

251769

155
zej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

HISTORIA NATURAL DE LA POLINIZACION DE
Byttneria catalpifolia (STERCULIACEAE), LADRONES
DE NECTAR EN UN SISTEMA POLINIZADO
POR INSECTOS.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A
LUIS FERNANDO ROSAS PACHECO

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA



MEXICO. D. F.

1997

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE ECOLOGIA
SECRETARIA DE CIENCIAS



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA
SALA LA BIBLIOTECA

MOD 21237



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Historia natural de la polinización de *Byttneria catalpifolia* (Sterculiaceae): Ladrones de néctar en un sistema polinizado por insectos

realizado por Luis Fernando Rosas Pacheco

con número de cuenta 8334660-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dra. Maria del Coro Arizmendi Arriaga *M. del Coro Arizmendi*

Propietario Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez *R. Dirzo*

Propietario Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns *Luis Eguiarte*

Suplente Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada *César A. Domínguez*

Suplente Biol. Eduardo Morales Guillaumin *Eduardo Morales*

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

COORDINACIÓN DE ESTUDIOS
DE BIOLÓGICA

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a la Dra. María del Coro Arizmendi, por dirigir y apoyar la realización de esta tesis. Al Dr. Rodolfo Dirzo, le quiero agradecer mi estancia en su laboratorio, ya que esta me permitió tener acceso a un periodo de aprendizaje y formación sumamente fructífero. Así mismo, quiero agradecer a los miembros de mi comité de sinodales: Dr. Cesar Domínguez, Dr. Luis Eguiarte, Dr. Rodolfo Dirzo y Dr. Eduardo Morales; todos ellos realizaron observaciones críticas de gran interés para este trabajo. Cualquier error que se haya mantenido en el mismo es de mi entera responsabilidad.

Durante la realización de este trabajo tuve la fortuna de contar con la amistad y el apoyo de un sin número de personajes, a todos ellos gracias.

A la gente de la Estación Científica las Joyas quiero agradecerle su apoyo incondicional para la realización del trabajo de campo de este estudio.

Este estudio se realizó en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal del Instituto de Ecología de la UNAM y tuvo su financiamiento de: el presupuesto operativo asignado al Dr. Rodolfo Dirzo, por el Instituto de Ecología, y del proyecto DGAPA (IN208991-UNAM) del Dr. Rodolfo Dirzo.

INDICE

RESUMEN	i
INTRODUCCION	1
OBJETIVOS	6
PLANTA DE ESTUDIO	7
AREA DE ESTUDIO.	9
METODOS	11
Ciclo floral	11
Cruzas y producción de semillas	13
Producción de néctar	13
Visitantes florales	15
Transporte de polen	16
RESULTADOS	17
Ciclo floral	17
Cruzas y producción de semillas	18
Producción de néctar	19
Visitantes florales	23
Transporte de polen	27
DISCUSION	29
REFERENCIAS	36

RESUMEN

Byttneria catalpifolia es una especie arbustiva hermafrodita cuyas flores presentan un síndrome de polinización por abejas. En La Estación Científica de Las Joyas esta especie es visitada por un conjunto diverso de animales nectarívoros entre los que se encuentran el ladrón de néctar *Diglossa baritula*, dos especies de colibríes y un par de especies de abejas. Este trabajo evalúa la relación entre la fenología floral y la producción de néctar con los ciclos de actividad de los polinizadores potenciales de esta especie. Además se evalúa el éxito en la producción de semillas de distintos tipos de cruza.

Se encontró que el síndrome de polinización, así como el ciclo floral de *B. catalpifolia*, son consistentes con el periodo de actividad y con la abundancia de abejas como el principal visitante floral. Las abejas son los visitantes que más tiempo invierten en cada flor y son los animales que más polen transportan, lo cual los señala como los principales polinizadores potenciales de esta especie. Por su lado, tanto *D. baritula* como los colibríes transportan polen de la especie, pero en comparación con las abejas realizan muy pocas visitas florales, lo cual sugiere que estos animales pueden estar funcionando como polinizadores secundarios o bien como comensales del sistema. El patrón de producción de néctar se relacionó de manera negativa con la actividad de forrajeo de las abejas, es decir, la actividad (número de visitas a la planta y número de flores visitadas en cada ocasión) de forrajeo de las abejas es máxima cuando la cantidad de néctar disponible es mínima. Los resultados de los diferentes tipos de cruza señalan que las flores de esta especie no son capaces de autofecundarse de manera automática (requieren de los polinizadores) y que la producción de semillas no está limitada por polinizadores.

INTRODUCCION

Algunos aspectos de la historia natural de plantas y animales proveen magníficos ejemplos de la selección natural y de sus productos adaptativos. La polinización de las flores que usan a los animales como vectores de su polen es un ejemplo muy ilustrativo (Regal, 1977; Mulcahy, 1979; Stebbins, 1981, Wilson y Thomson, 1996).

Una parte de la investigación en el campo de la biología de la polinización se ha caracterizado por la búsqueda de atributos florales relacionados con la adaptación a los agentes de polinización, enfatizando particularmente la promoción de polinizaciones cruzadas (Baker, 1983; Herrera, 1996; Waser *et al.*, 1996). Estas investigaciones han identificado un considerable número de adaptaciones de las plantas a sus polinizadores, mismas que se han convertido en ejemplos clásicos del tema. Entre los más populares podemos mencionar a las avispas de la familia Agaonidae que polinizan de manera casi específica a todas las especies de higos (*Ficus* spp.) (Ramírez, 1970). En este caso la polinización no sólo es necesaria para la planta huésped, sino que también es necesaria para los propios insectos ya que el desarrollo del fruto del cual las larvas se alimentan depende de la polinización (Janzen, 1976). Igual de sorprendente es el caso de las orquideas tropicales (Orchidaceae), que son plantas polinizadas por euglosinos macho que son atraídos a la flor con fragancias químicas que luego son utilizadas por la abeja para conseguir pareja (Howe y Westley, 1988).

Los estudios en el campo de la biología de la polinización no sólo se restringen a la identificación de ejemplos espectaculares como los que recién se mencionaron. En estos estudios también se ha planteado la existencia de relaciones entre el principal grupo de polinizadores de una especie particular de planta y la combinación específica de características estructurales y funcionales de las flores (síndromes de polinización). La convergencia floral de diversos linajes de plantas en relativamente pocos tipos de flores y la estrecha relación con polinizadores que pertenecen a diferentes grupos taxonómicos, ha sido considerada como evidencia de la adaptación de las plantas con los animales que las polinizan (Colwell *et al.*, 1974; Baker y Baker, 1975; Bolten y Feinsinger, 1978; Faegri y

van der Pijl, 1979; Inouye, 1983) (ver Tabla 1). Esta relación ha sido evaluada a través de la medición de la intensidad de la selección que ejercen los polinizadores sobre las plantas (producción de néctar, presentación del polen, el arreglo, color, olor, forma y tamaño de las flores; Baker y Baker, 1983; Stebbins, 1970; Macior, 1971; Waser, 1983; Schemske y Horvitz, 1989; Herrera, 1993, Mitchell, 1993, Campbell *et al.*, 1994).

Al menos dos conclusiones se desprenden de lo que se ha mencionado. La primera es que algunas características de las flores que son polinizadas por animales son producto de la adaptación con un tipo especial de animales que funcionan como sus polinizadores, y la segunda es que los visitantes florales pueden ejercer presiones selectivas sobre los atributos de las flores.

Hay una serie de factores que podrían restringir la evolución de los síndromes de polinización. Entre estos factores se puede incluir la diversidad de animales que visitan las flores de una especie particular de planta (Herrera, 1996), la similitud de las recompensas florales entre las especies de plantas, el costo asociado a la estrategia de forrajeo de los polinizadores, la diferencia en la duración del ciclo de vida entre plantas y polinizadores, condiciones ambientales impredecibles y escasez de polinizadores específicos (Waser *et al.*, 1996).

En el Laboratorio Natural Las Joyas, *Diglossa baritula* visita las flores de 16 especies diferentes de plantas, de las cuales 15 son polinizadas por colibríes (en general presentan el síndrome de polinización por estas aves), y una de ellas, *Byttneria catalpifolia* (Sterculiaceae), es polinizada por insectos (Arizmendi, 1994).

Los mieleros del género *Diglossa* (Coerebidae) son junto con las abejas carpinteras (subfamilia Xylocopinae) quizá los ejemplos mejor conocidos de ladrones primarios (que se caracterizan por extraer el néctar a través de agujeros que ellos mismos hacen) (Lyon y Chadek, 1971; Colwell *et al.*, 1974, Roubick, 1982).

Diglossa baritula es un ladrón de néctar que se ha especializado en sistemas de polinización por colibríes. Estos sistemas se caracterizan por la estrecha relación que existe entre los atributos conductuales y morfológicos de los polinizadores y el color (rojo), la forma tubular de las flores, la concentración y el volumen de néctar, la composición de

azúcares, la hora de antesis, y la disposición de las flores (Colwell, 1973; Wolf y Stiles, 1989).

Byttneria catalpifolia pertenece a la familia Sterculiaceae y los animales que más comúnmente son señalados como polinizadores de estas plantas son insectos (Young *et al.*, 1989) de dos ordenes: dípteros e himenópteros (Soria *et al.*, 1985; Young, 1986; Erickson *et al.*, 1987; Young y Severson, 1994).

Al parecer este es un sistema de polinización en el que se involucran una especie de planta con flores cuyas características sugieren un síndrome de polinización por abejas y un conjunto diverso de visitantes florales cuya identidad no coincide con dicho síndrome de polinización.

En este trabajo se examinan los patrones de actividad de los visitantes florales de *Byttneria catalpifolia* así como las diferencias entre especies en la conducta de forrajeo. La fenología de las flores (apertura, duración y cierre de flores), así como la disponibilidad de néctar, serán contrastadas con los atributos que caracterizan el síndrome de melitofilia, y con los patrones de actividad de los diferentes visitantes. Esta información se utilizará para sugerir, cuáles de entre los diferentes animales nectarívoros que frecuentan las flores de *B. catalpifolia*, son sus polinizadores potenciales.

