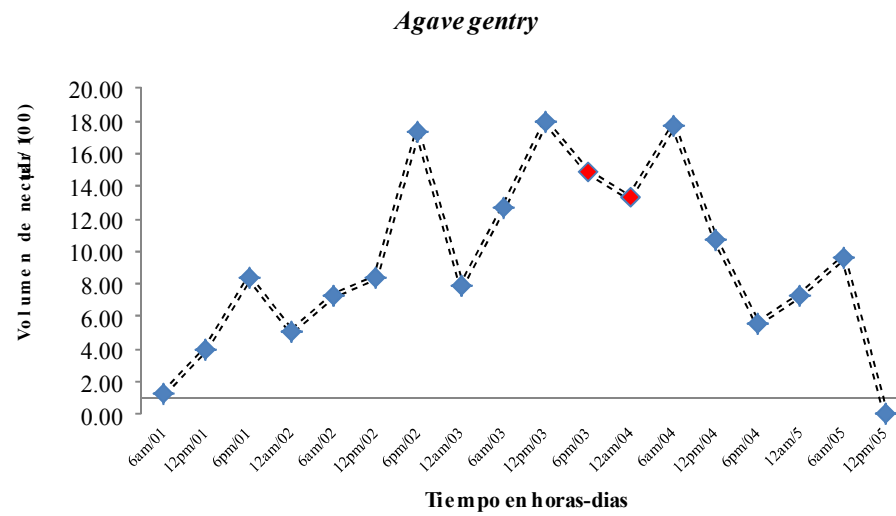
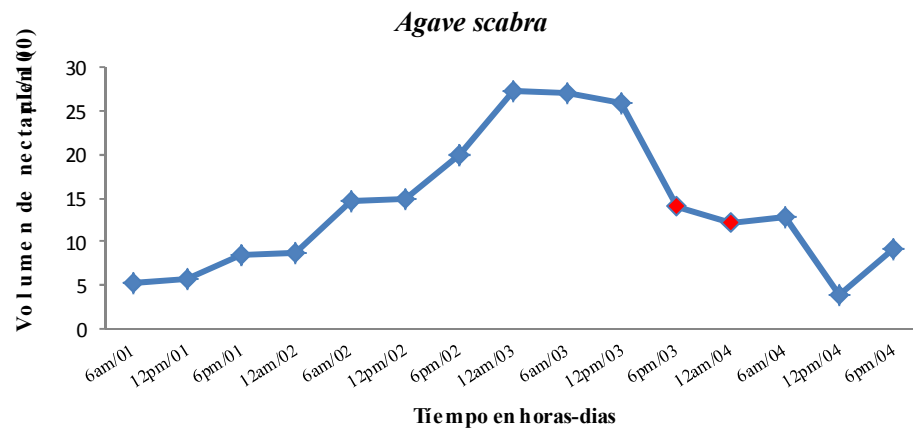
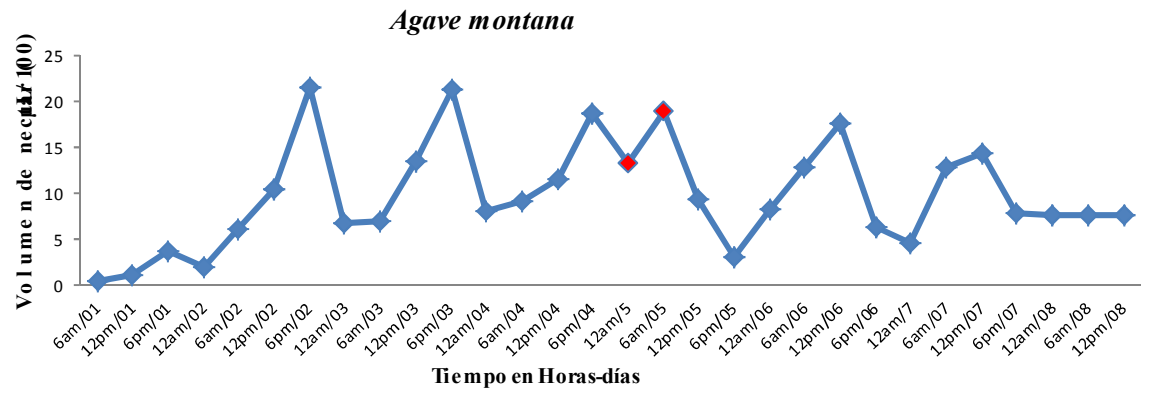


Figura 3. Las gráficas muestran el volumen de néctar producido durante el periodo de antesis de *Agave montana*, *Agave gentry* y *Agave scabra*. Los puntos rojos indican el tiempo en el que la flor deja su fase estaminada e inicia la fase pistilada.

