Bol. Soc. Bot. México 46:3-12 (1984).

Biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L. II. Sistemas reproductivos

ALBERTO BÚRQUEZ Y JOSÉ SARUKHÁN¹

RESUMEN. Se comparan diferentes características reproductivas entre poblaciones silvestres y un cultivar de *Phaseolus coccineus* que se distribuyen a lo largo de un gradiente altitudinal (2 200-3 000 m) y crecen en diferentes condiciones ambientales. Se sugiere que las poblaciones de elevada altitud están aisladas genéticamente del cultivar y de las poblaciones de baja elevación, debido a diferencias en sus sistemas reproductivos. En las poblaciones de elevada altitud se encontraron mecanismos de autoincompatibilidad, ausentes en el cultivar y poblaciones de baja elevación; existen también diferencias en los agentes polinizadores, en características florales cuantitativas y en la fenología. Las poblaciones de mayor altitud producen menos flores por inflorescencia pero proporcionalmente más frutos que el resto de las poblaciones. El cultivar estudiado presenta un menor número de semillas por vaina, siendo éstas ocho veces más pesadas que las de cualquier población silvestre. Se detectaron muchas semejanzas entre las poblaciones silvestres de baja elevación y el cultivar, salvo para las características directamente afectadas por la domesticación, tales como el número y peso de las semillas por fruto. La población silvestre adyacente al cultivar presenta en general valores fenotípicos intermedios, lo que sugiere contacto genético con el cultivar.

ABSTRACT. Different reproductive traits are compared among wild and cultivated populations of *Phaseolus coccineus* L., growing along an altitudinal gradient (2 200-3 000 m) and under different environmental conditions. It is suggested that the high altitude populations are genetically isolated from both the cultivar and wild populations at low elevation due to differences in pollinators, phenology, breeding systems and quantitative floral attributes. The high elevation wild populations show autoincompatibility; this trait is absent in the cultivar and low elevation wild populations. High elevation populations produce fewer flowers per inflorescence and proportionally more fruits than the other populations. The cultivar produces fewer seeds per pod, but they are eight times heavier than those of the wild populations. Many similarities between the low elevation wild populations and the cultivar were detected, except those attributes directly affected through selection by domestication, such as the number and weight of seeds per fruit. Intermediate phenotypic traits in the low elevation wild populations suggest genetic flow with the cultivar.

¹ Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-233, 04510 México, D. F.

INTRODUCCIÓN

En general los estudios de biología floral se han concentrado en especies cultivadas, principalmente por el interés económico de su aplicación o bien en especies silvestres en condiciones naturales con finalidades de carácter teórico. Existe muy poca información en los aspectos reproductivos de la interacción cultivar-silvestre, que cubran una gradación que vaya desde poblaciones de la misma especie sujetas tan sólo a procesos de selección natural, hasta cultivares donde la selección resultante del proceso de domesticación es de gran importancia. México posee varios, entre los que destacan: *Capsicum* spp., *Cucurbita* spp., *Physalis* spp., *Amaranthus hybridus*, *Phaseolus* spp., etcétera.

El estudio ecológico comparativo de poblaciones cultivadas silvestres presenta gran relevancia, ya que permite hacer inferencias evolutivas de carácter teórico y práctico. En el primer caso, se pueden conocer los caminos evolutivos por los que el hombre ha conducido a las plantas domesticadas y sus efectos genéticos y ecológicos. En el segundo caso es posible explorar formas de incluir características del germoplasma silvestre que puedan mejorar el comportamiento tanto vegetativo como reproductivo del cultivar.