Se sabe que los diversos animales (taxa) que visitan las flores de una especie particular pueden diferir en su importancia como polinizadores y por lo tanto en el potencial de constituirse como una presión selectiva para las plantas (Price y Waser, 1979; Motten *et al.*, 1981; Schemske y Horvitz, 1984). A su vez las presiones selectivas que se establecen entre plantas y sus polinizadores podrían ser modificadas por diversos factores. Entre estos factores se pueden mencionar los parámetros climáticos que afectan la capacidad termoregulatoria de algunos polinizadores (Heinrich, 1979; Pivnick y McNeil, 1987) y por lo tanto influyen sobre los patrones de forrajeo de los mismos (Willmer, 1983; Stone *et al.*, 1988), la morfología floral que puede determinar la composición de polinizadores que visitan una especie dada (Baker y Hurd, 1968; Proctor y Yeo, 1973; Faegri y van der Pijl, 1979), la presentación temporal de las flores, así como el patrón de producción de recompensas y sus

características físico químicas (Pleasants y Chaplin, 1983; Pivnick y McNeil, 1985; Thomson *et al.*, 1989).

La identidad de los visitantes florales de *Byttneria catalpifolia* se puede traducir en diferencias interespecíficas en sus periodos de actividad influenciadas por los factores recién mencionados. Si estos periodos de actividad se ajustaran con la antesis y/o la presentación de polen y néctar, entonces tanto plantas como polinizadores estarían potencialmente incrementando su éxito, las primeras en la reproducción y los segundos en la obtención de recursos. Sin embargo, la diversidad de visitantes de esta especie particular de planta puede generar una sucesión de polinizadores en el transcurso del día, como se ha documentado en diversos trabajos (Willmer y Corbet, 1981; Eguiarte *et al.*, 1987; Stone *et al.*, 1988), y/o como se ha reportado (Thompson *et al.*, 1988; Herrera, 1990), en diferencias entre los visitantes florales en la eficiencia de polinización.

Tabla 1 Síndromes de polinización para plantas cuyos agentes polinizadores son insectos y colibríes. Adaptado de Howe y Westley (1988) y Opler, (1983).

Agente	Antesis	Color	Olor	Forma y tamaño de flor	Características y volumen de néctar ($\mu\text{l}/\text{flor}$)
<i>Insectos como principales agentes polinizadores</i>					
Escarabajos	Día o noche	Comúnmente apagado	A fruta	Plana o en forma de tasa, con simetría radial	Sin características distintivas cuando se presenta
Moscas	Día y noche	Púrpura a café	Descomposición de proteínas	Plana o profunda, a menudo son trampas	Si está presente es rico en aminoácidos
Abejas	Día y noche	Variable pero no rojo	A menudo dulce	Planas o campanas amplias, simetría bilateral o radial. Corola de 3.5 cm.	Rico en sacarosa para los de lengua larga y rico en hexosa para las de lengua corta. 1.52-2.51
Esfingidos	Crepuscular o nocturna	Blanco a verde pálido	dulce	Profundas a menudo con espolón, simetría usualmente radial Corola de 6.99 cm.	Abundante y rico en sacarosa. 4.26-42.57
Mariposas	Día y noche	variable aunque el rosa es común	Dulce	Profundas y a veces con espolón, simetría radial. Corola de 1.34 cm.	Rico en sacarosa
<i>Aves como principales agentes polinizadores</i>					
Colibríes	Día	Vivo comúnmente rojo	Ninguno	Tubular, con corola robusta, simetría bilateral o radial. Corola de 3.08 cm.	Abundante y rico en sacarosa. 9.00-9.77

OBJETIVOS

En este trabajo se examinan las interacciones bióticas que ocurren entre *Byttneria catalpifolia* y el conjunto de animales nectarívoros que visitan sus flores.

Los objetivos generales de este trabajo son:

Evaluar la relación entre las características florales de *B. catalpifolia* (síndrome de polinización) y el grupo de animales que visitan sus flores.

Determinar cuál es la relación entre la actividad de forrajeo del conjunto de visitantes florales y el ciclo floral diario y la producción de néctar de esta especie.

Como parte de la historia natural de este sistema de polinización biótica se evalúan los tipos de cruza que son favorables para esta especie de planta.

Para cumplir con estos objetivo se requiere conocer:

- 1.- El ciclo floral de la especie (antesis, duración y cierre de flores).
- 2.- Caracterizar la producción de néctar en términos de volumen y concentración.
- 3.- Determinar si la producción de semillas es influenciada por el tipo de polinización del cual se derivan (polinización cruzada vs autopolinización automática).
- 4.- Conocer los patrones de actividad diaria de los diferentes visitantes florales

LA PLANTA DE ESTUDIO

La planta de estudio pertenece al género *Byttneria*, el cual tiene una amplia distribución geográfica, que va desde Asia y África hasta América, donde se encuentran el 60% del total de las especies (Cristóbal, 1976). *Byttneria catalpifolia* se distribuye casi exclusivamente en los trópicos húmedos. En América se extiende desde México (Sonora, 27° de latitud N) hasta Uruguay (Montevideo, 35° latitud S). *B. catalpifolia* es un arbusto de hasta dos metros de altura que se ramifica casi únicamente a nivel del suelo. Las ramas son erectas y los nudos terminales son generalmente floríferos.

Byttneria catalpifolia florece en los meses de julio a octubre, coincidiendo con la temporada de lluvias (Arizmendi, 1994; y obs. pers.). Las flores son de color amarillo pálido, ligeramente perfumadas, de tamaño mediano (corola de 2.5 cm) (Fig. 1), se encuentran dispuestas en los nudos terminales de las ramas y están orientadas hacia arriba o lateralmente. El néctar se produce en 5 nectarios ubicados en la base del ovario, y ahí mismo se acumula. El cáliz de las flores está formado por sépalos verde amarillentos, generalmente aovados, unidos en la base, y la prefloración es valvar. Los filamentos estaminales son libres en el ápice y la posición de las anteras es perpendicular al eje del tubo, el pistilo está incluido en el fondo del tubo estaminal, el lóbulo estigmático está bien definido, y el número de óvulos es 5. El fruto es de 12 a 14 mm de largo por 17 a 32 mm de ancho, cubierto de aculeolos agudos de 6 a 17 mm de largo, leñoso, esférico, con el contorno ecuatorial redondo (descripción basada en observaciones personales) (Fig. 1).

En el Laboratorio Natural Las Joyas, *B. catalpifolia* crece formando parte de comunidades vegetales producidas por las perturbaciones humanas (campos de cultivo abandonados, orillas de veredas y caminos etc.) y que se encuentran en etapas tempranas de sucesión (obs. pers.). Antes de ser desmontadas dichas áreas constituían bosques mesófilos ó bosques de pino encino (Vázquez *et al.*, 1990). La cobertura promedio (\pm error estándar) de las plantas de *B. catalpifolia* dentro de la estación es de $8.18 \pm 3.4 \text{ m}^2$, la densidad promedio de plantas es de 30 individuos/ha, y el número promedio (\pm error estándar) de flores por planta es 90 ± 19 (obs. pers.).

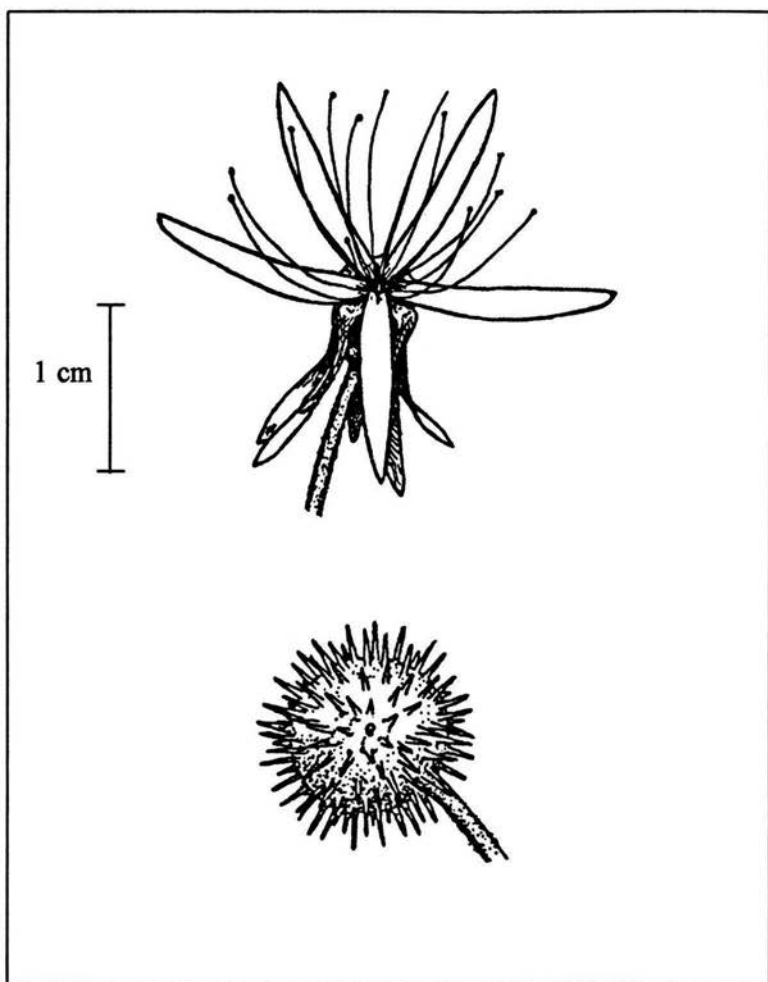


Figura 1. Flor y fruto de *Byttneria catalpifolia* (observaciones personales).

AREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en la Estación Científica Las Joyas, que se ubica dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM). La reserva se localiza al sudoeste del estado de Jalisco y comprende una sección de la Sierra Madre del Sur y confluye con el Eje Neovolcánico Transversal. Se ubica entre Autlán y la zona costera, 52 km al norte de Manzanillo ($19^{\circ}26'47''$ y $19^{\circ}42'05''$ N y los $103^{\circ}51'12''$ y $104^{\circ}27'05''$ O) (Fig. 2) La topografía es accidentada y presenta una gran amplitud altitudinal, que varía entre los 400 y los 2860 m (Jardel, 1992). Los grupos climáticos que se presentan son el cálido húmedo (Aw), semicálido [A(Cw) ó (A)Cw], y templado subhúmedo (Cw) (Köppen modificado por García, 1981).

