BIOLOGIA DE POBLACIONES SILVESTRES Y CULTIVADAS DE *PHASEOLUS COCCINEUS* L:

I. RELACIONES PLANTA-POLINIZADOR.

ALBERTO BURQUEZ* Y JOSE SARUKHAN K.*

INTRODUCCION

Diferentes autores han enfatizado la respuesta adaptativa existente entre diferentes grupos de arreglos de las partes florales y sus correspondientes polinizadores, de tal forma que se ha establecido una aceptable correlación entre estos, denominándolos síndromes de polinización (Delpino, 1868-1875; Grant, 1963; Pijl, 1960, 1961; Faegri & Pijl, 1971 Baker & Hurd, 1968). Así por ejemplo, se ha encontrado que la gran mayoría de las flores de color rojo con corolas tubulares, carentes de olor y con una abundante producción de néctar son polinizadas generalmente por aves, siendo el caso más conocido el de los colibríes. Se ha encontrado además, que la concentración del néctar juega un importante papel, de tal manera que en cada grupo de polinizadores tenemos una concentración característica de azúcares en el néctar, siendo del orden del 25% para abejas y abejorros, mientras que para colibríes es tan solo del 21% (Baker, 1975). Para explicar esto se han propuesto variadas hipótesis, de las cuales la más plausible parece ser la emitida por Bolten & Feinsinger (1978), quienes dicen que las abejas no visitan flores con néctares diluidos por el alto costo involucrado en concentrarlo para convertirlo en miel, de tal forma que las bajas concentraciones del néctar presente en las flores ornitófilas son parte del mecanismo de exclusión de abejas, relajándose la competencia entre ambos grupos de polinizadores. Finalmente, los diferentes criterios fenológicos y de habitat parecen ser de gran importancia en el aislamiento reproductivo de poblaciones naturales; ligeros desplazamientos temporales en la floración, o espaciales en distribución, pueden producir cambios drásticos en la fauna de polinizadores acompañantes y en el flujo genético entre poblaciones (Ehrlich & Raven, 1969; Mosquin, 1971).

En general los estudios de biología floral se han centrado en el estudio de especies cultivadas, principalmente por el interés económico que representan o bien, en especies silvestres en condiciones naturales; sin embargo, existe muy poca información en los aspectos reproductivos de complejos cultivar-silvestre, en los que podemos encontrar una gradación desde poblaciones sujetas solamente a la selección natural hasta cultivos donde es de gran importancia la selección resultante del proceso de domesticación por el hombre, algunos de estos complejos se presentan en México, destacando: *Amaranthus hybridus*, *Zea mays*-*Zea mexicana*-*Tripsacum* ssp. *Capsicum* spp., *Cucurbita* spp., *Phaseolus* spp., etc. Dentro de este último grupo de especies analizaremos las relaciones que se establecen entre diferentes poblaciones de *Phaseolus coccineus* (cultivadas y silvestres) y sus polinizadores.

* Laboratorio de Ecología, Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM. Apartado 70-233, México 20, D. F. México.

Se ha considerado el área México-Guatemala como un importante centro de diversificación del género *Phaseolus* (Vavilov, 1949), el origen de muchas de las especies cultivadas en América parece situarse en este centro (Piper, 1926; Bukasov, 1930; Miranda, 1967). *Phaseolus coccineus* L. ocupa una extensa área, cubriendo casi por completo Mesoamérica, extendiéndose hasta el norte de Colombia. Los cultivares de esta especie son numerosos y se presentan además de las montañas Mesoamericanas, en Europa y los Estados Unidos como un cultivo introducido. En el Altiplano Central Mexicano se han detectado un gran número de poblaciones silvestres y de cultivares, recibiendo las primeras el nombre de "Frijol de monte" o "Frijol cimarrón"; estos son utilizados esporádicamente como forraje, sus flores son cocinadas al igual que la flor de calabaza y las semillas en algunos casos se utilizan para consumo humano. Los cultivares reciben el nombre genérico de "Ayocote" o "Patol" (Hernandez X. *et. al.*, 1979). Los cultivares de esta especie han sido descritos repetidas veces en su comportamiento reproductivo, siendo Darwin (1858), uno de los primeros en detallar los movimientos florales que permiten su polinización. Knuth (1895-1905), 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 izquierda de la flor causando la protrusión del estigma y estilo con su carga de polen. Blackwall (1969), coincide con estas afirmaciones y explica que la baja proporción de polinización de flores tempranas en los campos de cultivo en Inglaterra, se debe a la escasa población de abejorros al principio de la estación reproductiva. Free (1966, 1970); Free & Racey (1968) y Kendall & Smith (1976), no encuentran diferencias significativas en la eficiencia de polinización de los abejorros y abejas, (*Apis mellifera*) siempre y cuando la llegada se realice aterrizando sobre las alas de la flor y no sobre la base de la corola, ya que en estos casos (robo de néctar) el porcentaje de polinización efectiva no difiere del de flores no visitadas o excluidas a los polinizadores. Todos estos estudios se han hecho en poblaciones cultivadas y en medios ambientes muy diferentes de los de origen, con una fauna exótica de polinizadores. Las poblaciones silvestres y cultivadas en México han sido muy poco estudiadas y es por esto que aspectos como los siguientes requieren de información: a) ¿Quiénes son los polinizadores de esta especie en condiciones naturales?, b) ¿Esperamos diferentes sistemas reproductivos en poblaciones silvestres y cultivadas?, c) ¿Hasta que punto se ha modificado el comportamiento reproductivo en poblaciones cultivadas en comparación con las poblaciones silvestres?