En este trabajo se hace un estudio comparativo entre diferentes poblaciones de *Phaseolus coccineus* L. (cultivadas y silvestres), los sistemas reproductivos que éstas presentan y los tipos de polinizadores con los cuales se relacionan. Las especies de frijoles más estudiadas en su comportamiento reproductivo han sido *Phaseolus vulgaris* L., *P. lunatus* L. y *P. coccineus* L. En los dos primeros se han encontrado elevados porcentajes de autopolinización. Darwin (1876) aisló plantas de *P. vulgaris* por medio de una red que impedía el paso de los insectos, encontrando que no existían diferencias en cuanto a la producción de frutos respecto a aquellas plantas que no habían sido cubiertas. Free (1966) confirmó este resultado y además de no encontrar diferencias significativas en cuanto a la producción de frutos producidos por autopolinización o polinización cruzada, observó que las semillas no eran ni más pesadas ni daban lugar a plantas más vigorosas. Los porcentajes de cruzamiento natural en esta especie varían desde cero hasta 12.99%, dependiendo de la variedad del cultivar, las condiciones ambientales, la densidad de siembra, etc. (Kristofferson, 1921; Mackie y Smith, 1935; Vieira, 1960; Crispín, 1961; Alan y Moh, 1966; Free, 1970). Para *P. lunatus*, Amos (1943) encontró que la exclusión de insectos disminuía la producción de frutos; Barrons (1939) cita porcentajes de cruzamiento entre 1 y 89%, dependiendo de las condiciones ambientales, la disponibilidad de polinizadores y la variedad sujeta a estudio. Wester y Jorgensen (1951) encontraron fenómenos de vigor híbrido en esta especie. Mackie y Smith (1935) observaron que en algunos campos el principal polinizador de esta especie era un tisanóptero (*Frankiniella occidentalis*), y no himenópteros como era de esperarse de plantas melitófilas. Los primeros, dado su pequeño tamaño, pueden penetrar a la flor antes de que abra y dispersar el polen dentro de la misma; quizá esto explique los porcentajes de cruzamiento tan variables encontrados para esta especie. Sin embargo, el papel de estos organismos como polinizadores ha sido cuestionado por otros autores (ver MacGregor, 1976, p. 246).

El comportamiento para las poblaciones cultivadas de *P. coccineus* difiere grandemente del descrito para *P. vulgaris* y *P. lunatus* en cuanto a la producción de frutos y semillas sin visitas de insectos (Free, 1970). Darwin (1858) cubrió plantas completas con una red y encontró que la producción de frutos era mucho más baja que en aquellas que permanecieron descubiertas. Estos mismos resultados los obtuvieron Free (1966), Free y Racey (1968), Blackwall (1971) y Kendall y Smith (1976). Teodoradze (1959) obtuvo

resultados más variables; en un año encontró diferencias significativas en la producción de frutos con una relación 6%:72% (plantas aisladas: plantas disponibles a los polinizadores), mas en la siguiente estación reproductiva las diferencias no fueron significativas (63%:76%), sin encontrarse las causas aparentes de este cambio en la conducta reproductiva. Kristofferson (1921) encontró que el porcentaje de polinización cruzada era de 1% para plantas de una variedad sembradas dentro de un cultivo de otra variedad. Miranda (1979) encontró que el porcentaje de cruzamiento natural en cultivares era de 73% e indica que este valor es aún mayor en poblaciones silvestres. Mommers (1971) sugirió que los requerimientos de polinización pueden diferir por características únicas a cada variedad.

Entre los polinizadores de *P. coccineus* han sido reconocidos tradicionalmente las abejas y los abejorros. Knuth (1895-1905), basándose en criterios de mecánica floral de cultivares europeos, apunta como polinizadores más eficaces a los abejorros (*Bombus* spp.). Búrquez y Sarukhán (1980) presentan datos para poblaciones silvestres y cultivadas en México, encontrando diferencias en los tipos de polinizadores que visitan los cultivares y poblaciones silvestres de baja elevación (*Bombus* spp. entre los 1 800-2 500 m) y las poblaciones silvestres de mayor altitud (3 000 m), donde el único polinizador fue un colibrí (*Hylocharis leucotis*).