Para la Estación Científica Las Joyas, que se encuentra en el corazón de la reserva (1950 m s.n.m.), los datos de 1987-1989 indican una temperatura promedio de 15.4°C y una precipitación anual de 1727 mm (Jardel, 1992). El régimen de lluvias es de verano con una división marcada entre la temporada lluviosa y la seca. Las lluvias se presentan del fin de mes de mayo a octubre, seguidas de una temporada de precipitaciones ocasionales hasta diciembre y febrero. Durante la época de lluvias las neblinas son frecuentes por la tarde y la mañana. El periodo más seco ocurre entre los meses de marzo y mayo.

La cobertura vegetal en el área de estudio es sumamente variada y se caracteriza principalmente por comunidades vegetales de los siguientes tipos: Bosque de pino (*Pinus*), bosque de oyamel (*Abies*), bosque de encino (*Quercus*) y bosque mesófilo de montaña.

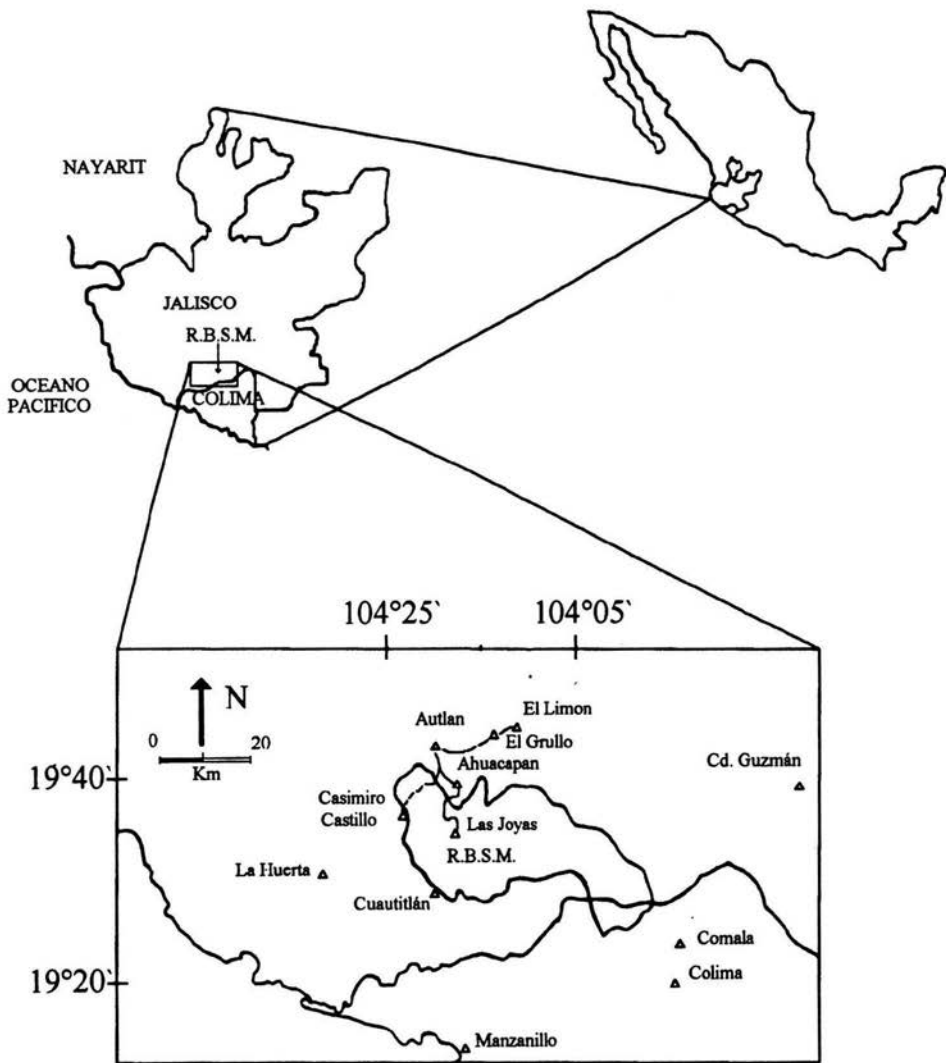


Figura 2. Ubicación geográfica de la Estación Científica Las Joyas dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán.

MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó en tres estancias sucesivas (aproximadamente ocho días c/u) en la Estación Biológica de Las Joyas. Las salidas al campo se hicieron de Agosto a Octubre de 1993 durante la época de floración de *Byttneria catalpifolia*.

CICLO Y TAMAÑO DE LAS FLORALES

Para describir el ciclo floral de *Byttneria catalpifolia* se marcaron 80 botones florales en 20 plantas seleccionadas aleatoriamente (4 botones/planta). Estos botones fueron seguidos desde el momento de la apertura hasta la senescencia y se hicieron dos observaciones: i) Hora de apertura de la flor. ii) Tiempo que permanecían abiertas las flores hasta el momento de senescencia. Con el fin de detectar polimorfismos asociados a la longitud relativa de estambres y estilos en las flores de esta especie, se midió la longitud de estas estructuras en 30 flores con anteras y estigmas maduros. En esta sección se incluyeron medidas del diámetro y la altura de la corola floral como estimadores del tamaño de las flores. (Fig. 3).

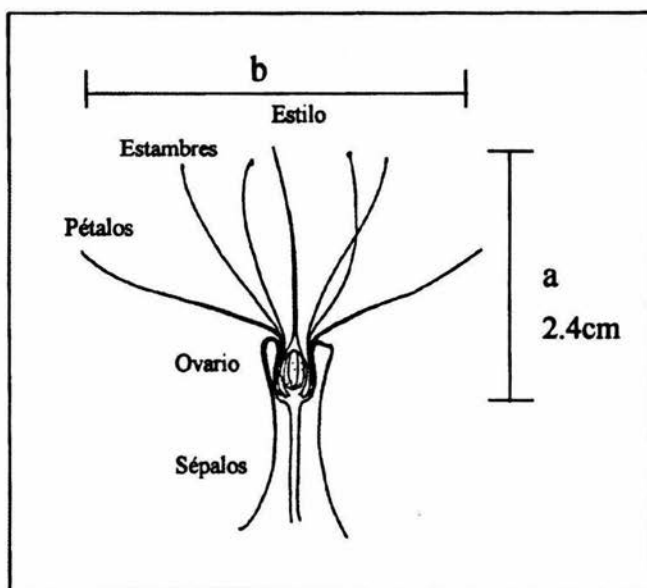


Figura 3. Esquema de la flor de *Byttneria catalpifolia*. En el dibujo se señalan (a) la altura y (b) el ancho de la corola, y se incluye una escala de referencia (a).

CRUZAS Y PRODUCCION DE SEMILLAS

Para determinar si la producción de semillas en *B. catalpifolia* es dependiente hacia los polinizadores y si esta producción de semillas es limitada por polen, se aplicó un diseño experimental que consistió de los siguientes tratamientos:

- 1.-Polinización natural
- 2.-Polinización cruzada a mano
- 3.-Autopolinización o polinización automática

Para restringir el acceso de visitantes florales se embolsaron 250 botones florales repartidos en 20 plantas (12 o 13 botones/planta). Dichas plantas estaban distribuidas en un área aproximada de 6000 m² y en cada planta se incluyeron flores de los tres tratamientos mencionados (75 flores/tratamiento).

En el tratamiento de polinización natural (1) las bolsas de tul fueron retiradas en la mañana poco tiempo después de ocurrida la anthesis y al final del día las bolsas se colocaron nuevamente. De esta manera transcurrieron aproximadamente 12 hrs en el que las flores de este tratamiento permanecieron expuestas a los diferentes visitantes florales.

En el caso de polinización cruzada (2) todas las flores que habían sido asignadas al tratamiento fueron polinizadas a mano con la ayuda de un pincel de cerda muy fina. El estigma de cada flor fue saturado de polen que provenía de flores de plantas de la vecindad. Una vez que las flores fueron polinizadas volvieron a ser embolsadas.

En el caso de polinización automática (3) las bolsas nunca fueron retiradas y únicamente se revisó la apertura total de las flores dentro de las bolsas. Este aislamiento permite asegurar que no existe flujo de polen foráneo (transportado por polinizadores) hacia el estigma de la flor aislada.

Las flores de los tres tratamientos se mantuvieron embolsadas hasta su transformación en frutos, posteriormente los frutos fueron colectados y en cada uno de ellos se contó el número de semillas producidas.

PRODUCCION DE NECTAR

Con el objeto de caracterizar y describir la dinámica de la producción de néctar en las flores de *Byttneria catalpifolia* se utilizaron un par de técnicas. La primera, que se conoce como néctar acumulado, estima la tasa de producción y acumulación de néctar en flores que son aisladas de

los visitantes florales. La segunda técnica conocida como cosecha en pie, representa la cantidad de néctar que hay en las flores que están expuestas a los visitantes florales y por lo tanto la cantidad de recompensa realmente disponible para los polinizadores.

Estas dos técnicas constituyen una aproximación de la oferta y la demanda de néctar como recurso, y permiten comparar la producción total de néctar de flores que no han sido visitadas por animales nectarívoros y por lo tanto donde el néctar no ha sido removido, con la producción total de néctar de flores donde el néctar fue removido por los visitantes florales.

El día anterior al día en que serían tomadas las mediciones de producción de néctar, se embolsaron y marcaron aproximadamente 240 botones florales distribuidos en 20 plantas (12 botones/planta). Del total de botones marcados sólo se utilizaron aquellos que abrieron completamente en la mañana del día de la toma de datos. Se asignaron 70 flores al azar para cada técnica, de manera que cada una de las 20 plantas tenía al menos 7 botones marcados.

En la técnica de néctar acumulado las flores fueron desembolsadas sólo hasta el momento de llevar a cabo las mediciones y para la técnica de cosecha en pie las flores fueron desembolsadas (pero conservando su marca) desde el momento del primer registro.

