



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

“Producción de néctar de *Salvia iodantha* visitada por colibríes y por las aves robadoras de néctar *Diglossa baritula* y *Vermivora ruficapilla* en la sierra de Manantlán, Jalisco”.

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:

MÓNICA ANA MARÍA QUIROGA RODRÍGUEZ

ASESOR: DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA



Los Reyes Iztacala, Edo. de México

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Dedicatoria

Desde que descubrí mi vocación por la biología, que ahora se vuelve mi profesión, muchas personas empezaron a formar parte de este sueño y están inmersas en la realización de esta tesis, con la cual concluyo una etapa más de mi vida.

A:

Mi familia que siempre, en las buenas y malas, ha estado aquí, apoyándome, mis padres y hermanos, con los cuales tuve diferencias, con los que eh vivido infinidad de momentos discusiones, risas, alegrías y tristezas, que me han hecho aprender más, y ser yo.

Mis abuelos que pese a su cansancio siempre estuvieron pendientes de mí, aunque sé que algunas cosas no las comprendían, siempre se mostraron interesados por lo que hacía y nunca les faltó ánimo, para darme.

Mis amigos, con los que crecí y aprendí, lloré y reí, jugué y trabajé, a quienes les toco en ocasiones sufrir conmigo mis ausencias, prisas, desvelos y crisis existenciales, pero que siempre estuvieron ahí para apoyarme, despejar mi mente, darme ánimo y hacerme sonreír.

Mi novio, que llevo en la parte final de esta etapa, pero que inicia conmigo otra, quien se volvió mi cómplice y compañero de nuevas andanzas, quien me devolvió la confianza y ahora comparte su cariño a mi lado y así como hay cosas en común, existes demasiadas diferencias, que me han permitido aprender y seguir día a día, por estar ahí, por tus consejos, tu apoyo, tu confianza y tu cariño que me dio el impulso para concluir este sueño y ahora juntos comenzamos nuevos, Te Amo.

Agradecimientos

Al proyecto PAPIIT con el número IN210908 de la Universidad Nacional Autónoma de México por darme el apoyo económico, durante mi trabajo de campo, sin el cual hubiese sido difícil su realización.

Al personal de la estación científica de las Joyas de la U de G, lugar donde realice mi trabajo de campo, por cuidarme y brindarme apoyo mientras estuve lejos de casa.

A la Dra. María del Coro, que además de ser mi tutora se volvió una amiga, quien ha sido un pilar importante durante la realización de este proyecto, quien me brindo tiempo, conocimiento, apoyo y cariño.

A mis sinoadales por sus comentarios y correcciones, que fueron muy utiles para concluir este trabajo.

A Carlos y Clau, mis primeros amigos en el laboratorio, de ustedes aprendí mucho y siempre recordare esas pláticas y salidas a campo tan “chéveres”, los quiero mucho, mis casi hermanos mayores. A Laura, por su ayuda y compañía mientras estuvimos trabajando en campo, a todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología, que siempre estuvieron ahí.

A mi brother Isaac que nunca me dejo sola, quien siempre tiene una sonrisa para mí o un mal chiste, a mi cabezona favorita Tere, mi mejor amiga, con quien tengo miles de aventuras, a Lalito, quien siempre me mantuvo ocupada con tantas travesuras, a mi flaco Jorge, que estuvo ahí de una forma u otra, dándome su cariño, a Román, Miguel y Abraham por su tiempo al escucharme, por su cariño, apoyo y ayuda, a todos los quiero muchísimo.

A mi prima Jahel quien desde que tengo memoria fue mi cómplice en muchas cosas y en ocasiones los regaños eran compartidos, a ella y a mi Tía, gracias por el apoyo manifestado a lo largo de mi carrera y en la realización de esta tesis.

Índice

Resumen	1
Introducción	3
Objetivos	6
a. Principal	6
b. Particulares	6
Materiales y Métodos	6
a. Área de Estudio	6
b. Sistema de Estudio	7
c. Trabajo de campo	9
d. Trabajo de gabinete	11
Resultados	12
Discusión	16
Conclusiones	18
Literatura citada	19

Resumen

Muchas flores producen néctar como una recompensa a sus polinizadores, existen organismos que si bien no pueden polinizar a las plantas, utilizan esta recompensa, denominándose ladrones o robadores de néctar. Estos han desarrollado diversas estrategias para evadir las restricciones impuestas por las plantas, ocasionando daños florales, lo cual puede disminuir la cantidad de néctar disponible evitando la visita de polinizadores ó la futura producción de semillas. Sí el néctar es muy abundante los robadores pueden ser solamente comensales del sistema y no tener efectos ni negativos ni positivos sobre este.