### 4.2.3 Concentración de azúcar

*Agave montana*, presenta elevadas concentraciones de azúcar entre las 12:00 am las 12:00 pm, después del medio día la concentración disminuye. Esta especie presenta una concentración promedio de 17.48° Brix ( $N=9 \pm E.E. 2.71$ ). ver Figura 4.

*Agave gentry*, presenta una concentración elevada en horas diurnas y nocturnas, sólo durante la fase pistilada ya que después de la dehiscencia de los estambres la concentración disminuye notablemente. Presenta una concentración promedio de 17.89 ° Brix ( $N=9 \pm E.E. 3.26$ ). ver Figura 4.

*Agave scabra*, presenta una concentración elevada con un incremento continuo durante la fase estaminada de la flor con un valor máximo de 24°Brix y un promedio de producción de 15.50 ° Brix ( $N=9 \pm E.E. 4.19$ ). Después de que la flor inicia su fase pistilada la concentración disminuye notablemente. Ver figura. 4.

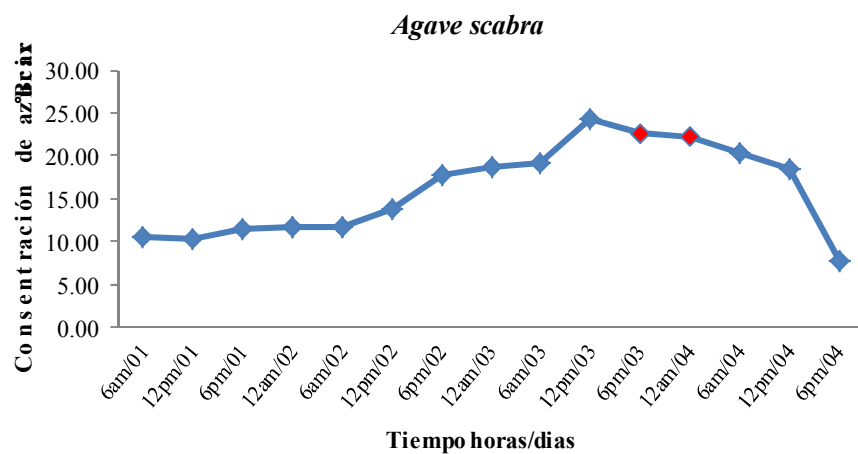
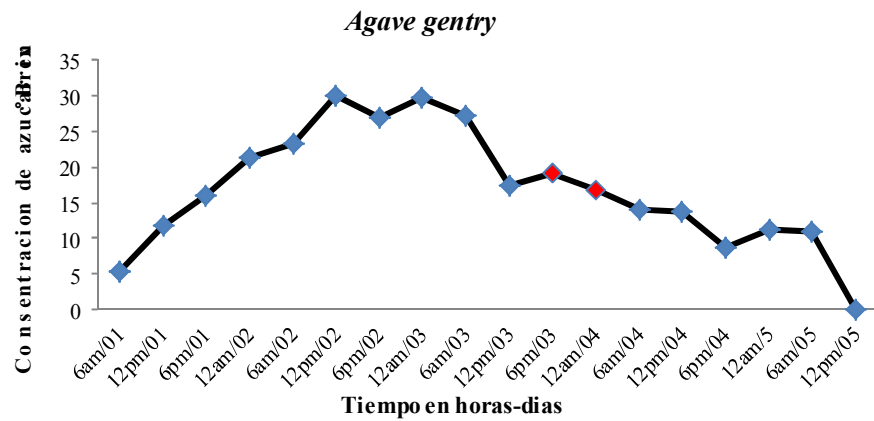
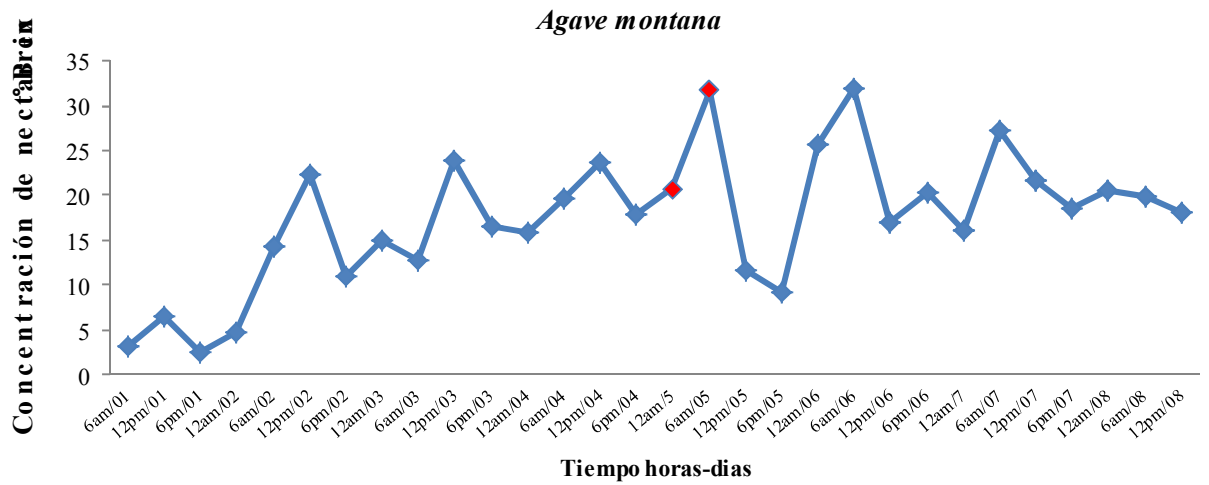


