

# Taxonomía tradicional y molecular de especies y cepas de levaduras

Alma Gabriela Verdugo-Valdez, Alma Rosa González-Esquina\*

## RESUMEN

El presente trabajo resume los métodos que se han utilizado para la realización de estudios, aplicados a las levaduras, con el fin de reconocer las semejanzas y diferencias que nos permitan clasificarlos como organismos pertenecientes a diferentes grupos taxonómicos; aun compartiendo un mismo hábitat. Considerándose para esto, tanto los métodos tradicionales como los moleculares, de los cuales es posible tener datos más precisos sobre la identidad de las levaduras.

**Palabras clave:** levadura, taxonomía tradicional, taxonomía molecular.

## ABSTRACT

The present work summarizes the methods that have been used for the accomplishment of studies, applied to yeasts, with the purpose of recognizing the similarities and differences that allow us to recognize them like organisms pertaining to different taxonomic groups; still sharing a same habitat. Considering itself for this, as much the traditional methods as molecular ones, of which it is possible to have more precise data on the identity of yeasts.

**Key words:** yeast, traditional taxonomy, molecular taxonomy.

## INTRODUCCIÓN

Una especie es la categoría básica de la clasificación biológica, y en los eucariotas el término está enfocado a la biología de la reproducción; por otro lado, una cepa es un aislado o grupo de aislados que pueden ser distinguidos de otros del mismo género y especie por características fenotípicas o genotípicas, o ambas (Dijkshoorn et al. 2000). Para identificar y clasificar a las especies y cepas ha sido necesario el empleo de las bases taxonómicas, inicialmente, de forma tradicional y más recientemente, apoyadas en los métodos basados en la biología molecular.

1.- **Taxonomía tradicional:** basa la identificación de las levaduras en criterios fenotípicos, sin embargo, comúnmente es necesario que se realice una gran cantidad de pruebas y repeticiones de éstas para lograr obtener resultados confiables. Entre las características que se valoran en este tipo de estudios están: utilización de distintos compuestos, habilidad para fermentar y/o asimilar diversas fuentes de carbono, morfología colonial y de las células vegetativas, formación de esporas, tipo de reproducción, criotolerancia, termosensibilidad, capacidad para crecer en nitrito o nitrato como única fuente de nitrógeno (Spencer y Spencer, 1997). Por otra parte, la comparación molecular ha mostrado que muchos resultados obtenidos con base en el fenotipo son incorrectos, como lo mencionan Kurtzman y Fell en *The Yeasts Handbook* (2006).

---

\*Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas,  
Escuela de Biología  
verdugov1@yahoo.com.mx

**2.- Taxonomía molecular:** esta disciplina sienta sus bases en el estudio de las características genómicas de los individuos, analiza las secuencias del ARN o del ADN y utiliza los resultados de dicho análisis para identificar y ubicar a los organismos en los taxa correspondientes. Se puede considerar que inició con la determinación de la proporción de G/C del ADN nuclear. Estos análisis demostraron que las levaduras ascomicetos tienen de 28 a 50 % G+C, mientras que las levaduras basidiomicetos tienen un rango de 50 a 70 %. Según Price *et al.* (1978) y Kurtzman y Phaff (1987) en *The Yeasts Handbook* (2006), las cepas que difieren por 1-2 % son reconocidas como especies separadas. La necesidad de una valoración cuantitativa de similitud genética entre cepas y especies fue satisfecha, en parte, por la técnica de reasociación o hibridación de ADN nuclear, que han tenido un marcado impacto sobre el reconocimiento de especies de levadura, pero consume tiempo y el grado de resolución genética no va más allá de especies cercanamente relacionadas. Otras técnicas que también se utilizan para estudios taxonómicos son: secuenciación de genes, que ofrece rapidez y su resolución no está limitada a taxa muy relacionados (Kurtzman y Robnett 1998, Fell *et al.* 2000); también se utilizan las sondas y los cebadores, el análisis del ADN polimórfico amplificado aleatoriamente (RAPD), el análisis del polimorfismo de la longitud de los fragmentos amplificados (AFLP), el análisis del polimorfismo de la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP), y el cariotipo obtenido por la separación de los cromosomas en una electroforesis en gel en campo pulsado (PFGE) (Spencer y Spencer, 1997; Kurtzman y Robnett, 1998; Kurtzman y Fell, 2006). Los cebadores especie-específicos son efectivos cuando son usados para identificación basada en PCR que involucre a un número pequeño de especies o cuando una especie en particular es el sujeto de estudio. Los RAPDs de microsatélites y las huellas genéticas de AFLP han sido usados de forma efectiva