El aborto temprano de frutos es un componente importante del rendimiento; Blackwall (1969) reporta que sólo un tercio de las flores de cultivares europeos de *P. coccineus* producen frutos, sin importar las condiciones de manejo del cultivo. Búrquez y Sarukhán (1980) encontraron que muchas de las flores producidas caían sin dejar frutos a pesar de una abundante polinización. El cambio en la proporción de flores a frutos fue del orden de 3:1 a 10:1, dependiendo de la población estudiada y de la época de registro. Se ha sugerido que este gran gasto de flores en *Phaseolus coccineus* (el cual es mucho menos notable en otras especies del género) está relacionado con la época de polinización y posiblemente con el efecto de hormonas exógenas, y no presenta relación aparente con los fenómenos de polinización, pues frutos ya fertilizados son abortados (Engleman, 1979). Sin embargo, Kendall y Smith (1976) mostraron que estas proporciones pueden incrementarse al polinizar artificialmente, indicando que la polinización natural es insuficiente en algunos casos. Los requerimientos de polinización en estas tres especies, las mejor conocidas del género, han sido estudiados principalmente en condiciones de domesticación (i.e. altas densidades, fertilización) y bajo muy diferentes condiciones medioambientales, lo que provoca una gran variación en los datos obtenidos. Sin embargo, es posible definir ciertos patrones generales en cuanto a la biología floral de estas especies: a) la literatura es abundante en casos de autocompatibilidad para las tres especies; b) los visitantes son en general abejas y abejorros Hymenoptera: Apoidea, y c) *P. vulgaris* y *P. lunatus* comparten la capacidad de autopolinizarse, esto es, de producir frutos sin el concurso de un agente polinizador, debiéndose el transporte del polen a los movimientos de apertura de la flor. *P. coccineus* sigue esta conducta en mucho menor escala o no la presenta, lo que posiblemente tiene un origen en la mecánica floral o en causas de autoincompatibilidad aún no descubiertas.

Búrquez y Sarukhán (1980) describieron diferentes poblaciones de *P. coccineus* desde un punto de vista fenológico de relaciones energéticas y de tipos de polinizadores, sugiriendo la existencia de aislamiento genético entre las poblaciones silvestres de mayor altitud (3 000 m) y los cultivares y poblaciones silvestres de menor altitud (1 800-2 500 m). No se encontró evidencia de poblaciones intermedias que estableciesen un eslabón genético entre las poblaciones antes descritas, mientras que en el caso de poblaciones silves-

tres y cultivares de baja elevación se encontró que existían altas posibilidades de intercambio genético. Con la información anterior, en este trabajo intentamos responder las siguientes preguntas: a) ¿existen diferentes sistemas reproductivos entre las poblaciones silvestres debido a los distintos polinizadores reportados y diferentes determinantes ambientales?; b) ¿existen diferentes sistemas reproductivos entre poblaciones silvestres y cultivadas?, y c) ¿en qué grado se ha modificado el comportamiento reproductivo en los cultivares respecto al de las poblaciones silvestres?

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitios de estudio. Se eligieron cuatro sitios de estudio en la región sur de la Cuenca de México y parte norte de los valles de Cuautla y Cuernavaca con base en características de altitud, clima y vegetación. Éstos cubren un gradiente altitudinal que va de los 2 200 a 3 000 m. Además de estos sitios, se visitaron otros dos que comparten características intermedias y de los cuales se obtuvo información adicional. El sitio de mayor altitud (3 000 m) se localiza en el kilómetro 41.5 de la carretera federal México-Cuernavaca, sobre la serranía del Ajusco, a unos 500 m de la estación del ferrocarril "La Cima".

La vegetación de esta zona es un bosque de pináceas. Los sitios de las poblaciones silvestres de baja elevación se localizaron entre los kilómetros 41 y 54 de la carretera federal Xochimilco-Oaxtepec y en las cercanías del fraccionamiento "Huertas de San Pedro" en Huitzilac, Mor. El primero se designó como "Nepopualco" por su cercanía con este poblado (2 200-2 300 m) y el segundo "Huitzilac Silvestre" (2 300-2 400 m). En esta última localidad se establecieron los cultivares estudiados en dos sitios: uno fertilizado con estiércol ("Huitzilac A") y el otro sin fertilizar ("Huitzilac NA"). En estos lugares los encinares y los bosques mixtos de pino-encino con muchos elementos de origen tropical en el sotobosque, representan la vegetación dominante. Búrquez (1979) y Búrquez y Sarukhán (1980) describen en forma más detallada las características del ambiente físico y la vegetación de los sitios.