Figura. 4. Las gráficas presentan la concentración de azúcar de *Agave montana*, *Agave gentry* y *Agave scabra*. Los puntos rojos representan el tiempo en el que la flor de los agaves termina su fase estaminada e inicia la fase pistilada.

#### 4.2.4 Cuantificación de óvulos

*Agave montana*, presenta un promedio de óvulos por ovario de 636.5 óvulos ( $N = 10 \pm EE = 19.14$ ), *Agave gentry*, obtuvo un promedio de 554.6 óvulos ( $N = 10 \pm EE = 6.98$ ) y *Agave scabra*, un promedio de 433.4, ( $N = 10 \pm EE = 6.54$ ). Por los que se podría decir que los ovarios de las tres especies necesitan un promedio de granos de polen igual al promedio de óvulos, para poder ser fecundadas en un 100 % de efectividad. Ver cuadro 2.

Cuadro 2. Cuantificación de Óvulos, *Agave montana*, *Agave gentry* y *Agave scabra*

<i>Agave montana</i>		<i>Agave gentry</i>		<i>Agave scabra</i>	
N	10	N	10	N	10
Promedio	<b>636.5</b>	Promedio	<b>554.60</b>	Promedio	<b>433.40</b>
Variación M	3298.28	Variación M	438.49	Variación M	384.93
Desvest	57.43	Desvest	20.94	Desvest	19.62
Error	19.14	Error	6.98	Error	6.54

### 4.3 Biología reproductiva

#### 4.3.1 Visitantes florales

Se determinó la tasa de visitas florales diurna y nocturna, encontrando los siguientes resultados. En *Agave montana* una tasa de visitantes diurnos con una frecuencia relativa de 13.69, y un E.E. 0.783 (E.E.=Error Estándar), visitantes nocturnos con una frecuencia relativa de 14.44, E.E. 0.701, de estos últimos el que más visito flores fueron las palomillas de hábitos nocturnos con una frecuencia relativa de 7.98, E.E. 0.349.



En el caso de *Agave gentry* se determinó una frecuencia relativa de visitantes diurnos de 158.76, E.E 4.196 y una frecuencia relativa de visitantes nocturnos de 116.64, E.E 4.228, de los visitantes diurnos quien tuvo mayor visitas fueron las aves (colibrís), con una frecuencia relativa de 51.66, E.E. 1.023, y de los visitantes nocturnos los que más visitaron fueron las palomillas, con una frecuencia relativa de 77.28, E.E. 1.333.

Para *Agave scabra*, se registró una tasa de visita diurnas de 59.29, E.E. 1.719 y visitantes nocturnos con una frecuencia relativa de 17.64, E.E. 1.630. Siendo aves e insectos quienes presentaron mayor tasa de vista, aves 14.65, E.E. 0.33, insectos del orden Hymenoptera de hábitos diurnos quienes presentaron una tasa de visitas mayor 15.75, E.E. 0.331.