en algunos laboratorios. Una preocupación en el uso de estos últimos dos métodos es su reproducibilidad entre laboratorios, debido a que pequeñas diferencias en las condiciones de la PCR pueden impactar los patrones especie-específicos que sirven como referencia. El cariotipo con electroforesis en campo pulsado y RAPD del ADN mitocondrial pueden servir en una etapa inicial de la caracterización e identificación de especies de levaduras, sin embargo, la interpretación de los patrones de bandas de cromosomas y de fragmentos de restricción mitocondrial para propósitos taxonómicos es complicada por el alto grado de polimorfismo, como son los rearrreglos cromosómicos, dentro de algunos taxa (Kurtzman y Fell, 2006).

Acerca de especie, es importante hacer mención que existen diferentes conceptos, dependiendo del enfoque de cada autor; sin embargo, son dos conceptos los que consideramos que se deben de retomar en este caso: el concepto de especie biológica, sobre el que Groombridge (1992) escribió que está asociado con los trabajos de Dobzhansky, Huxley y Mayr. De acuerdo con Mayr; una especie es un grupo de poblaciones naturales que tienen aislamiento reproductivo con respecto a otros grupos. El autor argumenta que la idea básica de una especie biológica es que un “pool” de genes disponibles para recombinación a través de reproducción sexual, pero que están protegidas por una variedad de mecanismos de reconocimiento y aislamiento. Entonces, la especie biológica a la que pertenece un individuo dado es determinada por los límites de las poblaciones con las cuales éstos se reproducen o tienen potencial para hacerlo. El otro concepto es el de especie filogenética, sobre el que Groombridge (1992) también escribe que de acuerdo con Nixon y Wheeler (1990) una especie se define como la agregación más pequeña de poblaciones (reproducción sexual) o linajes (reproducción asexual) diagnosticable por una única combinación de caracteres presentes en individuos comparables.

**3.- Perspectivas del análisis filogenético de levaduras basado en datos moleculares:** Los métodos moleculares para la identificación de levaduras sirven para realizar análisis filogenéticos, de hecho, muchas relaciones filogenéticas entre estos organismos han sido resueltas a partir del estudio de secuencias de genes (Fell, 1995; Fell *et al.* 2000; Kurtzman y Robnett, 1998). Muchos de los análisis utilizan secuencias de ADN ribosomal (ADNr), pero generalmente no hay diferencias en la topología de los árboles si los análisis son a partir de estas secuencias o a partir de otros genes (Kurtzman y Fell, 2006). Los mismos autores comentan que aunque los árboles filogenéticos derivados de varios genes son generalmente congruentes, su soporte para el linaje basal es débil; debido a esto, el orden de las ramas es incierto, dando como resultado ambigüedad acerca de los miembros que constituyen a un género, una familia o un orden, y se apoyan en la declaración de Hawksworth *et al.* (1995) quienes indican que “no hay un criterio universal aplicable a la distinción de géneros, pero en general el énfasis para esto es sobre las discrepancias en los caracteres fundamentales”; considerando a estos caracteres como la secuencia de genes, es deseable entonces

que los análisis moleculares se realicen sobre múltiples genes y no sobre un solo gen, un ejemplo que citan Kurtzman y Fell en *The Yeasts handbook*, es el realizado por Kurtzman y Robnett (2003) quienes examinaron la relación entre las aproximadamente 80 especies del complejo *Saccharomyces* a partir de múltiples genes, combinando el análisis de los genes 18S, 26S, 5.8S/ITS y los genes de ADNr de la subunidad pequeña mitocondrial con los genes para el factor de elongación 1- $\alpha$  y citocromo oxidasa II, obteniendo como resultado un soporte más fuerte para la resolución de linajes.