En ambas técnicas el volumen y la concentración de néctar fueron estimados realizando mediciones a intervalos de 2 horas desde las 7:00 hasta las 19:00 hrs. En cada caso horario se registró el volumen y la concentración de néctar de 20 flores (10 flores seleccionadas entre el total para cada técnica).

El volumen de néctar fue medido con micropipetas calibradas de 5, 10 y 25 μl . La concentración del néctar, medida en equivalentes de sacarosa (g de azúcar/g de solución), fue registrada con un refractómetro de mano (ATAGO modelo 500). El instrumento tiene una escala de 0-90%, una resolución mínima de 0.2% y está compensado para cambios de temperatura. Dado que el índice de refracción de una solución que contiene azúcar es directamente proporcional al contenido de azúcar de la misma, esta medida representa una buena estimación de la concentración del néctar. Debido a que la extracción de néctar requiere que las flores sean destruidas no se pudo determinar el patrón de producción y acumulación diaria de néctar en medidas repetidas de la misma flor.

VISITANTES FLORALES

Con el fin de conocer los animales que visitan las flores de *B. catalpifolia*, la frecuencia con que lo hacen y el patrón de conducta mostrada durante el forrajeo (entendido como la manera específica en que los animales nectarívoros obtienen el néctar), se llevaron a cabo censos y observaciones directas en un parche de plantas con un número elevado de flores. Previo a cada registro se realizó un conteo del número de flores abiertas en la planta en la que fueron realizadas las observaciones y se procuró que el parche elegido permitiera una buena observación de los visitantes de las flores.

Se estableció un protocolo de registro en el que se consideraron los siguientes puntos:

- a) Identidad del visitante
- b) Tiempo total de visita a la planta
- c) Número total de flores visitadas en la planta
- d) Patrón específico de conducta mostrada por los visitantes florales durante el forrajeo

Las aves que visitaron las flores de *Byttneria* fueron identificadas a nivel de especie en el momento en que llegaban a las flores. Cuando los visitantes florales fueron abejas se colectaron algunos ejemplares para su posterior identificación. El tiempo total de visita a la planta se determinó como el tiempo que transcurría desde que el animal llegaba a la primera flor hasta que abandonaba la planta. La conducta de forrajeo consistió en registrar la forma en que los diferentes visitantes florales obtenían el néctar. Esto es: i) si los animales lo hacían revoloteando o perchando en la planta, ii) si lo obtenían por la entrada correcta o a través de agujeros ya fuera hechos por ellos mismos o por otro visitante floral. Además en cada registro se incluyó el número de flores que cada polinizador visitaba y el tiempo que invertía por flor.

Las observaciones se realizaron en tres horarios diferentes a lo largo del día: de 6:30 a 9:00 de 12:00 a 14:00 y de 16:30 a 18:30 hrs durante tres días ($n = 20$ horas de observación). Durante estas observaciones se realizaron censos (cada 10 minutos) para registrar de manera más precisa el número de abejas que visitaron la planta.

Adicionalmente a las observaciones diurnas se realizaron observaciones nocturnas en el intervalo de las 20:00 a las 23:00 hrs en los mismos parches de flores utilizados en los registros mencionados anteriormente.

TRANSPORTE DE POLEN

Las flores de *B. catalpifolia* son comúnmente visitadas por un grupo diverso de animales nectarívoros que pueden diferir en su capacidad de remoción y transporte de polen. Por esta razón se evaluó qué visitantes florales transportan el polen de *B. catalpifolia* y cuáles no.

Con esta finalidad se colocó un transecto de redes de niebla en un sitio de la estación conocido como "los barbechos". Las redes fueron ubicadas cerca de un parche de plantas constituido por individuos de varias especies que al mismo tiempo tenía un número abundante de flores de *Byttneria catalpifolia*. El propósito de lo anterior fue capturar la mayor cantidad posible de aves nectarívoras (colibríes y diglossas). Una vez que las aves fueron capturadas, se obtuvieron muestras del polen que éstas pudieran presentar en la corona, garganta y pico. Con estas muestras se elaboraron preparaciones temporales en gelatina de Fucsina según la técnica de Beattie (1971). En la muestra se incluyeron todos los individuos de las especies que habían sido identificadas durante las observaciones de los visitantes florales.

Las abejas que habían sido registradas como visitantes florales fueron capturadas en los alrededores del área de trabajo con la ayuda de redes entomológicas, como en el caso de las aves se obtuvieron muestras de polen que las abejas transportaran en el cuerpo.

Asimismo, se hicieron preparaciones de referencia con polen tomado directamente de las flores de *B. catalpifolia*. Posteriormente esta referencia fue comparada con las preparaciones que fueron obtenidas de las muestras de los diferentes visitantes florales. Con base en estas comparaciones se pudo establecer una relación de los animales que visitan las flores de *B. catalpifolia*, diferenciando los animales que transportan polen de aquellos que no lo hacen.

RESULTADOS

CICLO FLORAL

La apertura de las flores de *Byttneria catalpifolia* ocurre en 2 periodos: de las 6:00 a las 7:00 hrs (el 89 % del total) y en mucho menor grado de las 16:00 a las 17:00 hrs (el 11 %). A partir del momento de la antesis las flores permanecen abiertas aproximadamente día y medio.

La apertura de las anteras y por lo tanto, la presencia de polen, ocurre al poco tiempo (entre 1 y 2 horas aproximadamente) de que las flores han abierto. No existen cambios morfológicos (que sean evidentes a simple vista) en el estigma durante el tiempo que las flores permanecen abiertas. Es muy improbable que las flores se autopolinizen antes de abrir, ya que la exposición de polen ocurre después de la antesis. La producción de néctar debe empezar antes de ocurrir la antesis ya que cuando las flores se abren el néctar ya está presente.

FORMA Y TAMAÑO FLORAL

Las flores de *Byttneria catalpifolia* tienen forma de "copa" de simetría radial y su tamaño promedio es de 2.5 cm (Tabla 2). Tanto la forma como el tamaño de estas flores coinciden con los atributos del tipo de flores que son polinizadas por abejas generalistas (Laverty, 1994). Las abejas generalistas pueden extraer néctar de flores en forma de copa con tamaño promedio de 3.05 cm (d. e. 2.04, n = 19 especies), gracias a la combinación de su tamaño corporal 1.5 cm y a la longitud de su lengua 0.56 cm (Opler, 1983).

Por otro lado, la longitud de los estambres y de los estilos no difiere significativamente, ($F_{(1, 39)} = 0.004$; $P > 0.05$), por lo que parece que las flores de esta especie no separan espacialmente las estructuras productoras (anteras) y receptoras (estigma) de polen dentro de la flor. Lo cual indica que estas flores bisexuales no presentan ningún mecanismo de separación espacio temporal de las funciones sexuales que han sido interpretados como promotores de algún tipo especial de sistema de cruce.

Tabla 2. Medidas morfométricas de cuatro atributos de las flores de *B. catalpifolia*. Los datos son media \pm error estándar (n = 30) (flores de 10 individuos)

Atributo	Media \pm e. e. (mm)
Altura de la corola	24.2 \pm 0.03
Diámetro de la corola	24.8 \pm 0.07
Longitud de estambres	21.9 \pm 0.03
Longitud del estilo	21.9 \pm 0.03

CRUZAS Y PRODUCCION DE SEMILLAS

Las variables analizadas para determinar la dependencia hacia los polinizadores y la limitación por polen en flores de *B. catalpifolia* fueron: el número de flores que llegan a frutos maduros (fruit set) y el número de semillas por fruto en cada tratamiento (Tabla 3). Se utilizó una tabla de contingencia y se encontró que no existen diferencias significativas en el fruit-set ni en la producción de semillas, entre los tratamientos de polinización cruzada natural y el de polinización cruzada manual ($\chi^2 = 0.288$; $P = 0.625$). El caso de la autopolinización automática difiere claramente de estos dos tratamientos, ya que no hubo producción de frutos.

El número de semillas producidas por fruto fue analizado adicionalmente con una prueba de *t*. El análisis señala que no hay diferencias significativas entre los dos tratamientos que involucraron polinización cruzada y que produjeron frutos ($t_{(44)} = 1.21$; $P = 0.229$). Estos resultados indican que la producción de semillas de *B. catalpifolia* en el área de estudio no está limitada por la disponibilidad de polen, y que la planta requiere de polinizadores.

Tabla 3. Eficiencia en la producción de frutos maduros y semillas por fruto para los tratamientos de polinización. Los valores son proporción por tratamiento, y promedio \pm error estándar para el número de semillas (n = 75 flores por tratamiento).

Tratamiento	Proporción fruto/flor	Número de semillas/fruto
Pol. cruzada natural	0.33	3 \pm 0.28
Pol. cruzada a mano	0.28	2.5 \pm 0.31
Autopolinización automática	0	0

PRODUCCION DE NECTAR

VOLUMEN

Las flores de *Byttneria catalpifolia* empiezan a producir néctar antes de la antesis, y a menos que la tasa de secreción previa a la apertura de las flores sea muy elevada, el inicio de la producción de recompensas debe ocurrir una o dos horas antes de la apertura de las flores, ya que la acumulación máxima de néctar ocurre a las 7 de la mañana, muy cerca de la antesis.

Las mediciones de néctar acumulado (Fig. 4) y de la cosecha en pie de néctar (real disponible) (Fig. 5) presentan una variación considerable tanto dentro como entre horarios de registro. El análisis estadístico mostró que no existen diferencias significativas en el volumen de néctar obtenido en cada horario de registro tanto para el néctar acumulado ($F_{(6, 63)} = 1.99$; $P = 0.08$), como para la cosecha en pie ($F_{(1, 63)} = 1.65$; $P = 0.14$). Las curvas de acumulación sugieren un par de cosas, que la secreción de néctar ocurre solo en la mañana y que después el volumen se mantiene, o que una vez que la secreción empieza la tasa de producción se mantiene constante a lo largo del día. Las curvas de acumulación sugieren también que el néctar se evapora a medio día.

CONCENTRACIÓN

La concentración de néctar en las flores de *B. catalpifolia* se mantiene en un ámbito que va de 17 % como registro mínimo hasta 27% como máximo.