#### 4.3.2 Polinizadores efectivos

Los tratamientos estudiados y evaluados en los experimentos de exclusiones de polinizadores y polinizaciones cruzadas arrojaron los siguientes resultados.

#### *Fruit-set (Producción de frutos) Agave montana*

Los tratamientos que obtuvieron mejores resultados en producción de frutos o fruit-sets fueron: Polinización manual cruzada con un 64.62%, seguido del tratamiento control con un 48.13%, de los otros cuatro tratamientos el que sobre salió fue el tratamiento exclusión de vertebrados con un 41.21%, seguido del tratamiento diurno con un seed-set de 21.01%, y polinización nocturna fue la que presentó un valor menor (14.13%) Ver Figura 5. El análisis de varianza demostró una diferencia significativa para los 6 tratamientos ( $F= 4.157$ , G.L.= 17,  $P= 0.028$ ) a un nivel de confianza del 95%.

Las pruebas de medias indican que el tratamiento con mayor éxito en producción de frutos es la exclusión de vertebrados (Figura 5).

*Seed-set (Producción de semillas) Agave montana*

En este experimento los tratamientos que tuvieron mayor producción de semillas fueron la de cruza manual con un 56.66% de Seed set, el control con un 27.51 % de Seed set, la exclusión de vertebrados con un 16.24% de Seed set, y el tratamiento que obtuvo un Seed set menor fue el nocturno con un 7.52%. El análisis de varianza determinó una diferencia significativa en los seis tratamientos, donde el tratamiento exclusión de vertebrados es el que presenta una mayor eficiencia en la producción de semillas seed-set. (Figura 5).

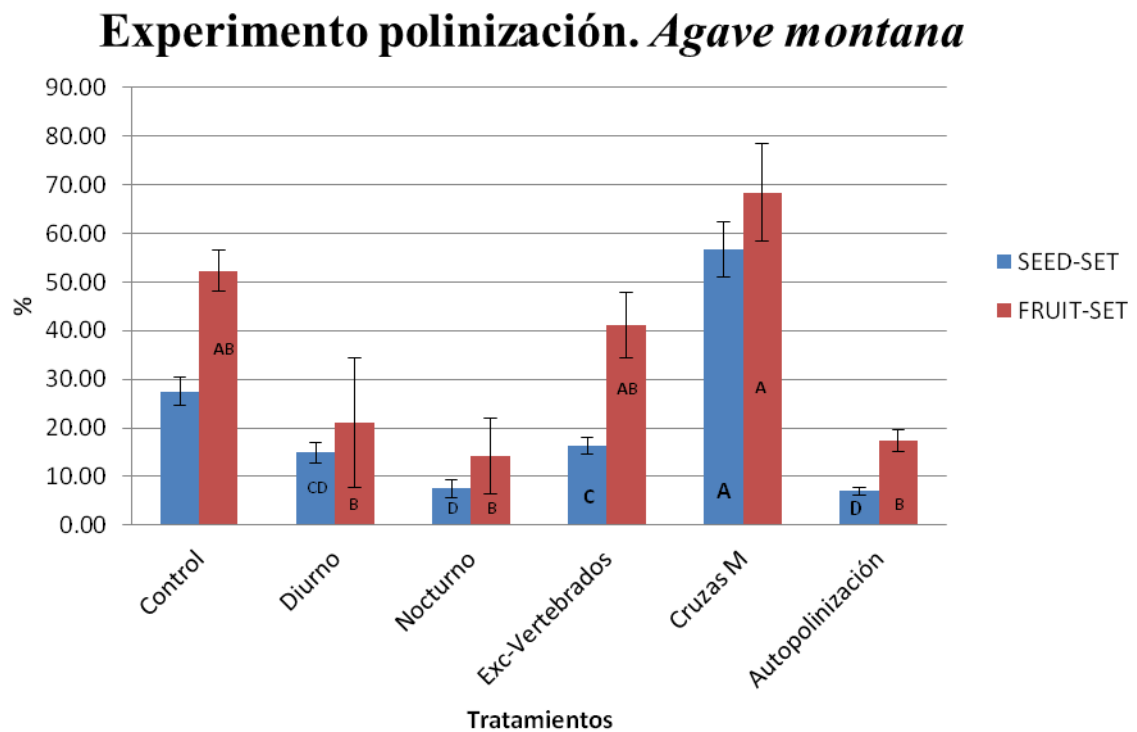


Figura 5. Esta grafica muestra la tasa de producción de semillas (Seed-set) representada por las barras azules. Y la tasa de producción de frutos (Fruit-set) representadas por las barras rojas. Las líneas horizontales representan el error estándar.