MATERIAL Y METODOS

Se eligieron tres sitios de observación para el estudio de las poblaciones silvestres, en la región sur del Valle de México y en el Valle de Cuautla, tomando en cuenta diferencias en características de clima, vegetación y altitud; estos cubren un gradiente que va de 2200 a 3000 msnm. Las poblaciones cultivadas se establecieron en el poblado de Huitzilac, Morelos (2500 msnm.), donde esta especie es comunmente cultivada. Se sembraron dos parcelas de aproximadamente 1/4 de hectárea cada una; en la primera se incorporó al suelo abono orgánico en una cantidad que varía entre 0.35 y 1.00 Kg/m². La densidad inicial de siembra fue de 4.85 semillas/m². El otro sitio cultivado fue sembrado a una densidad inicial de 2.8 semillas/m² sin adición de abono. Ambas prácticas son usuales en la región (Tabla 1).

Como una característica importante se consideró el grado de predecibilidad ambiental de cada sitio expresada como la variancia del número de días con heladas entre años, presumiendo implícitamente que existe una relación inversa entre la variancia del número de heladas y la predecibilidad; consecuentemente, en el sitio de mayor altitud la predecibilidad es menor y las heladas parecen ser el principal factor limitante respecto a la desaparición de las partes aéreas de las plantas, mientras que en el sitio de menor latitud cobra mayor importancia la limitada disponibilidad de agua al inicio de la época de sequía, ya que son un evento raro las heladas. Los sitios intermedios presentan un comportamiento intermedio (Tabla 2).

En las diferentes áreas de estudio se llevaron a cabo una serie de observaciones sistemáticas en orden cronológico a partir de marzo de 1978, finalizando en diciembre del mismo año. Se elaboraron listados de visitantes, evaluándose de manera relativa su abundancia y eficiencia en la polinización; las observaciones se realizaron desde antes del amanecer hasta las últimas horas de la tarde. Las visitas a los sitios se hicieron periódicamente, (cuando menos una vez por semana), durante toda la estación reproductiva. En cada una de las poblaciones sujetas a estudio se llevó un registro de las fechas de emergencia de las estructuras subterráneas perennes, marcándose plantas adultas antes de la floración, a las que se les contó el número de partes reproductivas, (Inflorescencias, botones, flores abiertas, frutos por infrutescencia y frutos totales por planta), permitiendo esto seguir detalladamente el comportamiento reproductivo a través del tiempo. Para evaluar la hora del inicio de la antesis se marcaron antes del amanecer botones situados justo sobre una flor abierta, registrándose la hora de la apertura total de estos.

Se efectuaron mediciones de la concentración y volumen del néctar, aislando flores con bolsas de malla fina (0.35 mm de luz), antes del amanecer, de tal forma que se excluía la visita de cualquier polinizador. Las muestras se tomaron con micropipetas de 5 y 20 microlitros y con jeringas de 1 ml, calculando del total, el volumen promedio por flor; con las mismas muestras se midió la concentración de azúcares totales expresados como un porcentaje de sacarosa, utilizando un refractómetro de campo (Erma, mod. A-400A).

RESULTADOS Y DISCUSION

A) Visitantes y polinizadores

De un análisis de los visitantes reportados en la literatura para *Phaseolus coccineus*, surgió un listado (Tabla 3), en el cual destacan los himenópteros del género *Bombus* principalmente. Esta información es de esperarse en una especie melitófila, sin embargo, existen reportes de visitas por aves, coleópteros, tisanópteros y hormigas, los cuales evidentemente se salen del esquema general del síndrome de melitofilia. Los visitantes observados en los sitios de estudio comprendieron esencialmente a los antes citados, salvo en el caso de aves, en el que se describe por primera vez a 6 especies de colibríes como visitantes de *P. coccineus*, como puede observarse en la Tabla 4.

Los colibríes son los únicos visitantes comunes a los diferentes sitios, lo que sugiere que las áreas de estudio pueden formar dos grupos con fronteras más o menos laxas. El primero comprende tan solo a "La Cima" en el que el único visitante constante y presumiblemente único polinizador, es el colibrí *Hylocharis leucotis*. El

Tabla 1. Características de localización, altitud, tipo de clima y vegetación (destacando las especies dominantes y las zoofilas más conspicuas) para cada uno de los sitios de estudio.