Comparación entre poblaciones. En cada población se colectaron aleatoriamente 250 inflorescencias maduras a las que se contó el número de cicatrices florales y de frutos; en estos últimos se contó el número de semillas bien desarrolladas y de semillas y óvulos abortados, los cuales son claramente diferenciables; con la suma de estas cantidades se estima el número de óvulos por fruto (vaina). Estos datos fueron transformados en proporciones para obtener los siguientes índices: a) producción de frutos = número de frutos $\times 100$ / número de cicatrices florales, y b) producción de semillas = número de semillas normales $\times 100$ / número total de óvulos.

Se evaluó también el peso seco individual de las semillas con una muestra aleatoria de 60 semillas de cada población. El cálculo de las proporciones polen/óvulo (P/O) como un indicador de los sistemas reproductivos (Cruden, 1976), consistió en contar los granos de polen contenidos en una antera, previa tinción con lactofenol-azul de anilina o acetocarmín. Se utilizaron flores diferentes, procedentes de varias colectas a lo largo de la estación reproductiva en cada población. De cada botón se extrajo una antera para el conteo de granos usando un microscopio estereoscópico y una retícula como base. El número mínimo de muestras a analizar se determinó al estabilizarse la varianza acumulada contra el número de muestra ($n = 17$).

Para evaluar la capacidad potencial de polinización cruzada, autocompatibilidad y autopolinización, se hizo una serie de experimentos de polinización controlada, aislando botones florales con bolsas de malla fina que impedían el paso de insectos. Una vez que los botones abrieron, cierto número de flores se dejaron cubiertas sin aplicarles ningún tratamiento (autopolinización); otras se descubrieron y por medio de un pincel muy fino se transportó el polen de la brocha estilar al estigma receptivo de la flor (autocompatibilidad), esterilizando el pincel en alcohol absoluto antes de tratar cada flor; posteriormente se volvieron a cubrir. En el último tratamiento (polinización cruzada), se tomó polen de diferentes flores de tal manera que se permitió una gran acumulación de polen de diferentes individuos, depositando éste en los estigmas de flores en diferentes plantas. El desarrollo de frutos (*i.e.*, bien diferenciados de un ovario no fecundado) en los 10 días subsiguientes a la polinización artificial, se consideró como éxito en la fertilización, aun cuando estos frutos incipientes abortasen posteriormente. En todos los casos de polinización controlada, se removieron todos los botones y flores cercanos a la flor tratada, por lo que los resultados de las polinizaciones controladas no son enteramente comparables con los de polinización natural, ya que se altera el equilibrio hormonal y la relación flores-frutos en la inflorescencia (Stephenson, 1981). Para la comparación de datos, se efectuaron análisis de varianza seguidos de un contraste *a posteriori* (Student-Newman-Keuls; Zar, 1974). Para los datos expresados como porcentajes se efectuó una transformación angular ($1/\text{seno}$), antes de hacer cualquier prueba (Sokal y Rohlf, 1969). En el caso de las proporciones granos de polen/óvulos, se analizaron los datos previa transformación de raíz cuadrada ($\sqrt{x + 0.5}$) (Snedecor y Cochran, 1975).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Número promedio de flores por inflorescencia. Del análisis del número de flores producidas por inflorescencia se hizo evidente que el promedio de cicatrices florales en inflorescencias que presentaban frutos, era significativamente mayor que en aquellas que no los presentaban (tabla 1). Este resultado puede tener diversas explicaciones: a) los daños sufridos por los frutos en estadios tempranos de desarrollo pueden provocar el aborto no sólo de éstos sino de la inflorescencia completa (Janzen, 1971; Stephenson, 1981); b) se ha demostrado que el escaso número de óvulos fertilizados provoca abscisión selectiva de los frutos (Bertin, 1982), o c) el exceso de la capacidad de carga de frutos de la planta provoca la abscisión de los frutos iniciados tardíamente (Adams, 1967; Lee y Bazzaz, 1982). Sin embargo, en este estudio no se llevaron a cabo los experimentos que explicarían esta diferencia, como probar efectos de densidad de frutos en la abscisión. Es notable el hecho de que el número de flores por inflorescencia, tanto con frutos como sin ellos, es significativamente inferior en las poblaciones de elevada altitud respecto a las de baja elevación (tabla 1), sin presentarse diferencias entre estas últimas, dentro del grupo. Este hecho apoya los resultados obtenidos por Fernández (1979), en los que se demuestra que la energía invertida en partes reproductivas es menor en poblaciones de elevada altitud que en las de baja altitud.