#### CONCLUSIONES

Los estudios reportados en esta fuente bibliográfica se refieren en su mayoría a los géneros *Saccharomyces* y *Candida*, pero es claro que hay necesidad de realizar análisis filogenéticos a otros géneros, lo cual será posible con la aplicación de los métodos moleculares disponibles para estudiar las secuencias de genes y la divergencia entre ellas; por otra parte consideramos importante la necesidad de la identificación de especies desconocidas, para lo cual será muy útil el apoyo de los métodos que no dependen del cultivo en placa.

## BIBLIOGRAFÍA

**DIJKSHOORN V. L., B. M. URSING Y J. B. URSING.** (2000). "Strain, clone and species: comments on three basic concepts of bacteriology." *J. Med. Microbiol.* 49: 397-401.

**FELL, J. W.** (1995). "rDNA targeted oligonucleotide primer for the identification of pathogenic yeasts in a polymerase Caín reaction." *J. of ind. Microbiol.* 14:475-477.

**FELL, J. W. y T. BOEKHOUT** (2000). "Biodiversity and systematics of basidiomycetous yeasts as determined by large-subunit rDNA D1/D2 domain sequence analysis." *Int. J. of System. and Evol. Microbiol.* 50: 1351-1371.

**GROOMBRIDGE, B.** (1992). "Global Biodiversity". Chapman and Hall (Eds.).

**HAWKSWORTH** et al. (1995). Citado por KURTZMAN C. P. Y FELL J. W. en Rosa C. y Péter G. (Eds.). *The Yeasts Handbook.* (2006). Vol. I. Cap. 2. Biodiversity and Ecophysiology of Yeasts. Springer. Alemania.

**KURTZMAN Y PHAFF** (1987) En *The Yeasts Handbook.* Vol. I. Yeast Systematics and Phylogeny Implications of Molecular Identification Methods for Studies in Ecology. Rosa C. y Péter G. (Eds.). Springer.

**KURTZMAN, C. P. AND C. J. Robnett** (1998). "Identification and phylogeny of ascomycetous yeasts from analysis of nuclear large subunit (26S) ribosomal DNA partial sequences." *Antonie van Leeuwenhoek* 73: 331-371.

**KURTZMAN C. P. Y J. W. FELL.** (2006). En *The Yeasts Handbook.* Vol. I. Yeast Systematics and Phylogeny Implications of Molecular Identification Methods for Studies in Ecology. Rosa C. y Péter G. (Eds.). Springer.

**PRICE** et al. (1978) Citado por KURTZMAN C. P. Y FELL J. W. en Rosa C. y Péter G. (Eds.). *The Yeasts Handbook.* (2006). Vol. I. Cap. 2. Biodiversity and Ecophysiology of Yeasts. Springer. Alemania.

**SPENCER, J. F. T. Y SPENCER, D. M.** (1997). En Spencer, J. F. T. y Spencer, D. M. (Eds.). *Yeasts in Natural and Artificial Habitats.* Springer. New York.



# ¿El tamaño importa? éxito de apareamiento en los machos territoriales de la abeja solitaria *Perdita pipiolyln* (Hymenoptera: Andrenidae)

Sergio López<sup>1</sup>,  
Rodolfo Palacios-Silva<sup>2</sup> y  
Adolfo León-Gutiérrez<sup>2,3</sup>

## RESUMEN

Se analiza el efecto del tamaño individual y del territorio, en abejas solitarias de la especie *Perdita pipiolyln*. Los resultados de este estudio muestran que los individuos que ocupan territorios de mayor tamaño tienen mayores posibilidades de reproducirse, en comparación con los que ocupan territorios más pequeños. Además, los datos sugieren que no es relevante el tamaño corporal de los individuos que defienden territorios de mayor calidad (medidos por el tamaño de la flor), sino el orden de llegada a los territorios.