SITIO	VEGETACION
<p>La Cima Km 41.5 carr. fed. México-Cuernavaca 300 msnm Clima C (W₂) (W) (b) ig.</p>	<p>Bosque de coníferas: <i>Pinus rudis</i> Estrato herbáceo y arbustivo: <i>Muhlenbergia macroura</i>; <i>Festuca amplissima</i>; <i>Stipa</i> sp; <i>Penstemon kunthii</i>; <i>Geranium potentillaefolium</i>; <i>Ribes</i> sp; <i>Dahlia pinata</i>; <i>Eryngium columnare</i>; <i>Quercus frutex</i>; <i>Echeverria</i> spp.</p>
<p>Huitzilac, Mor. Km 4, carr. fed. Tres Marías-Lagunas de Zempoala 2500 msnm Clima: C (W₂) (W) big</p>	<p>Poblaciones cultivadas: Arvenses acompañantes de la asociación Maíz-frijol. Aisladamente, árboles de capulín (<i>Prunus serotina</i> spp <i>capuli</i>) y tejocote (<i>Crataegus pubescens</i>)</p>
<p>Huitzilac, Mor. Huertas de San Pedro 2300-2400 msnm Clima: C(W₂) (W) big</p>	<p>Poblaciones silvestres: Bosque subperennifolio; <i>Quercus</i> spp; <i>Pinus montezuma</i> <i>Cupressus lindleyi</i>; <i>Tilia mexicana</i>. Estrato herbáceo y arbustivo: <i>Lupinus elegans</i>; <i>L. giganteus</i>; <i>L. campestris</i>; <i>Castilleja canescens</i>; <i>Salvia elegans</i>; <i>S. gesneraeflora</i>; <i>S. lavanduloides</i>; <i>Fuchsia macrophila</i>; <i>Penstemon campanulatus</i>; <i>P. barbatus</i>; <i>Bouvardia ternifolia</i>; <i>Erythrina leptorhiza</i>; <i>Rubus schideanus</i>; <i>Tillandsia prodigiosa</i>; <i>Calliandra grandiflora</i>.</p>
<p>Nepopolco, Mor. Km 51-54 carr. fed. Xochimilco-Oaxtepec 2200-2300 msnm Clima: A (C) W'₁ (W) (I)</p>	<p>Vegetación muy similar a la de Huertas de San Pedro en Huitzilac, Mor.</p>

Tabla 2. Grado de predecibilidad climática de los sitios de estudio, expresada como la variancia del número de días con heladas entre años.

Localidad	Años de observación	Días con helada	Variancia de los días con helada entre años
"La Cima"	15	72.33±21.42	428.90
Huitzilac, Mor.		5.80±7.42	51.36
Nepopualco Mor.	30	0.30	≈0.00

Tabla 3. Visitantes reportados para *Phaseolus coccineus* L. (C) = Cultivos en el área de distribución, (S) = poblaciones silvestres, (Ce) = Cultivares fuera del área de distribución, introducidos.

AUTOR	PAIS	ESPECIES VISITANTES
Darwin, 1858, 1876	Inglaterra (Ce)	<i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp.
Knuth, 1895-1905	Diversas localidades Europeas. (Ce)	<i>Bombus terrestris</i> <i>B. hortorum</i> <i>Aucera longicornis</i>
Lenz, 1920*	Inglaterra (Ce)	<i>Megachile maritima</i> <i>Osmia maritima</i> <i>Dialephila galii</i> <i>Chariclea umbra</i> <i>Bombus terrestris</i> <i>B. hortorum</i>
Free, 1966; Free & Racey, 1968	Inglaterra (Ce)	<i>Bombus</i> spp. <i>Apis mellifera</i>
Blackwall, 1971	Inglaterra (Ce)	<i>Bombus pratorum</i> <i>B. lapidarius</i> <i>B. hortorum</i> <i>B. terrestris</i> <i>B. locorum</i> <i>B. agrorum</i> <i>Apis mellifera</i> <i>Meligithes</i> sp. <i>Thrips</i> sp.
Kendall & Smith, 1976	Inglaterra (Ce)	<i>Bombus hortorum</i> <i>B. agrorum</i> <i>B. terrestris</i> <i>B. locorum</i> <i>Apis mellifera</i>

* In Miranda Colín, 1967.

TABLA 3 (Cont.)

AUTOR	PAIS	ESPECIES VISITANTES
Cruden & Toledo, 1976	México (S)	Colibríes, abejas, abejorros.
Miranda Colín, 1967 (Com. Pers)	México (C, S)	Abejas, abejorros, colibríes.
Delgado y Sousa, 1978	México (C, S)	fundamentalmente abejas y abejorros

Tabla 4. Lista de visitantes de las flores de *Phaseolus coccineus* L., en diferentes poblaciones de los Valles de México y Cuautla.

	"La Cima"	Huitz.	Huitz. cult.	Nepopualco
INSECTA				
THYSANOPTERA				
<i>Thrips</i>	—	?	?	+
LEPIDOPTERA				
<i>Phoebis sennae</i>	+ (R)	—	—	—
<i>Dione moneta poeyi</i>	—	—	—	+(R)
COLEOPTERA				
<i>Lytta</i> sp.	?	?	?	+
DIPTERA				
<i>Bombylus</i> sp.	—	—	—	+ (R)
<i>Mochlosoma</i> sp.	+(R)	—	—	+(R)
HYMENOPTERA: APOIDEA				
<i>Bombus</i> spp.	—	+ (C)	+ (C)	+ (C)
<i>Apis mellifera</i>	—	?	?	+ (C)*
Anthophorinidae: 2 sp.	—	—	—	+(R)
HOMOPTERA: APHIDIADAE				
	+(1)	?	?	+(1)
AVES				
<i>Hylocharis leucotis</i>	+(C)	+(C)	+(C)	+(C)
<i>Atthis heloisa</i>	—	—	+	—

TABLA 4 (Cont.)

	"La Cima"	Huitz.	Huitz. cult.	Nepopualco
<i>Heliomaster constanti</i>	—	—	+	—
<i>H. longirostris</i>	—	—	+	—
<i>Archilocus alexandri</i>	+	—	—	—
<i>Calothorax lucifer</i>	— (R)	—	—	—
LACERTILIA				
<i>Sceloporus torquatus</i>	+ (1)			

* = robador de néctar, (C) = visitante muy constante (I) depredador de inflorescencias y flores, (R) = visitante ocasional, raro.

segundo grupo lo componen los sitios restantes, en los cuales juegan el papel más relevante los himenópteros, siguiéndoles los colibríes en orden de importancia.