Producción de frutos y semillas. Con base en las diferencias anteriores, se decidió tomar sólo las inflorescencias con fruto para estimar el índice de producción de frutos (tabla 2). En este respecto, se observa claramente una división entre poblaciones de mayor

TABLA 1. Comparación múltiple del número de flores promedio por inflorescencia en inflorescencias productoras y no productoras de frutos en cada población

Sitios	Número promedio de flores/ inflorescencia con frutos	Número promedio de flores/ inflorescencia sin frutos
"La Cima"	8.20 a (5.70)	4.49 c (2.63)
"Huitzilac Cultivado A"	27.23 b (11.76)	16.79 d (10.13)
"Huitzilac Cultivado NA"	25.31 b (12.17)	13.29 d (9.28)
"Huitzilac Silvestre"	30.16 b (11.79)	16.73 d (8.75)

Los promedios de los valores que presentan la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$). Los valores entre paréntesis indican una desviación estándar.

y menor altitud (incluidos los cultivares). En estas últimas se aprecia una producción de frutos significativamente menor respecto a las poblaciones de elevada altitud; esta diferencia tiene un origen múltiple, cuya explicación debe residir en factores fisiológicos inherentes al equilibrio interno de la planta más que en efectos directos de eficiencia de la polinización, como demuestra Engleman (1979). Si consideramos que el índice de producción de semillas es un buen indicador de la eficiencia de los polinizadores, sería razonable suponer que en las poblaciones con mayor producción de frutos encontraríamos la mayor producción de semillas; sin embargo, éste no es el caso (tabla 2). En los resultados del número de semillas producidas por fruto se perciben tres grupos diferentes, donde destacan las poblaciones cultivadas (tabla 2) en las que la selección bajo domesticación ha resultado principalmente en un incremento del peso y del tamaño de la semilla (y la modificación de otras características tales como: coloración y latencia de la semilla, arquitectura de la planta, etc.), por lo que el número de óvulos por ovario disminuye

TABLA 2. Comparación múltiple del índice de producción de frutos (núm. de frutos $\times$ 100/núm. de cicatrices florales), índice de producción de semillas (núm. de semillas por vaina $\times$ 100/núm. de óvulos por ovario), número de semillas por fruto y peso de las semillas

Sitio	Producción de frutos, %	Producción semillas, %	Semillas por fruto	Peso de una semilla, mg
"Huitzilac Silvestre"	5.8 a (+0.4, - 1.2)	50.7 a	3.22 a (1.18)	8.24 a (0.21)
"Huitzilac Cultivado NA"	7.7 a (+2.3, - 1.7)	77.7 a	2.62 b (0.94)	78.80 b (15.60)
"Huitzilac Cultivado A"	7.8 ab (+2.3, - 3.0)	68.4 a	2.35 b (1.04)	85.97 c (18.43)
"Nepopualco"	11.8 b (+4.2, - 3.7)	69.1 a	3.97 c (1.45)	7.06 a (2.44)
"La Cima"	15.8 c (+34.9, - 7.5)	74.7 a	3.95 c (1.08)	7.88 a (2.46)

Los promedios de los valores que presentan la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$). Los valores entre paréntesis indican una desviación estándar. Los datos de producción de frutos sufrieron una transformación angular por lo que las desviaciones estándar asociadas resultan asimétricas.