La curva de néctar usando la técnica de néctar acumulado mostró que el porcentaje de azúcar (g de azúcar/g de solución) se incrementó monotonamente desde el primer hasta el último registro (19 hrs) (Fig. 6). Un análisis de regresión indica que la concentración aumenta significativamente en el transcurso del día ($F = 12.25$; $P = 0.017$; $R^2 = 0.71$). Lo anterior sugiere que si el néctar no es removido de las flores este se evapora y aumenta su concentración. La curva de néctar para la técnica de cosecha en pie no muestra tendencia (Fig. 7), y la variación por arriba y por abajo de la línea de ajuste es considerable.

Debido a que el volumen de néctar producido por flor fue muy reducido, y a que el refractómetro empleado no tenía capacidad para funcionar con volúmenes tan pequeños, las mediciones de concentración de néctar se realizaron mezclando el néctar de las 10 flores de cada

registro. De esta manera sólo se obtuvo una medida de concentración por cada hora de muestreo. Por lo tanto la varianza asociada a la muestra (dentro de cada horario) no se conoce.

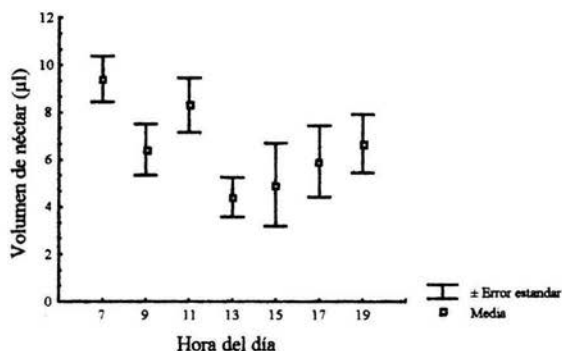


Figura. 4. Curva de acumulación de néctar para flores de *B. catalpifolia* a lo largo del día. Los datos son promedio \pm error estándar ($n = 10$ flores/registro).

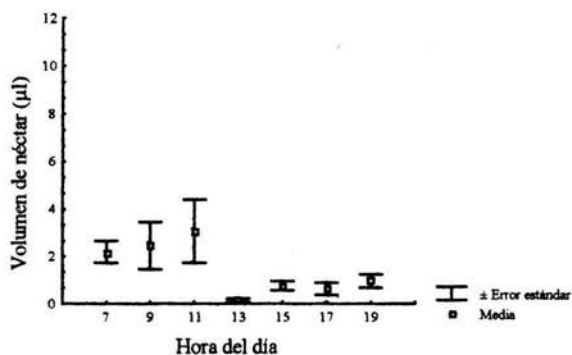


Figura. 5. Curva de volumen de néctar construida a partir de la técnica de cosecha en pie para flores de *B. catalpifolia* ($n = 10$ flores/registro).



Figura. 6 Curva de concentración de azúcar en el néctar acumulado en flores de *B. catalpifolia*.

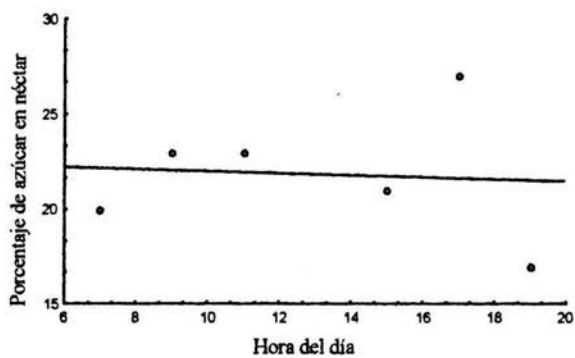


Figura. 7 Curva de concentración de azúcar de la cosecha en pie de néctar en flores de *B. catalpifolia* a lo largo del día.

VISITANTES FLORALES

Los visitantes de las flores de *Byttneria catalpifolia* en la estación científica Las Joyas fueron principalmente abejas de los géneros *Apis* y *Bombus*, y en menor grado dos especies de colibríes residentes en el área, *Hylocaris leucotis* y *Lampornis amethystinus*. Un tercer tipo de visitante fue el ladrón de néctar *Diglossa baritula*. Sin embargo, el número de visitas registradas de este último fue muy reducido.

Las abejas contribuyeron casi con el 95 % del número total de visitas registradas, mientras que el número conjunto de visitas por colibríes y *Diglossa* fue sólo 5 % del total (Tabla 4).

En general, el mayor número de visitas ocurrió de las 12:00 a las 14:00 hrs con 48.5 % del total. De las 6:30 a 9:00 hrs se registraron el 35.9 % de las visitas, y por la tarde, de 16:30 a 18:30, sólo se registró el 15.7 %. La tendencia recién mencionada se mantuvo durante los tres días de registro (Fig. 8). El número de visitas registradas en los tres horarios de observación mostró diferencias significativas ($F_{(2,6)} = 7.002$; $P = 0.026$).

Debido a restricciones del diseño experimental (no hay una correspondencia temporal entre los registros de polinizadores y de producción de néctar), no fue posible evaluar estadísticamente si existe una correlación entre el número de visitas y la producción de néctar. A pesar de esta restricción en la figura 9 se puede observar que la mayoría de visitas ocurre a medio día y esté no es el momento en que el néctar es más abundante, lo cual sugiere que hay una relación negativa entre el número de visitas por parte de los polinizadores y la producción de néctar de *B catalpifolia*.

Tabla 4. Número de visitas por tipo de visitante en 20 horas de registro. Los valores son el número de visitas totales y la contribución en porcentaje.

Visitante	Número de visitas	Contribución % al total
<i>Apis mellifera</i>	256	64.9
<i>Bombus</i> sp	118	29.9
Colibríes	15	3.8
<i>Diglossa baritula</i>	5	1.2
Total	394	100

En la tabla 5 se puede observar que las abejas están más tiempo en la planta cuando visitan sus flores ($F = 4.95$, $P = 0.002$), y que invierten más tiempo por flor ($F = 22.4$, $P < 0.0001$), en relación al tiempo que gastan en conjunto tanto los colibríes como el ladrón de néctar *Diglossa baritula*.

Los abejorros por su parte son los únicos visitantes que están más de 10 segundos en cada flor y difieren significativamente de todos los demás animales nectarívoros ($P < 0.0001$). Las aves visitan más flores que las abejas en cada viaje de forrajeo ($F = 28.9$, $P < 0001$), y los colibríes son los animales que mayor número de flores visitan en cada ocasión ($P = 0.0005$).

Tabla 5. Uso de flores de *B. catalpifolia* por parte de los diferentes visitantes florales. Los datos son media \pm error estándar y las unidades de tiempo están expresadas en segundos.

Visitante	Número de flores visitadas en cada viaje de forrajeo	Tiempo de visita a la planta	Tiempo invertido en cada flor
<i>Apis mellifera</i> n = 91	6.9 \pm 0.4	44.7 \pm 3.1	6.8 \pm 0.3
<i>Bombus</i> sp. n = 19	6.2 \pm 0.9	73.6 \pm 10.7	13.2 \pm 1.6
Colibríes n = 15	24.5 \pm 3.5	36.2 \pm 5.2	1.4 \pm 0.09
<i>Diglossa baritula</i> n= 5	15.2 \pm 3.3	44 \pm 9.9	2.8 \pm 0.18

Los resultados presentados en las tablas 4 y 5 sugieren que, por su abundancia, *Apis mellifera* es el visitante floral más importante de *B. catalpifolia*.

En la parte superior de la tabla 6 se puede observar que las abejas *Apis* visitan más frecuentemente las plantas, que los colibríes y que *Diglossa* (segunda columna). Sin embargo tanto los colibríes como *Diglossa* visitan en cada evento de forrajeo mayor número de flores que *Apis* (primera columna). El producto de los números en estas dos columnas es igual al número total de flores visitadas por cada tipo de animal (tercera columna). En la parte inferior de la misma tabla se puede observar que *Apis* visita 17 veces más plantas que los colibríes y 51 veces más que *Diglossa* (parte inferior de segunda columna), de manera similar *Apis* visita 4.77 y 23 veces más flores totales que los colibríes y que *Diglossa* respectivamente. Estos datos junto con

lo mencionado en el párrafo anterior, indican que tanto por su abundancia como por el número total de flores visitadas *Apis mellifera* es el visitante más importante de *Byttneria catalpifolia*.

Tabla 6 Número de visitas ponderadas por el número de visitas florales totales

Visitante	Número promedio de flores visitadas	Número de visitas a la planta	Número de flores visitadas en total
<i>Apis mellifera</i>	7	256	1792
Colibríes	25	15	375
<i>Diglossa</i>	15	5	75
Cociente			
<i>Apis</i> /colibríes		17	4.77
<i>Apis</i> / <i>Diglossa</i>		51.2	23

El número de visitas de *A. mellifera* difiere significativamente a lo largo del día (tabla 7). Por ejemplo, se observa que estas abejas visitaron más flores a medio día ($F_{(2,88)} = 2.92$; $P = 0.046$), invierten menos tiempo forrajeando en la planta si la visita es por la tarde ($F_{(2,88)} = 3.92$; $P = 0.023$), y las visitas a flores individuales son por periodos más largos si la visita es por la mañana ($F_{(2,88)} = 5.09$; $P = 0.008$).

Tabla 7. Visitas de *Apis mellifera* en tres horarios de registro. Los datos son media \pm error estándar ($n = 92$) y el tiempo está expresado en segundos.

Horario de registro	No. de flores visitadas	Tiempo de visita a la planta	Tiempo invertido en cada flor
6:30 - 9:00 ($n = 36$)	6.3 ± 0.6	47.6 ± 5.7	8.2 ± 0.7
12:00 - 14:00 ($n = 25$)	8.6 ± 0.9	54.6 ± 6.6	6.5 ± 0.4
16:30 - 18:30 ($n = 31$)	6.3 ± 0.5	33.5 ± 2.6	5.6 ± 0.4

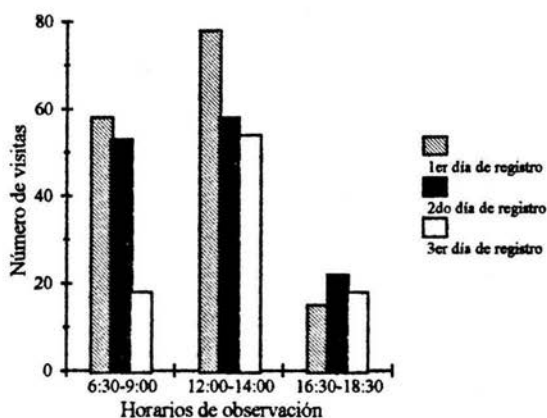


Figura. 8 Distribución del número total de visitas a plantas de *B. catalpifolia* en tres horarios de registro. Los datos son la suma de visitas realizadas por todos los visitantes florales.