#### *Fruit-set (Producción de frutos) Agave gentry*

Los mejores resultados en fruit-set para *Agave gentry* se obtuvieron en la polinización manual cruzada con un 44.51%, seguido del tratamiento control con un 53.62%, de los otros cuatro tratamientos el que sobre salió fue el tratamiento nocturno con un 38.59%, seguido del tratamiento diurno con un fruit-set de 23.24%. El tratamiento exclusión de vertebrados fue el que presentó una menor % de fruit-set 17.08%, junto con el tratamiento autopolinización con un fruit-set de 20.89%. El análisis de varianza demostró que no hay una diferencia significativa para los 6 tratamientos ( $F= 2.09$ , G.L.= 17,  $P= 0.149$  a un nivel de confianza del 95%). (Figura 6).

#### *Seed-set (Producción de semillas) Agave gentry*

En el experimento de polinización los tratamientos que tuvieron mayor éxito en la producción de semillas fueron: Cruzas manuales con un 61.19 % de seed set, control con un 57.49 %, tratamiento diurno con un 56.67% y el tratamiento nocturno con un 52.43 %. Los tratamientos con una producción de seed-set menor fueron, el tratamiento exclusión de vertebrados con un 15.79 % y la autopolinización con 21.38 %. El análisis de varianza determinó que hay una diferencia significativa para los seis tratamientos siendo el tratamiento diurno el que presenta una mayor eficiencia en la producción de semillas seed-set. (Figura 6).

## Experimento polinización. *Agave gentry*

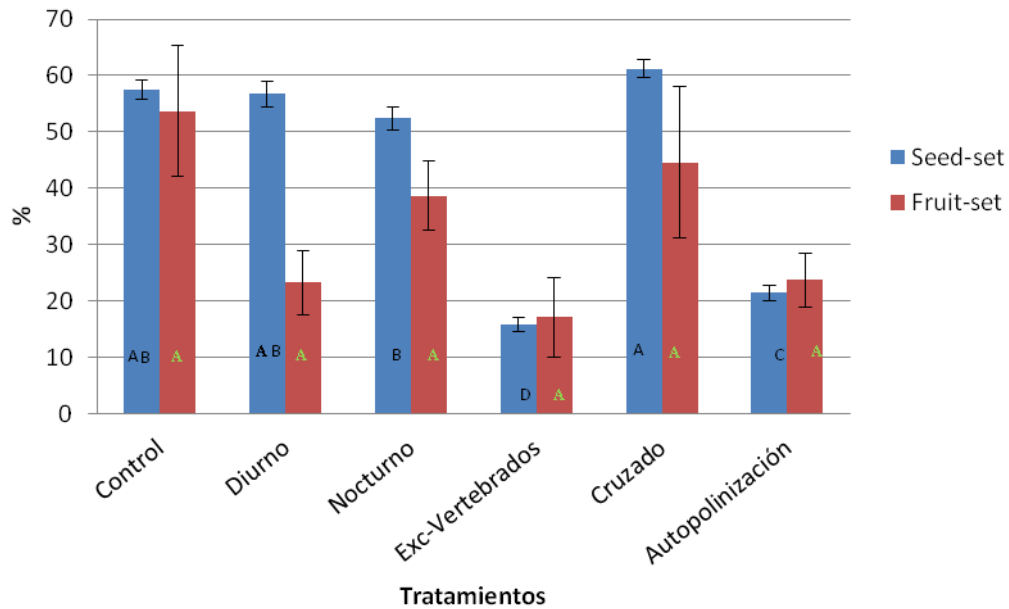


Figura 6. Esta gráfica muestra la tasa de producción de semillas (Seed-set) representada por las barras azules. Y la tasa de producción de frutos (Fruit-set) representadas por las barras rojas. Las líneas horizontales representan el error estándar.

### *Fruit-set (Producción de frutos) Agave scabra.*

Los resultados para *Agave scabra* que obtuvieron mejores resultados en producción de frutos o fruit-set fueron: Polinización manual cruzada con un 74.22% de fruit seed seguido del tratamiento nocturno con un 54.88% y tratamiento control con un 52.78% de los otros tres tratamientos el que más sobre salió fue el tratamiento diurno con un 46.011%, también el tratamiento exclusión de vertebrados con un fruit-set de 34.84%. La autopolinización presentó una eficiencia menor de fruit-set 27.82%. Ver figura 7. El análisis de variancia demostró que no hay una diferencia significativa para los 6 tratamientos ( $F= 0.95$ , G.L.= 13,  $P= 0.500$  y un nivel de confianza del 95%).