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

Se encontraron en algunos casos a lepidópteros, dípteros e himenópteros que ocasionalmente visitaban flores de *P. coccineus*, pero dada su baja incidencia, parecen tener un impacto poco importante en estas poblaciones, además de que la transferencia de polen al cuerpo de estos animales es muy difícil, tanto por la forma en que se posan en la flor como en la extracción de néctar.

Por último, *Apis mellifera* (en Nepopualco), debido a su corta lengua generalmente extraía el néctar a través de perforaciones en la base del cáliz sin llevar a cabo polinización alguna. Este efecto, citado como deletéreo en la producción de frutos y semillas, aparentemente no afecta en grado perceptible a estas poblaciones, pues no se presentan diferencias significativas respecto a poblaciones con polinizadores legítimos (Búrquez y Sarukhán, en preparación).

Los áfidos fueron depredadores de flores e inflorescencias en los sitios de mayor y menor altitud por lo que es justo pensar que estos se presentarían también en las poblaciones cultivadas y silvestres de altitud intermedia, sin embargo, no se detectó tal cosa. Estos insectos influyen fuertemente en el crecimiento de las inflorescencias y provocan malformaciones en las flores generando casi siempre la abscisión.

Un caso curioso es la depredación de botones, flores y frutos tiernos por *Sceloporus torquatus* (Lacertilia), en el sitio de mayor altitud; en este sentido existen ya algunas evidencias aisladas de depredación en elevada altitud (N. Scott, comunicación personal), en zonas templadas (P. Regal comunicación personal), así como casos de polinización en zonas tropicales (A.S. Rand, comunicación personal).

B) Conducta de los polinizadores.

Como ya se anotó anteriormente, el único visitante en el sitio de mayor altitud

resultó ser una especie de colibrí (*Hylocharis leucotis*), el cual sigue un patrón de forrajeo del tipo "trapline" o nomádico, es decir, a horas muy específicas visita en determinada sucesión ciertos agregados de flores, los cuales invariablemente son los mismos día con día. Al acercarse a la flor, introduce sin excepción el pico por el lado izquierdo, deprimiendo el ala del mismo lado lo que permite la extrusión del estilo y estigma y la deposición del polen sobre el pico y el rostro del colibrí, lo cual brinda una fuerte evidencia de que estos actúan como polinizadores efectivos. Este mismo patrón se presenta en las demás poblaciones, resultando más laxa la frecuencia de visitas. Esto tiene una posible explicación en la mayor abundancia y agregación de plantas tanto en las poblaciones cultivadas como en las silvestres de menor altitud, así como por la presencia de otros grupos de polinizadores con los que seguramente entran en competencia. El comportamiento de los abejorros sigue un modelo totalmente diferente: estos se aproximan a la flor y aterrizan sobre el ala izquierda de la misma, la cual se encuentra girada de tal manera que provee de una plataforma que con el peso del insecto se deprime provocando la salida del estilo y estigma, los que hacen contacto con el cuerpo del polinizador; el polen se va acumulando en el cuerpo con cada visita y a la vez es transferido al estigma. Este comportamiento ha sido repetidas veces descrito (Darwin, 1876; Henslow, 1878; Knuth, 1895-1905; Faegri & Pijl, 1971).

C) Fenología.

Para conocer de manera general los períodos de floración de *Phaseolus coccineus*, se hizo una revisión de ejemplares de esta especie en el Herbario Nacional (Instituto de Biología UNAM), considerando las fechas de colecta de cada uno de los ejemplares; al relacionar la frecuencia con el tiempo se obtuvo una distribución normal que comprende un período de floración muy largo, desde marzo hasta diciembre, con un máximo en agosto-septiembre.

Con base en observaciones de campo, se elaboraron diagramas fenológicos para cada población incluyendo tanto el período de crecimiento vegetativo como el de reproducción, en estos se puede observar que existe una asincronía en los eventos reproductivos entre los sitios de mayor y menor altitud (Figura 1). En cuanto al crecimiento vegetativo, las plantas de las poblaciones de mayor altitud, comienzan a presentar los primeros renuevos a principios del mes de mayo; en junio aparecen las flores y no es sino hasta septiembre cuando se detiene su producción. El crecimiento continúa hasta el mes de octubre en el cual empiezan a marchitarse y secarse las partes aéreas de las plantas, debido a la mayor frecuencia de heladas y disminución de la precipitación. En contraste, las poblaciones de menor altitud, incluso los cultivos (2000-2500 msnm), regeneran sus partes aéreas a principios del mes de junio y la reproducción no se presenta sino hasta el mes de septiembre, concluyendo hacia finales de noviembre y principios de diciembre, durante este mes las plantas se marchitan y pierden sus partes aéreas, efecto presumiblemente debido a un déficit hídrico.

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

Figura 1. Diagramas fenológicos para diferentes poblaciones de *Phaseolus coccineus* L. en el Valle de México y Valle de Cuautla. "La Cima" (1), sitio de estudio; "La Cima" (2), Km. 44.5 carr. fed. México-Cuernavaca.