**Palabras clave:** Comportamiento territorial, Selección sexual, Tamaño corporal, Hymenoptera, Andrenidae.

## ABSTRACT

Individual body size and territory size were analyzed on a solitary bee species (*Perdita pipiolyln*). The results show that

males on bigger flowers have higher reproductive success than males on small flowers. Body size is less important trait to defend higher quality territories (estimated by flower size) than arrival order to territory.

**Key words:** Body size, Sexual selection, Territoriality, Hymenoptera, Andrenidae.

## INTRODUCCIÓN

Darwin (1871) propuso que si un género sexual se presentaba menos abundante en la población, el resultado era un incremento en la competencia entre los miembros del sexo más abundante (generalmente el masculino) por tener acceso a una pareja del sexo menos abundante (generalmente el femenino). También Darwin fue el primero en discutir, en un contexto evolutivo, los sistemas de apareamiento. El término “sistema de apareamiento” de una población, se refiere a las estrategias conductuales que cada individuo emplea para conseguir pareja (Emlen y Oring, 1977). Esto abarca: (1) el número de parejas adquiridas, (2) la manera como se adquiere pareja, (3) la presencia y características de cada miembro de la pareja, y (4) los patrones de cuidado parental que proporciona cada sexo a su descendencia. Por lo tanto, un sistema de apareamiento depende de qué sexo es menos abundante, y de la manera o el grado en que el sexo más abundante controla los recursos básicos y monopoliza parejas (Emlen y Oring, 1977).

<sup>1</sup>Escuela de Ingeniería Topográfica, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte Poniente s/n col. Lajas Maciel C.P. 29039. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Tel. 01 (961) 6170440. E-mail: slopezmendoza@yahoo.com.mx.

<sup>2</sup>Escuela de Ingeniería Ambiental, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte Poniente s/n col. Lajas Maciel C.P. 29039. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Tel. 01 (961) 1256033. E-mail: rod\_palacios@hotmail.com.

<sup>3</sup>El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula. Carretera Antiguo Aeropuerto Km. 2.5, C.P. 30700, Tapachula, Chiapas, México. E-mail: aleon@ecosur.mx.