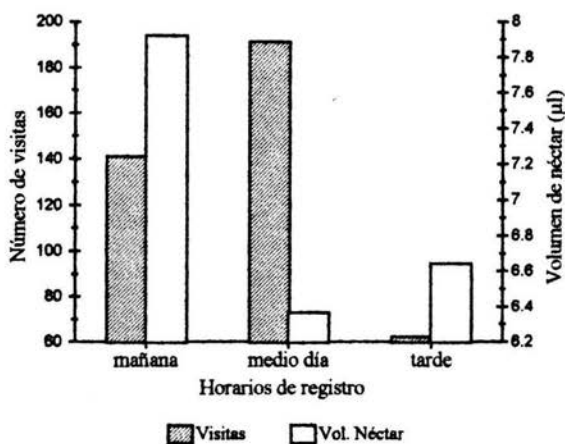


Figura. 9 Número de visitas por parche y volumen promedio de néctar por flor registrado en tres periodos de observación. Los datos son el total de visitas registradas en conjunto para todos los visitantes en cada horario, y el volumen de néctar es la cantidad acumulada.

Visitantes florales y su conducta de forrajeo

Las abejas que comúnmente visitan las flores de *Byttneria catalpifolia* lo hacen siempre por la entrada correcta utilizando los pétalos como una plataforma desde la que toman el néctar introduciendo parte del cuerpo dentro de la corola. Al hacer esto se ponen en contacto con las partes reproductivas de las flores. Fue evidente que las abejas además de tomar el néctar en las flores también colectan polen.

Los colibríes *Hylocaris leucotis* y *Lampornis amethystinus* visitan las flores de *B. catalpifolia* de manera esporádica, y cuando lo hacen revolotean rápidamente de flor en flor y llegan siempre por la entrada correcta. De esta manera, es el pico y la región superior de la cabeza la que tiene más probabilidad de tocar las partes reproductivas (anteras y estigmas) de las flores.

El ladrón de néctar *Diglossa baritula* visita las plantas de *Byttneria catalpifolia* brincando y perchando en las ramas floríferas y obteniendo el néctar siempre a través de agujeros que hace en la base de las flores.

Interacciones entre visitantes florales

A pesar de que invariablemente las visitas por parte de colibríes y *D. baritula* ocurrían en presencia de abejas (dada su persistencia en las flores), nunca se registraron interacciones antagónicas (como defensa de territorio) entre los visitantes florales que coincidieron en la misma planta.

TRANSPORTE DE POLEN

La técnica utilizada para evaluar el transporte de polen por parte de los visitantes florales de *B. catalpifolia* indica que todos ellos transportan su polen (tabla 7). Sin embargo, la cantidad de polen encontrado en las distintas especies de animales nectarívoros señala la existencia de diferencias en la cantidad de polen que es transportado por cada uno de ellos. Las abejas transportan polen prácticamente en todo el cuerpo. Los colibríes transportan polen en el pico y en la corona, aunque en relación a la cantidad de polen transportado por las abejas lo hacen en muy pequeñas cantidades. Por su parte, las muestras obtenidas del ladrón de néctar mostraron que *Diglossa baritula* transporta muy pequeñas cantidades de polen principalmente en el área de la garganta.

Tabla 7. Animales nectarívoros que transportan el polen de *B. catalpifolia*. Se presentan el número de preparaciones revisadas para cada tipo de visitante, el número de preparaciones con polen y el número promedio de granos de polen por preparación.

Identidad del visitante	No. de preparaciones revisadas	Presencia	Promedio y ámbito del # granos de polen/preparación
<i>Apis mellifera</i>	3	3	343 (320)
<i>Bombus sp.</i>	3	3	150 (206)
<i>H. leucotis</i>	2	2	13 (14)
<i>L. amethystinus</i>	4	2	8 (18)
<i>D. baritula</i>	2	2	3.5 (3)
Total	14	12	

DISCUSION



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Aunque las flores de *Byttneria catalpifolia* son visitadas por diferentes animales nectarívoros, las características florales, el ciclo floral, así como la producción de néctar señalan un síndrome de polinización por abejas (melitofilia). Las plantas dependen de los polinizadores para producir semillas y no hay limitación por polen. Los resultados sugieren una tasa constante de producción de néctar que es compensada con evaporación que mantiene el volumen constante. Lo anterior se manifiesta como un incremento en la concentración del néctar. Las abejas *Apis* y *Bombus* fueron los visitantes más frecuentes, y son los animales que transportan mayor cantidad de polen, lo cual sugiere que son los polinizadores potenciales de *B. catalpifolia*. Al parecer el ladrón de néctar *Diglossa baritula* no tiene un papel relevante para esta especie. La actividad de los principales visitantes (*Apis*) no coincide temporalmente con la disponibilidad de néctar en las flores y tanto *Apis* como *Bombus* difieren en su actividad temporal de forrajeo diario. Las abejas *Apis* son más activas durante el medio día mientras las abejas *Bombus* son más activas durante la mañana y la tarde. El desfase temporal entre la disponibilidad de néctar y el patrón de actividad de los polinizadores sugiere que estos patrones de actividad podrían estar influenciados por diversos factores (e.g. clima). A su vez la diferencia en los patrones de actividad entre los dos grupos principales de visitantes florales sugiere que pueden existir importantes diferencias en el servicio de polinización que estos animales brinden a las plantas.

La melitofilia en *Byttneria catalpifolia*

Aunque la melitofilia es considerada como uno de los síndromes de polinización más variables, podemos considerar que las flores de *Byttneria catalpifolia* presentan este síndrome. La antesis ocurre principalmente por la mañana, el color de las flores es amarillo y tienen un olor ligeramente dulce. Las flores son actinomorfas, en forma de copa poco profunda y su tamaño es de 2.5 cm. Según Laverty (1994) este tipo de flores representa para las abejas (que en el sitio de estudio son los principales visitantes florales de *B. catalpifolia*) una menor inversión de tiempo para su manejo. Además, la secreción de néctar inicia antes de que las abejas empiecen su actividad y el volumen así como la concentración del néctar

que se produce es consistente con lo reportado para otras especies de plantas polinizadas por abejas (ver sección de producción de néctar).

Polinización y producción de semillas

Las flores de *B. catalpifolia* producen semillas sólo después de que sus granos de polen son transportados y depositados en el estigma de la flor por un polinizador biótico. Este requisito para la producción de semillas es incluso necesario dentro de una misma flor, ya que las flores que fueron aisladas de visitantes florales no produjeron frutos. Las bolsas en las que fueron aisladas las flores permiten la circulación del viento y sin embargo estas flores no produjeron frutos. Este resultado sugiere que si el viento es capaz de mover el polen de las anteras al estigma dentro de la misma flor, entonces *B. catalpifolia* probablemente tiene un sistema de autoincompatibilidad que inhabilita a sus flores hermafroditas a producir semillas después de un evento de autopolinización. Sin embargo, para concluir sobre la existencia de dicho sistema, sería necesario incluir en el diseño experimental un tratamiento donde se autopolinizaran de forma manual flores aisladas de polen foráneo y evaluar su producción de semillas en términos de cantidad y calidad.

Las flores de *B. catalpifolia* no presentan polimorfismo asociado a la longitud de sus estructuras reproductivas (estambres y estilo). Por lo tanto, y a manera de especulación, se puede decir que en caso de existir algún sistema de incompatibilidad se debe tratar de un sistema de incompatibilidad homomórfica en el que los miembros de los grupos de cruza compatibles no se distinguen (Wyatt, 1983; Barret, 1988).

La proporción de flores que se convierten en fruto así como el número de semillas que se producen por fruto no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre el tratamiento de polinización natural y el tratamiento de polinización cruzada a mano. Dado que las flores incluidas en el tratamiento de polinización manual no fueron más eficientes, que aquellas polinizadas de manera natural produciendo frutos y semillas, podemos sugerir que en el área de la Estación, *Byttneria catalpifolia* no tiene limitación de polinizadores. La limitación de polinizadores (en la producción de semillas) se ha interpretado en algunos casos como una disyuntiva entre el beneficio de producir semillas y el costo que tiene para la

planta el despliegue floral (Willson y Schemske, 1980) y la producción de néctar (Pyke, 1991).

Producción de néctar: inicio de la secreción

El inicio de la secreción de recompensas en las flores de *B. catalpifolia* ocurre antes del periodo de actividad de los visitantes florales (que principalmente son abejas). El néctar está presente al momento de apertura de las flores (entre 6 y 7 de la mañana), y el volumen máximo de néctar acumulado ocurre a las 7 de la mañana. Lo anterior sugiere que la secreción de néctar en las flores de *B. catalpifolia* está sincronizada con el inicio de la actividad de sus principales visitantes florales.

Según Cruden *et al.*, (1983) el tiempo de inicio de la secreción de néctar puede ser interpretado como un mecanismo a través del cual el néctar es protegido y sincronizado con el periodo de actividad por parte de los polinizadores. Así, el inicio de la secreción de recompensas tendría un retraso temporal suficiente para acumular una cantidad considerable de néctar haciendo que la recompensa esté disponible cuando los polinizadores empiecen su actividad. Un ejemplo lo constituyen las especies que son polinizadas por esfingidos que inician la secreción de néctar entre las 4 y las 6 de la tarde, 2 a 4 horas antes de que estos animales empiecen su actividad (Cruden *op. cit.*).

Sin embargo, es prudente mencionar que tanto el inicio de la secreción de néctar como el patrón de actividad de los polinizadores, podrían ser un reflejo de la influencia de otros factores que estuvieran determinando su dinámica. Se sabe que factores como el clima y la temperatura pueden influir sobre la producción de néctar y sus características específicas (Hainsworth y Wolf s 1972; Baker, 1975), así como sobre la temporalidad de forrajeo de los polinizadores (Heinrich 1972; Willmer, 1983; Zimmerman, 1988; Rathcke, 1992).