al igual que el número de semillas por fruto; esto tiene como base la relación existente entre la producción de pocas semillas grandes por fruto, o numerosas semillas con tamaños pequeños (Janzen, 1969; Harper, 1977). El peso individual de las semillas sigue una relación exponencial negativa respecto al número de semillas por fruto: peso de la semilla = $8.10 e^{-1.59}$ (número de semillas por fruto); $r = 0.92$; $p < 0.05$. Así, al tener un número mayor de semillas por fruto, el peso de éstas es menor (tabla 2), siendo significativamente más ligeras y numerosas las semillas de las poblaciones silvestres y más pesadas y escasas las de los cultivares. La selección artificial ha reducido el número de semillas por vaina y aumentado casi ocho veces el peso total de semillas por vaina, lo cual representa un considerable ahorro de tiempo y energía en la cosecha. En la población de Nepopualco existen robadores de néctar (*Apis mellifera*), los cuales perforan la base de la corola y extraen el néctar. Esto se ha considerado tradicionalmente como perjudicial para la producción de semillas; sin embargo, en este caso no se cumplen tales argumentos ya que no existen diferencias entre grupos respecto a la eficiencia de polinización o producción de semillas, lo cual coincide con las observaciones de Hawkins (1961), Lyon y Chadek (1971) y Hernández y Toledo (1979), quienes no detectaron decrementos en la producción de semillas cuando existen robadores de néctar.

Polinizaciones controladas. Búrquez y Sarukhán (1980) reportan diferencias fenológicas en la floración en el sitio de mayor altitud (La Cima), de tal forma que la población parecía dividirse en dos porciones: la primera con plantas de floración temprana y la segunda con plantas tardías. Los resultados de las cruza artificiales nos dan una base cuantitativa para afirmar la existencia de esta división (tabla 3). Al principio de la estación reproductiva, las pruebas de autocruza indican que en esta población existen barreras de compatibilidad que se van perdiendo conforme pasa el tiempo, hasta que la autogamia es tan importante como la alogamia; así se pueden detectar diferencias entre individuos y entre poblaciones con base en las pruebas de autocompatibilidad. En esta población se encontró una primera porción constituida por plantas de floración precoz con mecanismos de autoincompatibilidad como se ilustra en la tabla 3, grupo A; un tiempo de superposición (grupo B) y al final de la estación reproductiva una porción representada por plantas autocompatibles. Las formas autocompatibles y autoincompatibles ocurren simpátricamente y es razonable suponer que exista flujo genético entre ellas. Una de las explicaciones para aclarar la persistencia de este fenómeno reside en la existencia de correlaciones genéticas negativas entre tiempo de floración y autoincompatibilidad. Los resultados de la polinización cruzada son variables, siendo aparentemente menores al principio de la estación (45%), y mayores al final (61%).

El sistema reproductivo predicho por la relación P/O (tabla 4) es el de xenogamia facultativa. Esta descripción es adecuada para las plantas tardías autocompatibles, mas no para las plantas tempranas autoincompatibles, las cuales son mejor descritas por un sistema de xenogamia obligada.

En el caso de las poblaciones silvestres y cultivadas de Huitzilac, Mor. (tabla 3), no se encontraron barreras de autocompatibilidad, aunque en todos los casos la autopolinización es cero o presenta valores muy cercanos a cero, lo que concuerda con lo reportado en la literatura (*v.gr.* Kendall y Smith, 1976). Asimismo, es aparente la diferencia entre la producción natural de frutos (promedio global = 9.8%) y la producción de frutos por polinización cruzada artificial (promedio global = 63.3%). Esta disparidad sugiere que la polinización natural es insuficiente, aunque otros factores como el aborto tem-

TABLA 3. Resultados de las experiencias de las cruas artificiales

Población y fecha	Núm. frutos por planta	Porcentaje de fructificación		
		Autocompa- tibilidad	Autopoli- nización	Polinización cruzada
"La Cima"				
16/6/78	0	0.0 [40]	0.0 [40]	45.0 [40] (5.6) A
09/7/78	1.5	0.0 [25]	0.0 [29]	—
20/7/78	2.5	15.0 [40] (4.0)	5.0 [40] (2.4)	27.5 [40] (5.0) B
26/8/78	1.8	51.6 [24] (3.7)	0.0 [45]	61.3 [24] (3.6) C
"Huitzilac Silvestre"				
05/10/78	5.0	53.3 [21] (7.8)	0.0 [36]	91.7 [20] (4.4)
05/11/78	10.5	49.2 [46] (5.2)	0.0 [50]	47.6 [48] (5.1)
"Huitzilac A + NA"				
05/10/78	5.0	61.8 [38] (7.1)	0.0 [40]	87.5 [34] (4.0)
05/11/78	8.0	56.5 [32] (6.2)	4.1 [37] (2.3)	82.6 [28] (5.1)
05/11/78	26.0	35.3 [40] (5.3)	0.0 [49]	63.1 [38] (5.5)