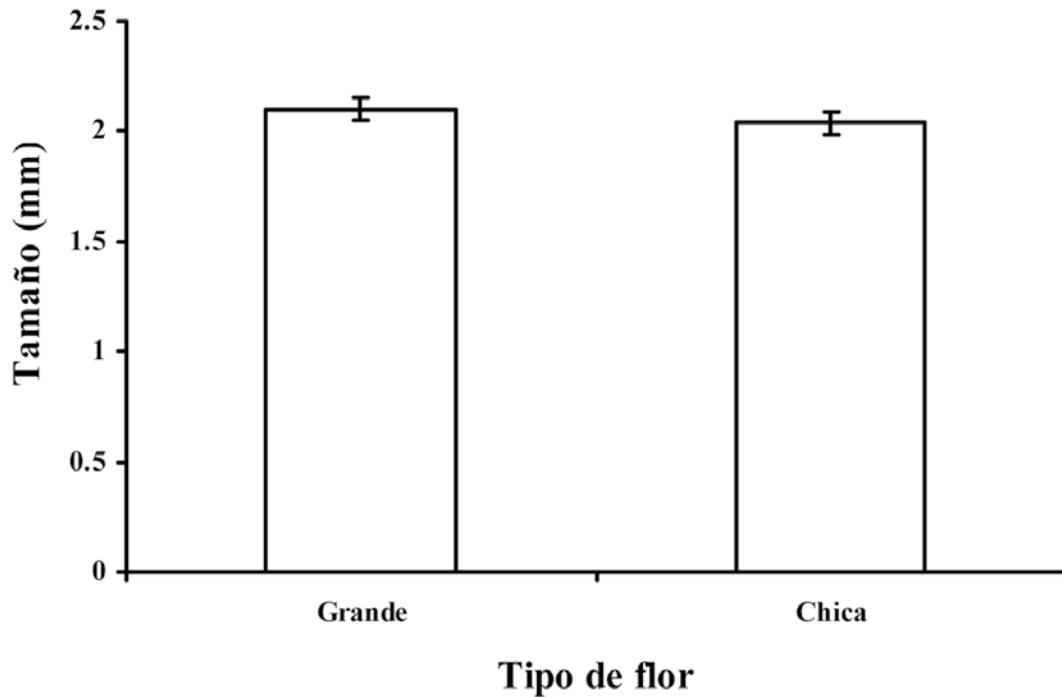


Figura 1 ■ | Gráfica de la comparación del tamaño corporal (promedio  $\pm$  error estándar), entre los machos territoriales de las flores grandes y chicas. Prueba de  $t = 0.866$ , grados de libertad (GL) = 22, ( $P = 0.395$ ).

En este contexto, el éxito reproductivo de las hembras está limitado por el acceso a los recursos más que por el acceso a los machos, mientras que el éxito reproductivo de los machos está limitado por el acceso a las hembras (Bateman, 1948; Trivers, 1972). La poliginia por defensa de recursos es un sistema de apareamiento en el que los machos controlan indirectamente el acceso a las hembras, mediante el control del acceso a los recursos que son indispensables para ellas (Davies, 1991); y donde los machos, con mayor habilidad para defender las áreas que contienen mejores recursos, pueden obtener muchas parejas. Lo anterior explica porque los machos de algunas especies desarrollan una conducta territorial para incrementar la frecuencia de apareamientos, como sucede en mariposas (Davies, 1978; Cordero y Soberón, 1990), peces (Itzcowitz, 1979), aves (Krebs, 1971) y mamíferos (Clutton-Brock *et al.*, 1988); por lo que en estos sistemas la competen-

cia directa entre machos es por los territorios de mayor “calidad”, más que por las hembras per se.

*Perdita pipiyolin* es una especie de abeja solitaria, donde los machos defienden territorios (flores de la cactácea *Opuntia excelsa*), las hembras visitan las flores para recolectar polen y copular (Rodríguez, 1997). En observaciones previas se encontró una relación entre el diámetro del ovario de las flores de *O. excelsa* (indicador directo del tamaño e indirecto de la calidad del territorio) y el número de machos asociados. A partir de lo anterior surgen las siguientes preguntas: (1) ¿Existen diferencias de tamaño entre los machos que defienden territorios grandes y los machos que defienden territorios chicos? (2) ¿Existen diferencias en el éxito de apareamiento entre los machos de territorios grandes y los machos de territorios chicos? Por lo que las predicciones derivadas para este trabajo son: (1) los machos de territorios grandes son de mayor tamaño, en