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

Un análisis más detallado de la fenología floral, consistió en contar el número de partes florales por planta. En "La Cima" (Figura 2a), se encontraron dos picos de floración diferenciados: el primero se localizó hacia el final de junio y el segundo a principios de agosto. Lo anterior sugiere una división de la población en plantas de floración temprana y plantas de floración tardía. La aparición de los primeros polinizadores (colibríes) se detectó el 5 de julio y la aparición de frutos el 9 de julio, lo que sugiere que los colibríes son polinizadores eficientes en esta población. Las últimas visitas de estas aves se registraron durante el último tercio de julio, cuando empezaron a visitar agregados de plantas de *Penstemon kunthii*, que para esa fecha estaban cerca de su máxima floración. Asimismo se alcanzaron dos picos en la producción de frutos: el primero hacia el 10. de agosto, como resultado de las flores de principios de julio, mientras que el segundo se presentó hasta el 9 de septiembre, siendo estos frutos el producto de las flores de principios de agosto. Las últimas flores producidas por esta población se detectaron el 15 de septiembre, fecha en la que ya no se esperan frutos dada la creciente incidencia de heladas que provocan la muerte de las partes aéreas de las plantas. En las poblaciones cultivadas de Huitzilac, Mor. (Figura 2. b, c), la floración comenzó durante los primeros días de septiembre, alcanzándose el pico en la floración (en ambos sitios; abonado y no abonado), hasta el inicio del mes de octubre. Los primeros frutos se encontraron el 21 de septiembre y los primeros polinizadores (diferentes especies de abejorros y colibríes), justo con la aparición de las primeras flores abiertas (12 de septiembre). Esto sugiere que no existen problemas de disponibilidad de polinizadores y que la fertilización y posterior desarrollo de los frutos es una función directa del número de flores presentes en la población. Esta relación se cumple hasta el 21 de octubre, cuando la cantidad de frutos comienza a decaer (esto es, hay abscisión de frutos inmaduros), debiéndose posiblemente a que las plantas se encuentran por encima de su capacidad de producción de frutos, hecho citado por Blackwall (1971). La población abonada parece estabilizarse en 25 frutos por planta el 24 de noviembre, mientras que la población no abonada sufre de una abrupta caída del número de frutos presentes, quedando el 24 de noviembre menos de 10 frutos por planta promedio, la coincidencia en las curvas de ambas poblaciones se pierde y para este último recuento, las diferencias entre las curvas son significativas en mas de un 95%. Esto sugiere que el abono orgánico añadido, no afecta la producción de flores ni su fertilización sino el desarrollo de las semillas y la persistencia de los frutos; las demandas de nutrientes juegan un papel de suma importancia en la producción de grano al final de la temporada. Algunas de las posibles causas de abscisión de los frutos parecen ser la humedad aprovechable en el suelo (Blackwall, 1969; Mojarro, 1977 in Kohashi, 1979) y la cantidad de abono orgánico aplicado como fuente de nitrógeno (Molina, 1975 in Kohashi 1979), respecto a estos factores la característica que muestra mayor plasticidad es el número de vainas (Kohashi, 1979). La población silvestre de Huitzilac, Mor. (Figura 4 d), sigue en general el mismo patrón que el observado en los cultivares. La máxima floración se halla desplazada hacia fines de octubre y se sobrepone con la producción de frutos, la que a partir de ese momento se mantiene constante entre 11 frutos por planta en promedio, independientemente del tiempo; en este caso,

Figura 2. Cambios en el número de partes reproductivas por planta en función del tiempo. Número de inflorescencias (○), número de botones (■), número de flores abiertas (△), número de frutos totales (●). (a) Km. 41.5 carr. fed. México-Cuernavaca, "La Cima", (datos promedios de 26 plantas). (b) Huitzilac silvestre (datos promedio de 12 plantas). La cruz en eje del tiempo indica la primera observación de polinizadores, la flecha, la última observación.

Figura 2. cont. Cambios en el número de partes reproductivas por planta en función del tiempo. Número de inflorescencias (○), número de botones (■), número de flores abiertas (Δ), número de frutos totales (●). (c) Huitzilac cultivar no abonado (datos promedio de 12 plantas). (d) Huitzilac cultivar abonado (datos promedio 12 plantas. La cruz en el eje del tiempo indica la primera observación de polinizadores, la flecha, la última observación.

los fenómenos de abscisión parecen darse principalmente a nivel de flor o en estadios muy tempranos en el desarrollo del fruto. Las últimas flores se producen hacia finales del mes de noviembre.

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

En las figuras analizadas anteriormente, se puede apreciar que los cambios numéricos en partes florales, reflejan la pérdida por abscisión en cada estadio (botones florales → flores abiertas → frutos). La pérdida de partes florales parece estar mas profundamente relacionada con aspectos fisiológicos internos que con variables externas como agentes polinizadores, hecho que se evidencia aún más en las poblaciones de baja altitud, donde parece no haber escasez de polinizadores.