*Seed-set (Producción de semillas) Agave scabra.*

El tratamiento que presentó la mayor producción de semillas fue cruza manual con un 39.91% de seed set, control con un 30.68 %, tratamiento diurno con un 29.99% y el tratamiento nocturno con un 23.47%. Los tratamientos con una producción de seed-set menor fueron, el tratamiento exclusión de vertebrados con un 2.91% y Autopolinización con 17.73%. El análisis de varianza determinó que hay una diferencia significativa para los seis tratamientos siendo el tratamiento diurno el que presenta una mayor eficiencia en la producción de semillas seed-set. (Figura 7).

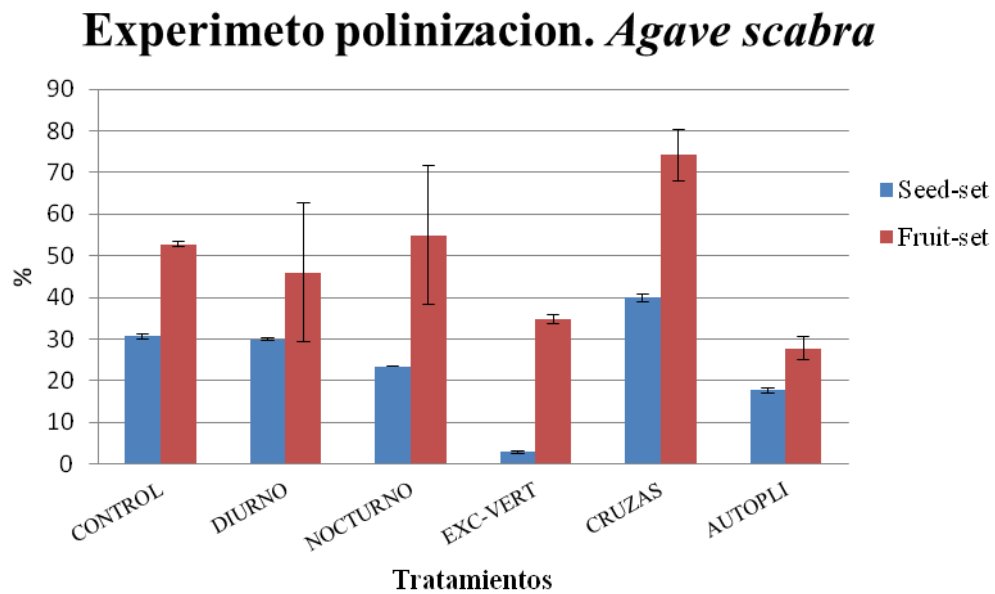


Figura 7. Esta gráfica muestra la tasa de producción de semillas (Seed-set) representada por las barras azules. Y la tasa de producción de frutos (Fruit-set) representadas por las barras rojas. Las líneas horizontales representan el error estándar.

## **V. Discusión**

Los resultados en este trabajo ayudaran a comprender como la altitud influye en los parámetros florales y conductas.

Uno de los parámetros florales que se cree está influenciado por la altitud, es el promedio producido de óvulos o semillas inmaduras, donde a mayor altitud la producción de óvulos es mayor y a medida que la altitud desciende también desciende el promedio de óvulos producidos y por consiguiente de semillas.

A mayor altitud el tiempo de antesis en los agaves se alarga, como es el caso de *Agave montana* quien a 3300 m con climas extremosos y temperaturas bajas principalmente, presento un tiempo de antesis de 192 horas, mucho mayor en comparación con *Agave gentry* y *Agave scabra*, donde se aprecia una relación directa entre la altitud y el tiempo para las tres especies, *Agave gentry* requiere 108 horas y *Agave scabra* solo 96 horas. Esta diferencia en tiempo y espacio puede estar relacionada a la especie o bien a las condiciones ambientales.

Otro comportamiento que puede tener una relación con la altitud es el tiempo de maduración de las flores, principalmente en sus órganos sexuales (estambres y pistilos) es evidente que ha mayor altitud ejemplo, *Agave montana* la maduración de estambres

con respecto a pistilos presenta tiempos muy similares, prácticamente igual y a medida que desciende la altitud como el caso de *Agave gentry* y *Agave scabra*, el periodo de madurez de estambres es mayor a la de los pistilos. Este comportamiento puede ser que esté implicado en la selección del polinizador efectivo para cada una de las tres especies estudiadas en el gradiente altitudinal.