Los valores son promedios porcentuales del cociente número de frutos producidos/número de flores polinizadas. A = plantas tempranas en la floración, B = plantas de transición, y C = plantas tardías. Los valores entre paréntesis indican una desviación estándar y aquéllos entre corchetes el número de muestra. El número de frutos por planta se refiere al número promedio de frutos en pie en ese momento.

prano en los frutos parecen desempeñar un importante papel en la producción natural de frutos. Esta hipótesis no ha sido explorada en este trabajo. La polinización cruzada aumenta la producción de frutos, tanto en las poblaciones de elevada altitud, como en las de baja elevación.

El sistema reproductivo bajo estas condiciones es el de xenogamia facultativa, dato que coincide con las predicciones calculadas del cociente P/O propuesto por Cruden (1976). Como se ilustra en la tabla 4, los resultados de la relación P/O indican dos grupos: uno en el que se encuentran asociadas las poblaciones cultivadas con un P/O estadísticamente mayor y el otro con todas las poblaciones silvestres. Sin embargo, los cocientes caen en el rango de xenogamia facultativa, esto es, preponderantemente polinización cruzada sin mecanismos que prevengan la autopolinización.

Las similitudes entre las poblaciones silvestres y cultivadas de baja elevación sugieren la existencia de flujo genético entre ambas, mientras que las diferencias entre las poblaciones de mayor altitud y menor altitud (incluidos los cultivares), sugieren un alto grado de aislamiento genético.

Del análisis de los datos para las diferentes poblaciones puede desprenderse el hecho de que las poblaciones silvestres de baja altitud comparten en gran proporción características con los cultivares, debiéndose esto muy posiblemente a que existe intercambio

TABLA 4. Comparación múltiple del número de granos de polen por antera, número de óvulos por ovario y proporciones polen/óvulos

Sitio	Granos de polen por antera	Óvulos por ovario	Proporciones polen/óvulos
"Huitzilac Cultivado A + NA"	627.8 a (79.0)	3.6 a (0.04)	1 705 a (202)
"Huitzilac Silvestre"	603.0 a (98.5)	6.3 b (0.7)	906 b (157)
"La Cima"	467.4 b (134.6)	5.3 c (0.6)	832 bc (239)
"Nepopualco"	419.8 c (116.4)	6.3 b (0.7)	671 c (186)

Simbología: ver tabla 2. En todos los casos los valores promedio del cociente P/O caen en el rango de la clase xenogamia facultativa propuesta por Cruden (1976).

genético causado por la coincidencia de eventos fenológicos y mediación de los mismos polinizadores; asimismo, las poblaciones de elevada altitud parecen estar aisladas reproductivamente de las poblaciones de baja altitud, ya que presentan características distintivas y únicas como presencia de autoincompatibilidad, polinización por colibríes y diferencias notables en características reproductivas, tales como sistemas de cruza y producción de flores, frutos y semillas.

AGRADECIMIENTOS. Los autores desean agradecer a F. Chiang, R. Dirzo, M. Engleman, A. Martínez y D. Piñero, la revisión y crítica de este trabajo. Este proyecto se llevó a cabo cuando el primer autor gozaba de un beca tesis del Programa de Superación del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México.

LITERATURA CITADA

- ADAMS, M.W. 1967. Basis of yield component compensation in crop plants with special reference to the field bean *Phaseolus vulgaris*. *Crop Sci.* 7:505-510
- ALAN, J.J. y C.C. MOH. 1966. Determinación del porcentaje de cruzamiento natural en el frijol común (*P. vulgaris* L.) en Alajuela, Costa Rica. *Turrialba* 16:156-158.
- AMOS, J.M. 1943. A measurement of the value of bees in the pollination of Lima beans. *Amer. Bee J.* 83:240-241.
- BARRONS, K.C. 1939. Natural crossing in Lima beans at different degrees of isolation. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 36:637-640.
- BERTIN, R.I. 1982. Paternity and fruit production in the trumpet creeper (*Campsis radicans*). *Amer. Nat.* 119:694-709.
- 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.
- BÚRQUEZ, A. 1979. *Biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de Phaseolus coccineus* L. Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- y J. SARUKHÁN. 1980. Biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L. I. Relaciones planta-polinizador. *Bol. Soc. Bot. México* 39:5-27.
- CRISPÍN, M.A. 1961. Cruzamiento natural en el frijol. *Agric. Téc. México* 11:38-39.
- CRUDEN, R.W. 1976. Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. En: J. Burley (Ed.), *Variation, breeding and conservation of tropical forest trees*. Academic Press, Londres.