D) Concentración y abundancia del néctar

Con base en las mediciones de concentración y abundancia del néctar (Tabla 5), quedan una vez más en evidencia las diferencias entre las poblaciones sujetas a estudio distinguiéndose dos grupos, el primero, —elevada altitud— presenta bajas concentraciones de azúcar en el néctar ($\bar{x}=24.75\%$) las cuales son características de flores ornitófilas como lo demostró Baker (1975). Esta afirmación apoya la presunción de que en estas poblaciones, la interacción con los colibríes ha sido selectivamente ventajosa. Cruden (1972), comprobó además que los colibríes son polinizadores más eficientes que los abejorros en ecosistemas de elevada altitud, debido a su mayor capacidad de vuelo en condiciones medioambientales adversas, por lo que se han visto favorecidas las plantas ornitófilas o bien en vías de ornitofilia. Los colibríes visitan también a *P. coccineus* por ser una especie que comienza la floración muy temprano en la estación reproductiva, respecto a otras de la misma área, por lo que representa el único recurso disponible en estas condiciones. Como ya se mencionó anteriormente, estos dejan de visitarlo hacia fines de junio, recurriendo cada vez más a *Penstemon kunthii*, planta ornitófila que presenta paradójicamente altas concentraciones de azúcar en el néctar y que energéticamente ofrece menor cantidad de azúcar total por flor, de tal manera que una flor de *Phaseolus coccineus* equivale aproximadamente a 3.75 flores de *Penstemon kunthii*. ¿A que puede deberse este cambio?; *Penstemon Kinthii* presenta poblaciones muchas veces mas densas que las de *Phaseolus coccineus*, de tal manera que el néctar se halla en grandes cantidades aunque muy finamente subdividido, por lo que parece existir un balance entre la cantidad de néctar ofrecido y el gasto energético en obtenerlo (Heinrich & Raven 1972). Si la densidad de flores es muy alta, aún cuando las ofertas sean pequeñas la explotación del recurso es redituable, pues los gastos de forrajeo son bajos y la eficiencia se incrementa (por un factor de cuando menos 3.75 en el caso de *Phaseolus-Penstemon*).

El segundo grupo —baja altitud— presente concentraciones del néctar más bien altas (32.5-38.8%), valores típicos de flores melitófilas. Esto concuerda con observaciones realizadas en cultivos por otros autores, ya que en estas poblaciones tenemos como principales polinizadores a los abejorros.

Las diferencias en el volumen y concentración del néctar reflejan asimismo la cantidad de energía disponible por flor en miligramos de azúcar. Contrariamente a lo

Tabla 5. Concentración, volumen máximo del néctar y cantidad de azúcar por flor en diferentes poblaciones de *Phaseolus coccineus* L. Grupo 1: elevada altitud (3000 msnm). Grupo 2: baja altitud (2200-2500 msnm). + las cifras entre paréntesis indican el número de muestras.

	"La Cima"	Huitzilac cultivado A	Huitzilac cultivado NA	Huitzilac silvestre	Nepopualco
	GRUPO 1		GRUPO 2		
CONCENTRACION DEL NECTAR (%)	24.8 (20) 24.7 (20)	37.8 (25)	34.8 (30)	32.5 (15)	33.0 (20)
VOLUMEN DEL NECTAR (μ l/flor)	7.8 (106) 4.5 (7)	12.0 (25)	12.5 (30)	10.0 (15)	12.4 (20)
mg DE AZUCAR POR FLOR	0.019 0.011	0.045	0.044	0.033	0.041
<i>Penstemon kunthii</i> . ("La Cima") = 39.33% de azúcar en el néctar, 1.06 microlitros y 0.004 mg de azúcar por flor (420).					

esperado, tenemos para el sitio de mayor altitud una menor cantidad de energía por flor ($\bar{x}=0.015\text{mg/flor}$ en comparación con los sitios de baja altitud ($\bar{x}=0.033-0.045\text{ mg/flor}$). Estas diferencias pueden deberse a dos factores: a los requerimientos energéticos de los colibríes en los sitios de mayor altitud son menores o la densidad de polinizadores es menor en los primeros; esto reduce la competencia y permite una mayor eficiencia en la explotación del recurso, a diferencia de los sitios de baja altitud donde compiten por el néctar un gran número de polinizadores pertenecientes a grupos muy distintos, se establece pues, una relación estrecha entre las demandas energéticas y la cantidad de energía recolectable de las flores (eficiencia en el forrajeo) (Hainsworth & Wolf, 1972; Stiles, 1971; Heinrich, 1975). Evidentemente esta última observación se encuentra mucho más apegada a la realidad.

En "La Cima" se hicieron además observaciones diarias del ritmo de visitas de polinizadores, volumen acumulado, concentración del néctar y temperatura ambiental, encontrándose que no se produce néctar sino hasta que las envolturas florales empiezan a desplegarse (entre las 06:00 y las 11:00 hrs).

Con esta información, se aislaron botones (de los cuales se tenía la certeza de que abrirían ese día), con bolsas de malla fina (0.35 mm de apertura); a intervalos de una hora se registró la temperatura y se extrajo néctar a muestras ($n=10$ flores cada hora) de la población de flores aisladas, además se contaron los colibríes que visitaban un cuadro de 5×5 m que delimitaba un denso agregado de flores. Los datos así obtenidos se graficaron, encontrándose una estrecha correlación entre la producción de néctar, la marcha de la temperatura y la frecuencia de visitas hasta las 11:00 hr, en que se estabilizaba la producción de néctar y la temperatura comenzaba a bajar (Figura 3). Así pues, el incremento en la temperatura parece desempeñar un relevante papel en cuanto a la producción de néctar, alcanzándose el máximo volumen cuando la temperatura a lo largo del día es máxima; las tasas de incremento en el volumen van a la par con el incremento en la temperatura, siendo muy altas en las primeras horas de la mañana cuando la temperatura se eleva rápidamente y se estabiliza cuando la temperatura alcanza un máximo y comienza a declinar. La frecuencia de visitas por colibríes sigue un patrón creciente también, alcanzándose un máximo a las 12:30 poco antes de las lluvias vespertinas, mientras que la concentración se mantiene constante a lo largo del tiempo, con una medida del 24.1%. Esto confirma nuevamente la estrecha relación que existe entre colibríes y *Phaseolus coccineus* en poblaciones de elevada altitud y junto con los argumentos de fenología floral apoya el hecho de que los sitios de mayor altitud están reproductivamente aislados respecto a los de baja altitud.