Al parecer la altitud no influye en la producción de néctar ya que las tres especies producen promedios similares. Donde sí hay una desigualdad es en la tendencia con respecto al horario del volumen producido. *Agave montana* por ejemplo, incrementa su producción desde la media noche hasta el mediodía, después de esa hora disminuye su producción, este comportamiento puede favorecer a polinizadores de hábitos tanto nocturnos como diurnos. A diferencia *Agave gentry* produce néctar durante horas diurnas y disminuye su producción durante las nocturnas, esto indica que favorece a polinizadores de hábitos diurnos. Por último *Agave scabra* quien produce néctar tanto en horas diurnas como nocturnas, ofrece recurso a polinizadores de hábitos nocturnos como diurnos.

Otro de los parámetros en los que surgen cambios con respecto a la altitud, es la concentración de azúcar. *Agave montana* por ejemplo, incrementa su concentración en el periodo de las 12 de la media noche a las 12 del medio día precisamente en este lapso de tiempo es cuando los vientos están más estáticos según lo observado durante los ocho días de estudio en el sitio, además coincide con la actividad de las aves por las mañanas y de algunos insectos por las noches. *Agave gentry* y *Agave scabra*, ofrecen concentraciones elevadas de azúcar en néctar durante horas diurnas y nocturnas, abiertas a cualquier polinizador. En estas dos últimas se aprecia un comportamiento diferente en

los picos de concentraciones más altos y que puede estar relacionado con su éxito reproductivo. *Agave gentry* da su mayor concentración antes de que inicie la fase pistilada y poco después de que los estambres estén maduros. A diferencia *Agave scabra* tiene su mayor concentración después de que inicia la fase pistilada. Estos comportamientos sin duda están relacionados con las etapas de madurez del polen en cada especie, permitiendo llamar la atención del agente polinizador precisamente cuando el polen está listo para ser transportado.

#### *Polinizadores eficientes.*

Lo representado en la gráfica 4, 5 y 6 de *fruit-set* y *seed-set*, en los experimentos de polinización para las tres especies, indica que el polinizador efectivo no es el que cuaja o forma más frutos sino el que fecunda una mayor cantidad de óvulos y por ende produce una mayor cantidad de semillas fértiles. Por ejemplo para el caso de *Agave montana*, serían los insectos ya que son los que forman más semillas. En el caso de *Agave gentry* el polinizador que más semillas fértiles forma, está entre los tratamiento diurno y nocturno, descartando a insectos de talla pequeña ya que ese tratamiento produjo un porcentaje menor de semillas. En *Agave scabra* el polinizador eficaz sería uno de hábitos diurnos, tomando en cuenta lo anterior.

Dentro del gradiente altitudinal de 1600 a 3750 m, se determinó la distribución de *Agave montana* especie distribuida a mayor rango altitudinal 3000 a 3500 m, presentes en la Sierra Madre Oriental. Descrita con anterioridad por Villarreal (1996) quien la hubica en altitudes de 3400 m, otro dato que uvica a este especie en altitudes altas fue el



trabajo de Biología de la Polinización de *Agave montana* (Agavaceae). Realizado en Miquiguana, Tamaulipas a 3000 m (Ramírez-Gamez, en proceso). Con estos antecedentes podemos determinar que *Agave montana* es una especie de altitudes altas, capaz de soportar climas extremos.

Otra especie registrada en el gradiente altitudinal es *Agave gentry* quien presenta una distribución entre los 2000 a 2600 m (Henrickson y Johnston. 1997). Otro antecedente que ubica a esta especie en dichos rangos altitudinales es el realizado por Castillo (2010) quien trabajó con Biología Reproductiva de *Agave gentry*.

Por último se determinó la distribución de *Agave scabra* quien presenta una población con una gran distribución siendo la que se presenta en altitudes inferiores a 1200 m y altitudes superiores a los 2500 m.

Es evidente que las tres especies se distribuyen en rangos de altitud diferentes por lo tanto presentan adaptaciones y características distintas una de otra.

## **VI. Conclusión**

*Agave montana*, se distribuye en rangos altitudinales de 3000-3600 m. y presenta un síndrome de polinización nocturna, principalmente esfingidos y palomillas del orden Lepidóptera. Estas últimas fungen como polinizadores efectivos.