- DARWIN, C. 1858. On the agency of bees in the fertilization of papilionaceous flowers and on the crossing of kidney beans. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 2:459-465.
- , 1876. *The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom*. J. Murray, Londres.
- ENGLEMAN, E.M. 1979. Anatomía y morfología. En: E.M. Engleman (Ed.), *Contribuciones al conocimiento del frijol (Phaseolus) en México*. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- FERNÁNDEZ, M.P. 1979. *Ciclos de vida comparativos de poblaciones de Phaseolus coccineus L. (Leguminosae)*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- FREE, J.B. 1966. The pollination of the beans *Phaseolus multiflorus* and *Phaseolus vulgaris* by honeybees. *J. Apic. Res.* 5:87-91.
- , 1970. *Insect pollination of crops*. Academic Press, Londres.
- y P.A. RACEY. 1968. The pollination of runner beans (*Phaseolus multiflorus*) in a glasshouse. *J. Apic. Res.* 7:67-69.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres.
- HAWKINS, R.P. 1961. Observations on the pollination of red clover by bees. I. The yield of seeds in relation to the numbers and kinds of pollinators. *Ann. Appl. Biol.* 49:55-65.
- HERNÁNDEZ, H.M. y V.M. TOLEDO. 1979. The role of nectar-robbers and pollinators in the reproduction of *Erythrina leptorhiza*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66:512-520.
- JANZEN, D. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- , 1971. *Cassia grandis* L. beans and their escape from predators. *Ecology* 52:964-979.
- KENDALL, D.A. y B.D. SMITH. 1976. The pollinating efficiency of honeybee and bumblebee visits to flowers of the runner bean *Phaseolus coccineus* L. *J. Appl. Ecol.* 13:749-752.
- KNUTH, P. 1895-1905. *Handbuch der Blütenbiologie, I-III*. Engelmann, Leipzig.
- KRISTOFFERSON, K.B. 1921. Spontaneous crossing in the garden bean *Phaseolus vulgaris*. *Hereditas* 2:395-400.
- LEE, T.D. y F.A. BAZZAZ. 1982. Regulation of fruit maturation pattern in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology* 63:1374-1388.
- LYON, D.L. y C. CHADEK. 1971. Exploitation of nectar resources by hummingbirds, bees and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii*. *Condor* 73:246-248.
- MACKIE, W.W. y F.L. SMITH. 1935. Evidence of field hybridization in beans. *J. Amer. Soc. Agronom.* 27:903-909.
- MACGREGOR, S.E. 1976. *Pollination of cultivated crop plants*. Agriculture Handbook No. 496, USDA, Washington, D.C.
- MIRANDA C., S. 1979. Evolución de *Phaseolus vulgaris* y *P. coccineus*. En: E.M. Engleman (Ed.), *Contribuciones al conocimiento del frijol en México (Phaseolus)*. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- MOMMERS, J. 1971. De bestuivulv von bonen (*Phaseolus*) onder glass. *Bijenteelt*. 73:79-80.
- SNEDECOR, G.W. y W.G. COCHRAN. 1975. *Métodos estadísticos*. 5a. ed. CECSA, México.
- SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1969. *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- STEPHENSON, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279.
- TEODORADZE, S.G. 1959. The role of bees in the production of new varieties of beans in the conditions of Georgia. *Pchelovodstvo Mosk.* 36:40-42.
- VIEIRA, C. 1960. Sobre a hibridação natural em *Phaseolus vulgaris* L. *Rev. Ceres* 11:103-107.
- WESTER, R.E. y H. JORGENSEN. 1951. Hybrid vigor in Lima beans. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 57:305-309.
- ZAR, J.H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.