E) Coloración

Para cada población se tipificó el color del estandarte (Tabla 6), en las poblaciones de baja altitud se detectó una coloración uniforme (Tabla 6, Grupo B: escarlata 1-L2, según Maerz & Paul, 1950), mientras que los de elevada altitud (Grupo A), presentaron una amplia gama de coloración, desde tonos rojo oscuro, hasta rosados muy tenues. Este polimorfismo sugiere un mayor grado de heterocigosis expresado cuando menos en este carácter y se refleja en: a) la capacidad de desplazamiento de los polinizadores, b) la heterogeneidad ambiental expresada como la probabilidad de

Figura 3. Cambios en la concentración (○) y abundancia del néctar (●), frecuencia de visitas por colibríes (barras) y marcha de la temperatura (■) a lo largo del día. La flecha en el eje del tiempo indica la hora en que empieza a llover. (datos promedio de tres días de observación). "La Cima", Km. 41.5 carr. fed. México-Cuernavaca.

encuentro con un polinizador y c) los diferentes sistemas reproductivos que se presentan en cada población (Búrquez y Sarukhán, en preparación).

TABLA 6. Coloración del estandarte de Flores de *Phaseolus coccineus* L. en diferentes poblaciones. Grupo A: elevada altitud (3000 msnm). Grupo B: baja altitud (2200-2500 msnm).+

"La Cima"	Tres Cumbres Km. 44.5 carr. fed. Mex-Cuernavaca (3000 msnm).	Juchitepec Km. 38.0 carr. Xochimilco- Oaxtepec (2800 msnm)	Nepopualco	Huitzilac cultivares	Huitzilac Silvestre
GRUPO 1			GRUPO 2		
42-L7	42-17 03-L6	44-13 44-L9	01-L2	01-L2	01-L2

Coloración según Maerz & Paul, 1950.

CONCLUSIONES

Del análisis y discusión de los datos se desprende que para las poblaciones estudiadas en el Valle de México y Valle de Cuautla, *Phaseolus coccineus* L. se presenta como dos grupos aislados genéticamente; elevada altitud (2800-3000 msnm) y baja altitud (2000-2500 msnm); los mecanismos que nos dan este tipo de aislamiento son:

- Los diferentes patrones temporales de floración entre ambos grupos (fenología floral).
- Los diferentes tipos de polinizadores que con mayor frecuencia inciden sobre estos grupos (colibríes vs abejorros).
- Las diferencias en ofrecimientos energéticos entre poblaciones de elevada y baja altitud, y
- Las diferencias en coloración que se presentan entre ambos grupos de poblaciones.

En los sitios de elevada altitud estamos presenciando el proceso de cambio de una especie típicamente melitófila hacia la ornitofilia y esto se evidencia en el corrimiento temporal de la floración, en los ofrecimientos en concentración y volumen del néctar, (típico de colibríes) y en los cambios de coloración de las flores, ya que se presentan como un complejo polimórfico; esta variación en la atractividad es una resultante del cambio por diferentes grupos de polinizadores, además de que es una evidencia de que existe un alto grado de heterocigosis, efecto debido a la mayor movilidad de los polinizadores y a la relativa baja densidad de los agregados de plantas.

Patrones muy similares a estos parecen estar dándose con otras especies presentes en comunidades de elevada altitud. Un caso es el de *Penstemon kunthii* que en elevada altitud florece antes que en poblaciones de baja altitud, donde esta especie y especies muy relacionadas (*P. barbatus*, *P. campanulatus*) son visitadas activamente por diversos himenópteros. Otros casos de desplazamiento en el tiempo de floración son *Salvia gesneraeflora*, *S. elegans* y diferentes especies de *Lupinus*.

En las poblaciones situadas en baja altitud se detectan grados de similaridad, tanto entre diferentes poblaciones silvestres como entre los silvestres y los cultivares, respecto a los factores antes mencionados; esto sugiere que en estas poblaciones no existen barreras de tipo genético y sí altos grados de introducción de germoplasma silvestre en los cultivares y viceversa.

RESUMEN

Se estudia la biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L. situadas a lo largo de un gradiente altitudinal (2200-3000 msnm.) que comprende variadas condiciones medioambientales, encontrándose que en las poblaciones de elevada altitud (3000 msnm), los colibríes juegan un papel determinante en la polinización de esta especie, tradicionalmente considerada como una especie melitófila típica, mientras que en condiciones de baja elevación las poblaciones se ajustan muy bien a este esquema, siendo los abejorros del género *Bombus* los principales polinizadores, aún cuando los colibríes parecen desempeñar un importante papel en el flujo genético entre los cultivares y las poblaciones silvestres de baja altitud. Se establecen diferencias marcadas entre poblaciones de elevada y baja altitud con base en criterios de carácter fenológico, energético, de sistemas reproductivos, de coloración y de fauna polinizadora, postulándose barreras al flujo genético entre las poblaciones de baja y elevada altitud, además de que en estas últimas el grado de cruzamiento parece ser muy alto.

SUMMARY

This study focuses the attention on the floral biology of wild and cultivated populations of *Phaseolus coccineus* L. across an altitudinal gradient (2200-3000 masl.) covering different environments. It is noted that hummingbirds play a major role in the pollination of this species. *P. coccineus* is usually described as mellithophyllous, but in the high elevation populations the only visitors reported are hummingbirds (ornithophylly), conversely in the low elevation populations the main pollinators are bumblebees (*Bombus*), but the hummingbirds seem to play an important role too, chiefly in the genetic flow between cultivars and wild populations. Differences between populations have been detected specially in phenology, breeding systems, coloration, pollination agents and energetic rewards, suggesting strong genetic barriers between high and low elevation populations.