*Agave gentry*, se distribuye en un rango altitudinal de 2000-2800 m y presenta un síndrome de polinización diurna, principalmente por aves del género *Eugenes*.

*Agave scabra*, se distribuye en un rango altitudinal de 1600-2500 m y presenta un síndrome de polinización diurna, siendo abejas y abejorros del orden Hymenoptera los que fungen como polinizadores efectivos.

Tomando en cuenta los resultados de los estudios a cada una de las tres especies de agaves podemos concluir que efectivamente cambios en altitud implican cambios en la composición florística y reproductiva del género agave.

## VII Bibliografía

Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, E. Ramírez y E. Vega. 2000. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany* 87: 1011-1017.

Arizaga, S. 1998. Biología Reproductiva de *Agave macroacantha* Zucc. en Tehuacan, Puebla. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias.

Begon M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, populations and communities*. 3rd ed. Blackwell Science Ltd., Cambridge, Massachusetts, USA. 1068pp

Bogler, D., J. C. Pires y J. Francisco-Ortega. 2006. Phylogeny of Agavaceae based on *ndhF*, *rbcL*, and ITS sequences: implications of molecular data for classification. *Aliso* 22: 313-328.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, pasado, presente y futuro. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 847 pp.

- Eguiarte, L. E., V. Souza y A. Silva. M. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México 66: 131–150.
- Faegri, K. y L. Van Der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. 3rd ed. Pergamon, Press. London, Oxford. Great Britain. 244-248 pp
- García, A. y R. Galván. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 56: 7-24.
- García, A. 1995. Riqueza y endemismo de la familia Agavaceae en México. En: Linares E., P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elias. (eds.). Conservación de plantas en peligro de extinción. Diferentes enfoques. UNAM, México, D.F. 51-75.
- García, A. 2002. Distribution of *Agave* (Agavaceae) in Mexico. Journal of Cactus and Succulents of the Society of America 74: 177–186.
- Gentry, H. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA. 670 p.
- Greig-Smith, P. 1979. The use of random and contiguous quadrants in the study of the structure of plants communities. Annals of Botany 16:293-316.
- Howell, D. 1972. Physiological adaptations in the syndrome of chiropterophily with emphasis on the bat *Leptonycteris lydekker*. Ph.D. Dissertation, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA. 217 p.

Henrickson, J. y M. C. Johnston. 1997. (prepublication). A Flora of the Chihuahuan Desert Region. Published by J. Henrickson, Los Angeles, California. 1687 p.

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)

Kaufman, K. 2005. Guía de campo a las aves de Norte América. 2 Edición, Hillstar Editorial. Singapore, USA . 391p.

Mittermeier, R. y C. Goettsch. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo (comp.). México ante los retos de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO). México D.F.43-55 p.

Ornelas, J., M. Ordano, A. Hernandez, J. Lopez, L. Mendoza y Y. Perroni. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roetzl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environmental* 52: 37–51.

Pellmyr, O., J. N. Thompson., J. M. Brown y R. G. Harrison. (1996). Evolution of pollination and mutualism in the *Yucca* moth lineage. *American Naturalist* 148: 827–847.

Rocha, M., S. V. Good., F. Molina., H. Arita., A. Castillo., A. García., A. Silva., B. Gaut., V. Souza y L. Eguiarte. 2006. Pollination biology and adaptive radiation of Agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso* 22: 329-344.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México, México, D.F. 431 p.

- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot, and J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico. Oxford University Press, New York, USA. 129–144 p.
- Schaffer, W. M., & M. V. Schaffer. (1977). The adaptive significance of variations in reproductive habit in the Agavaceae. In B. Stonehouse and C. M. Perrins [eds.], Evolutionary Ecology. MacMillan, London, UK. 261–276 p
- Silva, M y L. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. II. Genetic variation, differentiation, and inbreeding estimates. American Journal of Botany 90(5): 700-706.
- Slauson, L. 2001. Insights on the pollination biology of *Agave* (Agavaceae). Haseltonia 8: 10-23.
- Tambutti, M. 2002. Diversidad del género *Agave* en México: una síntesis para su conservación. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villarreal, J. A. (1996). Una Nueva especie de *Agave* Subgénero *Agave* (Agavaceae) de México. Sida 17(1): 191-195.
- Waser, N., M, Chittka, M. Price, N, Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology 77: 1043–1060.