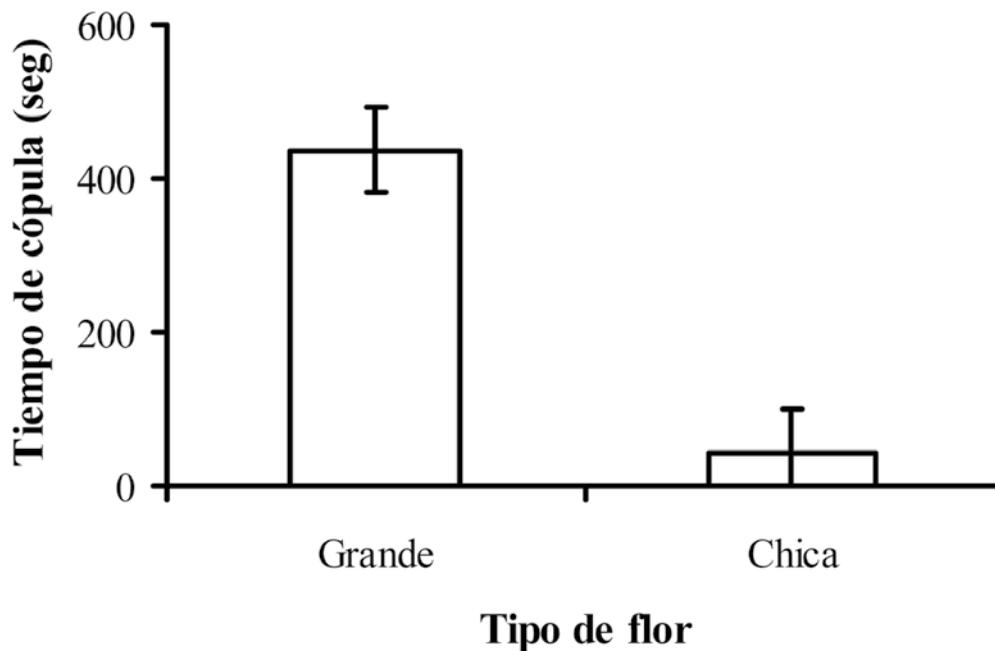


Figura 2 ■ Gráfica de la comparación del tiempo de duración de las cópulas (promedio  $\pm$  error estándar), entre los machos territoriales de las flores grandes y chicas. Prueba de  $t = 5.004$ , grados de libertad (GL) = 22, ( $P > 0.001$ ).

comparación con los machos de territorios chicos, lo que les permite defender territorios de mayor calidad, y (2) los machos de territorios grandes tienen mayor éxito de apareamiento, estimado como la frecuencia y duración de las cópulas, en comparación con los machos de territorios chicos.

#### MÉTODO

El estudio se realizó en la Estación de Biología Chamela, del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, a  $19^{\circ} 30'N$  y  $105^{\circ} 03'W$ , cerca del poblado de Chamela, en la costa de Jalisco, México. El sitio es una reserva de 1600 ha, en relieve de lomeríos con pendientes de  $21$  a  $34^{\circ}$  (Bullock 1988). Los suelos son entisoles jóvenes poco desarrollados en sustratos de riolitas y basaltos (Martínez-Yrizar y Sarukhan 1993). El clima es cálido y estacionalmente seco. La precipitación promedio anual aproximada (707 mm) cae entre julio y octubre. La temperatura

media anual es de  $24.9^{\circ}C$  (Bullock 1988). El tipo de vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio de Rzedowski (1978), excepto por pequeñas áreas de bosque tropical subcaducifolio a lo largo de arroyos y en suelos más profundos. Además, en la zona de vegetación costera existen manchones de matorrales dominados por cactáceas del género *Opuntia*.

A partir de las hipótesis generadas, se diseñó el siguiente protocolo experimental en el que se seleccionaron 12 flores chicas, con diámetros de ovario menores a 25 milímetros, y 12 flores grandes, con diámetros de ovario mayores a 27.5 milímetros, repartidas en diferentes plantas de cactus de la zona de estudio. Se realizaron observaciones simultáneas sobre pares de flores, una grande y una chica, que tuvieran machos territoriales de *P. pipiyolin*, durante periodos de 10 minutos, desde las 10:30 de la mañana hasta las 3 de la tarde. Se registró la frecuencia y duración (tiempo) de cópulas para cada macho. Al finalizar el