LITERATURA CITADA

- BAKER, H. G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers, *Biotropica* 7 (1): 37-41.
 — & P. D. Hurd. 1968. Intrafloral Ecology, *Ann. Rev. Entomol.* 13: 385-414.
 BLACKWALL, F. L. C. 1969. Effects of weather, irrigation and pod removal on the

- setting of pods and the marketable yield of runner beans (*Phaseolus multiflorus*), *J. Hort. Sci.* 44: 371-384.
- 1971. A study of plant/insect relationships and pod setting in the runner bean (*Phaseolus multiflorus*), *J. Hort. Sci.* 46: 365-379.
- BOLTEN, A. B. & P. FEINSINGER. 1978. Why do humminbird flowers secrete dilute nectar?, *Biotropica* 10 (4): 307-309.
- BURQUEZ, A. y J. SARUKHAN. Biología Floral de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L. II sistemas reproductivos y comparación entre poblaciones, (en prep.).
- BUKASOV, S. M. 1930. The cultivated plants of Mexico, Guatemala and Colombia, *Bull. Appl. Bot. Gen. Pl. Breed. Supplement* 47: 1-553.
- CRUDEN, R.W. 1972. Pollinators in high elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees, *Science* 176: 1439-1440.
- & V. Toledo. 197. Oriole pollination of *Erithrina brevisflora* (Leguminosae): Evidence for polytypic view of ornithophily, *Plant. Syst. Evol.* 126: 393-403.
- DARWIN, C. 1858. On the agency of bees on the fertilization of papilionaceous flowers and on the crossing of kidney beans, *Ann. Mag. Nat. Hist.* 2: 459-165.
- 1876. The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom, J. Murray, London.
- DELGADO, S. A. y M. SOUSA. 1978. La polinización en el género *Phaseolus* (Leguminosae), VII Congreso Mexicano de Botánica, Resúmenes de los trabajos, UAEM/Soc. Bot. Mex. México, D. F.
- DELPINO, F. 1868-1875. Ulteriori osservazione sulla dicogamia nel regno vegetale, I-II. *Att. Soc. Ital. Sci. Nat. Milano* 11-12.
- EHRlich, P. R. & P. H. RAVEN. 1969. Differentiation of populations, *Science* 165: 1228-1232.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1971. The principles of pollination ecology, Pergamon Press, Oxford.
- FREE, J. B. 1966. The pollination of the beans *Phaseolus multiflorus* and *Phaseolus vulgaris* by honeybees, *J. Apic. Res.* 5: 87-91.
- & P. A. Racey. 1968. The pollination of runner beans (*Phaseolus multiflorus*) in a glasshouse, *J. Apic. Res.* 7: 67-69.
- GRANT, V. 1963. The origin of adaptations, Columbia Univ. Press. New York.
- & P. RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology, *Science* 176: 596-602.
- HAINSWORTH, F. R. & L. L. WOLF. 1972. Crop volume, nectar concentration and hummingbird energetics, *Comp. Biochem. Physiol.* 42: 359-366.
- HEINRICH, B. 1975. Energetics of pollination, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 139-170.
- HERNANDEZ X. E., A. R. RAMOS Y M. A. MARTINEZ A. 1979. Etnobotánica, in Contribuciones al conocimiento del frijol (*Phaseolus*) en México, E. M. Englemanl(Ed.), C: P. Chapingo, México.
- HENSLOW, G. 1878. The fertilization of the scarlet runner bean by bumblebees, *Gard. Chron. n. s.* 10: 561.
- KENDALL, D. A. & B. D. SMITH. 1976. Pollinating efficiency of honeybee visits to the flowers of the runner bean *Phaseolus coccineus* L., *J. Appl. Ecol.* 13 (3): 749-752.
- KNUTH, P. 1895-1905. Handbuch der Blütenbiologie, I-II, Engelmann, Leipzig.

- KOHASHI, S.J. 1979. Fisiología, in *Contribuciones al conocimiento del frijol (Phaseolus) en México*, E. M. Engleman (Ed.), C. P., Chapingo, México.
- MAERZ, A. J. & M. R. PAUL. 1950. *A dictionary of color*, 2nd. Ed., McGraw-Hill, New York.
- MIRANDA, C., S. 1967. Infiltración genética entre *Phaseolus coccineus* L. y *Phaseolus vulgaris* L., C. P. *Serie de Investigación No. 9*, Chapingo, México.
- MOJARRO, D. F. 1977. *Efecto de la sequía en el rendimiento del frijol (Phaseolus vulgaris) aspectos fisiológicos*. Tesis de Maestría en Ciencias, C. P., Chapingo, México.
- MOSQUIN, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time, *Oikos* 22: 398-401.
- PIJL, L. VAN DER. 1960. Ecological aspects of flower evolution I, *Evolution* 14: 403-416.
- 1961. Ecological aspects of flower evolution II, *Evolution* 15: 44-59.
- PIPER, C. V. 1926. Studies in American Phaseolinae, *Contr. U. S. Nat. Herb.* 22: 663-701.
- STILES, F. G. 1971. Time, energy and territoriality of the anna hummingbird (*Calypte anna*), *Science* 173: 818-821.
- VAVILOV, N. I. 1949. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica* 13 (1-6).