Volumen de néctar

Se comparo el volumen de néctar producido por flor en siete especies de plantas polinizadas por abejas abajo de los 2400 m s.n.m. [$2.51 \pm 1.11 \mu\text{l}$ (media \pm e.e.)] (Cruden *et al.*, 1983) con el volumen de néctar que producen las flores de *B. catalpifolia* (6.58 ± 1.76) en el área de estudio (1950 m s.n.m.), y se encontró que no existen diferencias significativas ($t = 0.52$, $P > 0.05$). Lo anterior indica que el volumen de néctar producido por las flores de *B. catalpifolia* es consistente con lo documentado para otras especies de plantas que son polinizadas por abejas.

Las curvas de acumulación y de la cosecha en pie de néctar sugieren que la tasa de producción de recompensas es constante. Dichas curvas indican que el néctar se evapora principalmente a medio día y que a través de los registros el volumen se mantiene constante.

El patrón de producción sugiere que el néctar se produce en un sólo evento durante la mañana a una tasa muy elevada y posteriormente cesa la producción manteniendo el volumen constante, o de manera alternativa que desde el inicio de la secreción, el néctar se produce a una tasa constante durante todo el día. A pesar de lo recién expuesto es preciso mencionar que el volumen de néctar por flor en cada horario presenta considerable variación, fenómeno que ha sido documentado en otras especies de plantas (Pleasants y Chaplin, 1983; Feinsinger, 1983; Marden, 1984; Real y Rathcke, 1988). Al respecto algunos trabajos (Heinrich, 1979b y c; Wyatt, 1983; Zimmerman, 1988; Rathcke, 1992) han considerado que esta variación dentro de flores puede influenciar los patrones de visita de los polinizadores. Por ejemplo Dukas y Real (1993) encontraron que la varianza del volumen de néctar reduce la habilidad de las abejas para "estimar" la recompensa media ofrecida por las flores que están visitando, y se modifica su patrón de forrajeo. Es probable que la variación en la producción de néctar en *B. catalpifolia* influya en el patrón de visitas de sus polinizadores, este punto será discutido más adelante.

Concentración de néctar

El porcentaje promedio en el contenido de azúcar registrado para las flores de *B. catalpifolia* (23%) no difiere ($t = 0.86$, $P > 0.05$) de la concentración del néctar de flores que son polinizadas por abejas [Cruden *et al.*, 1983, Faegri y van der Pijl, 1979 y Pyke y

Waser, 1981 (40%)]. Considerando esto y lo mencionado en la sección anterior, parece que en comparación con otras especies polinizadas por abejas, la producción de néctar en *Byttneria catalpifolia*, es una alternativa en la que se mantiene la cantidad de azúcar por flor combinando una baja concentración de néctar con un volumen considerable.

La curva de concentración de la cosecha en pie de néctar muestra una tendencia a mantenerse constante a lo largo del día (Fig. 7), mientras la concentración del néctar acumulado, muestra un aumento significativo (Fig. 6). Lo anterior sugiere que si el néctar no es removido de las flores este se evapora y aumenta su concentración.

Visitantes florales

De los diferentes animales que toman néctar de las flores de *B. catalpifolia*, las abejas específicamente de dos géneros, *Apis* y *Bombus*, representan por su frecuencia de visitas el grupo más importante. Las visitas por parte de colibríes *Hylocharis leucotis* y *Lampornis amethystinus* son mucho menos frecuentes, y las del ladrón de néctar *Diglossa baritula* son especialmente escasas.

El 48.5 % del número total de visitas fue registrado a medio día, mientras la menor frecuencia de visitas (15.7 %) ocurrió por la tarde. La temperatura y la radiación en la Estación Científica de las Joyas son mas bajas por la mañana y por la tarde que a medio día (obs. pers.). Lo anterior sugiere que la actividad temporal de forrajeo de las abejas en el sitio de estudio puede ser un reflejo de restricciones térmicas impuestas por las condiciones climáticas locales. Aunque la existencia de restricciones térmicas en este caso es una especulación, se ha documentado (Willmer 1983; Heinrich, 1979a) que los insectos polinizadores muestran una considerable dependencia del clima y son poco activos bajo condiciones extremas de radiación y temperatura.

Patrón de forrajeo y producción de néctar

Como se ha mencionado, las abejas *Apis* son más activas a medio día. En este periodo las abejas reducen el tiempo invertido en cada flor y visitan un mayor número de flores por viaje de forrajeo, mientras el volumen de néctar disponible es el mínimo registrado. Lo anterior indica que la actividad de *Apis mellifera* no está correlacionada de manera positiva con la

producción de néctar (apoyando indirectamente lo mencionado sobre las posibles restricciones térmicas de los polinizadores), y que la disponibilidad de néctar tiene un efecto sobre la conducta de forrajeo de los polinizadores, ya que estas abejas se mueven más entre flores cuando la cantidad de néctar es menor. Un patrón semejante fue reportado en *Lavandula latifolia* (Labiatae), donde la disminución en el volumen de néctar por flor está relacionado con el aumento en la actividad de los polinizadores que a su vez está influida por condiciones del ambiente (Herrera, 1990).

Los polinizadores nativos vs los introducidos

Los abejorros (*Bombus* sp.) que comúnmente visitan las flores de *B. catalpifolia* (polinizadores nativos), invierten el doble de tiempo que las abejas melíferas (introducidos) cuando visitan una flor. Esta diferencia entre *Apis* y *Bombus* es relevante, ya puede influir en la calidad de servicio de polinización potencial que cada tipo de abeja le da a *B. catalpifolia* y por lo tanto traducirse en diferentes presiones selectivas. Se sabe que la cantidad de polen intercambiado entre el cuerpo del polinizador y la superficie estigmática, depende entre otras cosas del ajuste morfológico del polinizador con la flor visitada y del tiempo que el polinizador invierte en la flor (Waser, 1983, Waser y Price, 1983).

Transporte de polen por parte de los visitantes florales

Para que un animal nectarívoro que visita las flores de una especie particular de planta opere como polinizador, es necesario que éste se ponga en contacto con las estructuras reproductivas de la flor mientras toma la recompensa que ha ido a buscar y repita la operación en otras flores de la misma especie. De lo contrario, este individuo estaría recibiendo los beneficios de un sistema mutualista (como se considera a la polinización biótica), sin ser recíproco (Soberón y Martínez del Río, 1985). Esta situación lo convertiría en lo que Boucher *et al.*, (1982) llamaron un estafador.

La evaluación de los visitantes florales de *Byttneria catalpifolia* mostró que tanto *Apis mellifera* como *Bombus* sp. transportan cantidades considerables de su polen. Esta evaluación, sumada al número de visitas florales que estos insectos efectúan, los señala

como los polinizadores potenciales de *B. catalpifolia* y a reserva de comprobar con un diseño riguroso, como los principales polinizadores de esta especie de planta.

Hylocharis leucotis y *Lampornis amethystinus* las dos especies de colibríes que visitan las flores de *B. catalpifolia*, también transportan su polen aunque en muy pequeñas cantidades, por lo que no podrían ser descartados de funcionar como polinizadores (tal vez secundarios) hasta evaluar el componente de calidad de sus visitas a la flor.

Algo que no se esperaba encontrar en esta parte del trabajo era que *D. baritula*, por la manera en la que obtiene el néctar, transportara polen de la especie. Sin embargo, al revisar las preparaciones obtenidas se encontró polen de *B. catalpifolia*, tanto en la corona como en la garganta de estas aves, si bien en muy pequeñas cantidades. La baja frecuencia de visitas de *Diglossa baritula* a las flores *Byttneria catalpifolia* y lo recién mencionado, sugiere que estas aves son mas bien visitantes esporádicos y como visitantes ilegítimos, se podrían considerar comensales del sistema (Arizmendi *et al.*, 1996).

Para conocer con precisión que visitantes florales están funcionando como polinizadores y su eficiencia como tales, es necesario saber el número de semillas que produce una flor después de haber sido visitada por un tipo especial de animal nectarívoro.

La cuantificación de la efectividad en la polinización es un punto central en la biología de la polinización, ya que esta efectividad y su variación pueden estar involucradas en el éxito reproductivo de las plantas, en la selección de las características florales, en la evolución de los síndromes de polinización, y en la especialización o la falta de ella de las plantas con sus polinizadores.

REFERENCIAS

- Arizmendi, M. C. A. 1994. Interacciones Ecológicas Múltiples: El caso del sistema mutualista colibríes-plantas y el ladrón de néctar *Diglossa baritula* (Passeriformes: Aves). Tesis doctoral. U.N.A.M. Centro de Ecología-UACPyP/CCH.
- Arizmendi M. C., C. A. Dominguez y R. Dirzo. 1996 The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10: 119-178
- Baker, H. G. 1975. Sugar concentration in Hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37-41.
- Baker, H. G. y I. Baker. 1975. Nectar constitution and pollinator-plant coevolution. en: L. E. Gilbert y P. H. Raven. (eds). *Animal and plant coevolution*. University of Texas Press Austin. pp. 100-140.
- Baker, H. G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. en: L. A. Real (ed). *Pollination biology*. Academic Press, Orlando, FL, pp. 7-28.
- Baker, H. G. y I. Baker. 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. en: Bentley B., y T. Elias. (eds). *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York. pp. 126-151.
- Barret, C. H. 1988. The evolution, maintenance, and loss of self incompatibility systems. en: J. Lovett Doust y L. Lovett Doust. (eds). *Plant Reproductive Ecology, Patterns and Strategies*. Oxford University Press. New York. pp. 98-124.
- Beattie, A. J. 1971. A technique for the estudy of insect-borne pollen. *Pan Pacific Entomologist* 47 : 82.
- Bolten, A. B. y P. Feinsinger. 1978. Why do humminbird flowers secrete dilute nectar. *Biotropica* 10 : 307-309.
- Boucher, D. H., S. James. y K. H. Keeler. 1982. The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13 : 315-347.
- Brown, J. H., A. Kodric-Brown, T. G. Whitham y H. W. Bond. 1981. Competition between hummingbirds and insects for the nectar of two species of shrubs. *Southwest. Nat.* 26: 133-145.
- Búrquez, A. y S. A. Corbet. 1991. Do flowers reabsorb nectar? *Functional Ecology*. 5: 369-379.
- Campbell, D. R., N. M. Waser y M. V. Price. 1994. Indirect selection on stigma position in *Ipomopsis aggregata* via a genetically controled trait. *Evolution*. 45: 55-68.