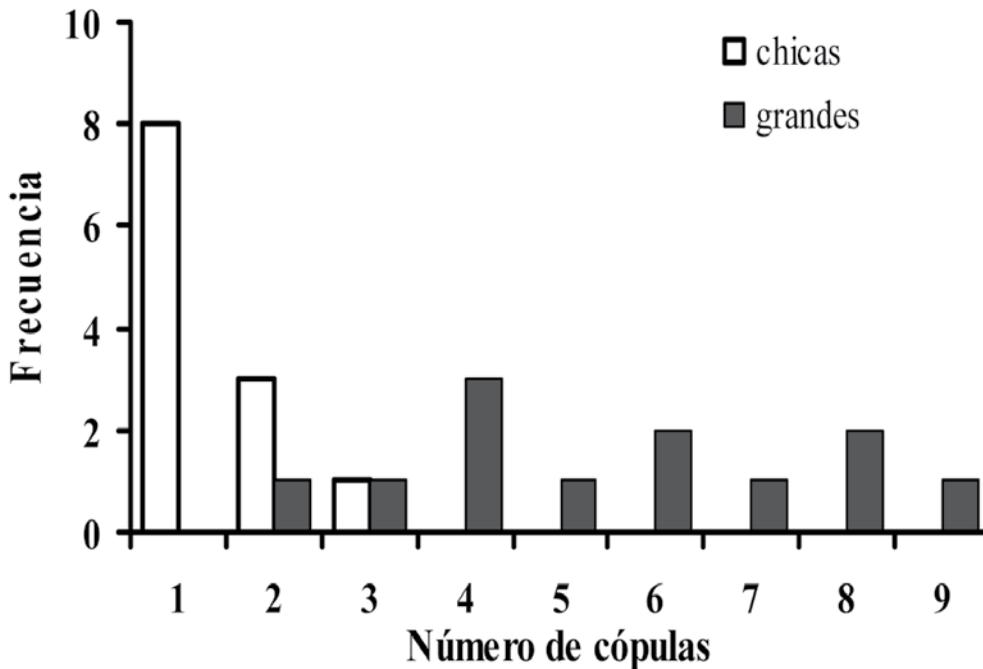


Figura 3 ■ Gráfica de la distribución de frecuencias del número de cópulas de los machos territoriales, por tipo de flor (grande o chica). Prueba de G (Log Likelihood ratio) = 26.000, GL = 8 (P = 0.001).

día de actividad, se capturaron los machos territoriales observados.

En el laboratorio se procedió a medir el tamaño de los machos capturados en el campo. Se consideró el largo del tórax como un estimador del tamaño corporal, utilizando un microscopio estereoscópico con una regla graduada en el objetivo, a un aumento de 2X. Finalmente, los datos de frecuencias se analizaron mediante una prueba no paramétrica de G (log likelihood ratio), mientras que los datos de tiempo y tamaño se analizaron mediante una prueba paramétrica de comparación de promedios pareados (“t” de Student).

### RESULTADOS

Se observó que los machos llegan a las flores en el momento en que éstas comienzan a abrirse, aproximadamente a las 9:30 a. m. Desde este momento y hasta

poco después de que las flores abren completamente, los machos compiten agresivamente por los territorios, aunque hay flores a las que sólo llega un macho. Esta competencia se caracteriza por combates entre los machos que se agarran mutuamente con las mandíbulas, hasta que uno de los machos es excluido de la flor. Después de excluir a otros machos, el residente se dedica a copular con las hembras que llegan a su territorio, en algunas ocasiones cuando ellas están colectando polen y néctar, en otras ocasiones cuando se van del territorio. Sin embargo, también es frecuente que otros machos intenten remover al residente de su territorio o que se establezcan en la periferia de la flor como machos satélites e intenten aparearse con las hembras desocupadas (robarle cópulas al macho territorial).

Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre el tamaño corporal de los machos

que defendían flores grandes y chicas (Figura 1), es decir que los machos grandes no están asociados a los territorios grandes como se predijo inicialmente. Sin embargo, sí se encontraron diferencias en el éxito de apareamiento entre los machos de territorios grandes y los machos de territorios chicos. Los machos de territorios grandes presentan tiempos de cópula mayores que los machos en flores chicas (Figura 2); y también una mayor frecuencia de cópulas por unidad de tiempo, en comparación con los machos que defienden territorios chicos (Figura 3).

### DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Una de las razones para suponer que los machos grandes se asocian a flores grandes es que el tamaño corporal puede conferir ventajas al momento de los combates entre machos, en el sentido de que un macho de mayor tamaño puede ser más hábil para defender un territorio más grande que un macho pequeño. Sin embargo, Davies (1978) encontró que para la mariposa *Pararge aegeria*, independientemente de las características individuales (por ejemplo tamaño o agresividad), 'el residente siempre gana', y propuso dos explicaciones: (1) que la probabilidad de encontrar un territorio desocupado sea grande y que los combates prolongados sean muy costosos, por lo que el intruso desiste en poco tiempo en su intento por excluir al macho residente y (2) que el macho residente haya dedicado más tiempo a explorar el

territorio, por lo que estaría dispuesto a invertir más tiempo y energía en su defensa, en comparación con un macho intruso. En el caso de *P. pipiyolin*, la mayoría de las veces se observó que el primer macho en llegar a la flor era el que se convertía en el residente del territorio, además de que hay flores que no son ocupadas. Esto sugiere que la primera explicación podría ajustarse a este sistema, por lo que sería interesante poner a prueba, en trabajos posteriores, las hipótesis de que la probabilidad de encontrar territorios desocupados es alta y que los combates por un territorio son muy costosos.

En cuanto al efecto del tamaño sobre el éxito de apareamiento, los resultados demuestran que el éxito de apareamiento es mayor para los machos que establecen territorios en las flores grandes, debido a que la frecuencia de visitas, por parte de las hembras, es más alta que en las flores de menor tamaño (Observación personal). Desde el punto de vista de los machos, las flores grandes pueden representar territorios de mayor calidad. Sin embargo, con estos resultados no es posible determinar si el tamaño del ovario es un buen indicador de la cantidad o calidad del polen y néctar que ofrece una flor.

Para complementar este trabajo sería conveniente diseñar otro experimento en el que se evalúe el efecto del tamaño del macho residente, el tamaño del territorio y la interacción entre estos dos factores, sobre el éxito de apareamiento.

## BIBLIOGRAFÍA

- BATEMAN, A. J.** 1948. Analysis of data on sexual isolation. *Evolution* 3: 174-177.
- BULLOCK, S. H.** 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 5-17.
- CORDERO, C. y SOBERÓN J.** 1990. Non-resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Insect Behavior* 3: 719-732.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GREEN D., HIRAIWA-HASEGAWA M. y ALBON S. D.** 1988. Passing the buck: resource defence lekking and mate choice in fallow deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23: 367-372.
- DARWIN, C.** 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. Appleton, New York.
- DAVIES, N. B.** 1978. Territorial defense in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): The residents always win. *Animal Behavior* 26: 138-147.
- DAVIES, N. B.** 1991. Mating systems, 263-294 pp. En: J. R. KREBS y N. B. DAVIES (eds.), *Behavioral ecology*. Blackwell Scientific Publication (3ª. Ed.), Oxford.
- EMLLEN, S. T. y ORING L. W.** 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- ITZKOWITZ, M.** 1979. Territorial tactics and habitat quality. *American Naturalist* 114 (4):585-590.
- KREBS, J. R.** 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. *Ecology* 52: 2-22.
- MARTÍNEZ-YRIZAR, A. y SARUKHAN, J.** 1993. Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un Bosque Tropical Caducifolio y uno Subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana* 21: 1-6.
- RODRÍGUEZ, V. B.** 1997. Algunos aspectos sobre la biología de *Perdita pipiyolin*. *Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara*. 78 pp.
- RZEDOWSKI, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 431 pp.
- TRIVER, R. L.** 1972. Parental investment and sexual selection, 136-179 pp. En: CAMPBELL B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Aldine-Atherton, Chicago.