- Colwell, R. K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *Amer. Nat.* 107 : 737-760.
- Colwell, R. K., B. Betts., P. Bunnell., F. Carpenter y P. Feinsinger. 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower piercer *Diglossa plumbea* and its evolutionary implications. *The Condor*. 76: 447-484.
- Cristóbal, C. L. 1976. Estudio taxonómico del género *Byttneria* Loefling (Sterculiaceae). *Bonplandia* 4 : 1-428.
- Cruden, W. R., Hermann, M. S. y S. Peterson. 1983. Patterns of nectar production an plant-pollinator coevolution. en: Bentley, B. y T. Elias. (eds). *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York. pp.80-125
- Dukas, R. y L. A. Real. 1993. Effects of nectar variance on learning by bumble bees. *Anim. Behav.* 45: 37-41.
- Eguiarte, L., C. Martínez del Río y H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica*. 19: 74-82.
- Erickson, B.J.; A. M. Young, A. Strand, y E. H. Jr Erickson. 1987. Pollination biology of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae). II. Analyses of floral oils. *Insect-Sci. Appl.* 8(3): 301-310.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. 2ª Ed. Pergamon Press. Oxford England.
- Feinsinger, P. 1983. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit hummingbirds. *Biotropica* 15 : 48-52.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, S.A. México.
- Gill, F. B., A. L. Mack y R. T. Ray. 1982. Competition between hermit hummingbirds Phaetorninae and insects for nectar in a Costa Rican rain forest. *Ibis*. 124: 44-49.
- Heinrich, B. 1979a. Keeping a cool head: honeybee thermoregulation. *Science*. 205: 1269-1271:
- Heinrich, B. 1979b. "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans* : An experimental analysis. *Ecology* 60 : 245-255.

- Heinrich, B. 1979c. Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia* 40 : 234-245.
- Heinrich, B. 1981. The energetics of pollination. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68 : 370-378.
- Herrera, C. M. 1990. Daily patterns of pollinators activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos*. 58: 277-288.
- Herrera, C. M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecol. Monogr.* 63: 251-275.
- Herrera, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A devil's advocate approach. en: D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett (eds). *Floral Biology, Studies in floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman y Hall, New York. pp. 65-87.
- Howe, H. F. y L. C. Westley. 1988. Mechanics of Mutualism. en: Henry, F. Howe y Lynn, C. Westley (eds). *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. New York.
- Inouye, D. W. 1983. The ecology of nectar robbing. en: Elias, T. S. and B. Bentley (eds). *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York, U.S.A.
- Janzen, D. H. 1976. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 10 : 13-51.
- Jardel, P. E. S. (Coord.). 1992. Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal. pp. 315
- Laverty, T. M. 1994. Bumble bee learning flower morphology. *Anim. Behav.* 47: 531-545.
- Lyon, D. L. and C. Chadek. 1971. Exploitation of nectar resource by hummingbirds, bees *Bombus* and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii*. *The Condor* 73 : 246-248.
- Macior, L. W. 1971. Co-evolution of plants and animals-systematic insights from plant-insect interactions. *Taxon.* 20: 17-28.
- Marden, J. H. 1984. Intrapopulation variation in nectar secretion in *Impatiens capensis*. *Oecologia* 63 : 418-422.
- Mitchell, R. J. 1993. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: observation and experiment in the field. *Evolution.* 47: 25-35.

- Motten, A. F., D. R. Campbell, D. E. Alexander, y L. H. Miller. 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. *Ecology*. 62: 1278-1287.
- Mulcahy, D. L. 1979. Rise of the angiosperms: A genealogical factor. *Science* 206 : 20-23.
- Opler, P. A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. en: Bentley, B. y T. Elias. (eds). *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York. pp. 30-79.
- Pivnick, K. A. y J. N. McNeil. 1985. Effects of nectar concentration on butterfly feeding: measured feeding rates for *Thymelicus lineola* (Lepidoptera: Hesperidae) and a general feeding model for adult Lepidoptera. *Oecologia*. 66: 226-237.
- Pleasants, J. M. 1983. Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Am. J. Bot.* 70 : 1468-1475.
- Pleasants, J. M. y S. J. Chaplin. 1983. Nectar production rates in *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59 : 232-238.
- Price, M. V. y N. M. Waser. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsonii*. *Nature*. 277: 294-297.
- Price, M. V. y N. M. Waser. 1982. Experimental studies of pollen carryover: Hummingbirds and *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 54 : 353-358.
- Proctor, M. y P. Yeo. 1973. *The pollination of flowers*. Collins London.
- Pyke, G. H. y N. M. Waser. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13 : 260-270.
- Pyke, G. H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature*. 350-6313: 58-59.
- Ramírez, B. W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* 24 : 680-691.
- Rathcke, B. J. 1992. Nectar Distributions, Pollinator Behavior, and Plant Reproductive Success. en: M. D. Hunter., T. Ongushi. y P. W. Price. (eds). *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California. pp. 113-138.
- Real, L. y B. J. Rathcke. 1988. Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology* 69 : 728-735.
- Regal, P. R. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196 : 622-629.

- Roubick, D. 1982. The ecological impact of nectar robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology* 63 : 354-360.
- Schemske, D. W. y C. Horvitz. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability : a precondition for mutualism specialization. *Science* 225 : 519-521.
- Schemske, D. W. y C. C., Horvitz. 1989. Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution*. 43: 461-465.
- Soberón, J. M. y C. Martínez del Río. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. en: Boucher. D. (ed). *The Biology of Mutualism. Ecology and Evolution*. Oxford University Press, New York. pp. 192-216.
- Soria, S. D. J., W. W. Wirth, y A. F. D. Pinho. 1985. Cacao pollination in the Bahian Reconcavo, Brazil: 1. The insect fauna compared to that of Southern Bahia. *Revista Theobroma* 15(1): 1-8.
- Stebbins, G. L. 1981. Why are there so many species of flowering plants? *BioScience* 31 : 573-576.
- Stone, G. N., J. N. Amos, T. F. Stone, R. L. Knight, H. Gay y F. Parrott. 1988. Thermal effects on activity patterns and behavioural switching in a concourse of foragers on *Stachytarpheta mutabilis* (Verbanaceae) in Papua New Guinea. *Oecologia*. 77: 56-63.
- Sutherland, S. y L. F. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology*. 65: 1093-1104.
- Thomson, J. D., M. A. McKenna y M. B. Cruzan. 1989. Temporal patterns of nectar and pollen production in *Aralia hispida*. implications for reproductive success. *Ecology*. 70: 1061-1068.
- Vazquez, A., G. R. Cuevas, T. Cochrane y H. H. Iltis. 1990. Flora de la sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Laboratorio Natural Las Joyas, Universidad de Guadalajara. Publicación especial No 1 El Grullo, Jal.pp.
- Waddington, K. D. 1980. Flight patterns of foraging honeybees in relation to artificial flowers density and distribution of nectar. *Oecologia* 44 : 199-204.
- Waddington, K. D. 1983. Foraging behavior of pollinators. en Real. L. (ed). *Pollination Biology*. Academic Press. London England. pp. 213-239.
- Waser, N. M. 1983. The adaptive nature of floral traits: Ideas and evidence. en: L. Real. (ed). *Pollination Biology*. Academic Press, London England. pp. 241-284.

- Waser, N. M. y M. V. Price. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants and the nature of plant-pollinators interaction. en: Jones, C. E. y Little, R. J. (eds). Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold, New York. pp. 341-359.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*. 77: 1043-1060.
- Willmer, P. G y S. a. Corbet. 1981. Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectars robbers. *Oecologia*. 51: 67-78.
- Willmer, P. G. 1983. Thermal constraints on activity patterns in nectar-feeding insects. *Ecol. Ent.* 8: 455-469.
- Willson, M. F., R. I. Bertin y P. W. Price. 1979. Nectar production and flowers visitors of *Asclepias verticillata*. *Am. Midl. Nat.* 102: 23-35.
- Willson, M. F. y D. W. Schemske. 1980. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in paw paw. *Bull. Torrey Bot. Club* 107: 401-408.
- Wilson, P. y J. D. Thomson. 1996. How do flowers diverge? en: David G. Lloyd y Spencer C. H. Barret. (eds) *Floral Biology. Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman y Hall. New York. pp. 88-111.
- Wolf, L. L. y F. G. Stiles. 1989. Adaptations for "fail-safe" pollination of specialized ornithophilous flowers. *The American Midland Naturalist* 121 : 1-10.
- Wyatt, R. 1983. *Pollinator-Plant Interactions and the Evolution of Breeding Systems*. en: L. Real. (ed). *Pollination Biology*. Academic Press, London England. pp. 51-95.
- Young, A.M. 1986. Distribution and abundance of Diptera in flypaper traps at *Theobroma cacao* L. (Sterculiaceae) flowers in Costa Rican Cacao plantations. *Journal of the Kansas Entomological Society* 59(4): 580-587.
- Young, A. M., B. J. Erickson, y E. H. Jr. Erickson. 1989. Pollination biology of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae) III. Steam-distilled floral oils of *Theobroma* species as attractants to flying insects in a Costa Rican cocoa plantation. *Insect-Sci. Appl.* 1989. 10(1): 93-98.
- Young, A. M. y D. W. Severson. 1994. Comparative analysis of steam distilled floral oils of cacao cultivars (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae) and attraction of flying insects: Implications for a *Theobroma* Pollination syndrome. *Journal of Chemical Ecology*. 20(10): 2687-2703.

Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. en: Lovett Doust. J. y L. Lovett Doust. (eds). *Plant Reproductive Ecology. Patterns and strategies*. Oxford University Press. pp. 157-178.