Se utilizaron redes de niebla para la obtener la abundancia relativa de los colibríes y robadores de néctar, se realizaron cuadrantes, para conocer la abundancia floral y el promedio de visitas de los ladrones. Se elaboraron curvas de producción de néctar midiendo volumen y concentración (néctar producido). Se registraron un total de 33 individuos de la familia *Trochilidae* con 7 especies, de las cuales el género *Selasphorus* fue el más abundante. Se encontraron diferencias significativas entre el volumen y calorías producido entre horas más no entre tratamientos ni en la interacción de estos factores, en ambos casos se forman tres grupos. La presencia de los robadores puede ser poco significativa dentro del sistema dado que, la cantidad de flores que se presentan en esta zona en este periodo de tiempo es alta, lo cual puede determinar que el recurso no sea limitado, lo que determinaría la condición neutral de los robadores de néctar en el sistema.

Palabras clave: Colibríes, Robadores, Polinización, Néctar, *S. iodantha*.

Abstract

Many flowers produce nectar, as a reward to their pollinators. Some animals use this resource even when they do not pollinate the plants and they are called nectar robbers. Nectar robbers have developed various strategies to evade these restrictions imposed by plants, causing floral damages that can decrease the amount of nectar available to pollinators decreasing visitation rate and diminishing seed production. If nectar is abundant robbers can be commensals in the system having neither positive nor negative effects in the system.

We used nets to assess the relative abundance of hummingbirds and nectar robbers. To assess floral abundance and record nectar robbers visitation quadrants, were used. Nectar produced (nectar volume and concentration) was measured. A total of 33 individuals of the family *Trochilidae* of 7 species were recorded. *Selasphorus* was the most abundant of all hummingbirds. We found significant differences in the volume and calories produced between hours but not among treatments or in the interaction of these factors, in both cases three groups were formed. The presence of the robbers is low in the system, the number of flowers in this area at this season is high, which may determine that the resource was not limited, and this may determine the neutral status of nectar robbers in the system.

Keywords: Hummingbirds, robbers, pollination, nectar. *S. iodantha*.

Introducción

Las flores de muchas angiospermas producen sustancias (néctar, polen y lípidos) que sirven de recompensa para visitantes florales (Navarro y Guitián, 2000), los cuales transportan el polen de anteras a estigma realizando la reproducción de las plantas (Lasso y Naranjo, 2003), encontrándose que más del 90% de las plantas con flor son dependientes de polinizadores para su reproducción (Lizárraga *et al.* 2008).

Los colibríes son polinizadores importantes de muchas especies de plantas con flor (Del Hoyo *et al.* 1999), a esta relación se le ha denominado como mutualista (Traveset *et al.* 1998 y Rodríguez-Flores, 2009), en donde las plantas dependen del ave para el mantenimiento del flujo del polen (Feinsinger *et al.* 1979) ofreciendo como pago por ello, el néctar, solución de azúcares en agua cuyo contenido energético es muy alto y cuya digestión es muy rápida (Rojas-Nossa, 2007), por lo que es muy apreciado por diversas aves e insectos (Irwin y Brody, 1999). Además del mutualismo entre colibríes y plantas, existe una alta competencia entre las plantas por los mejores vectores de polen y entre los colibríes por los mejores recursos de néctar (Rodríguez-Flores, 2009).

Por lo que se ha sugerido que comunidades de colibríes y flores particulares exhiben patrones de morfología y fenología que reflejan adaptaciones evolutivas relacionadas con interacciones competitivas entre las especies de cada grupo y estrechas interacciones mutualistas entre las aves y las flores polinizadas por ellas (Gutiérrez-Zamora, 2008).

Siendo el néctar una recompensa altamente energética existen organismos que si bien no pueden polinizar a las plantas utilizan el recurso, denominándose ladrones o robadores de néctar (Maloff e Inouye, 2000). Determinadas morfologías florales son responsables de que los robadores no puedan acceder a la recompensa, por ello han desarrollado diversas estrategias para evadir las restricciones morfológicas que imponen las flores a los individuos no polinizadores (Rojas-Nossa 2007).

El néctar de las flores es removido a través de una perforación en la corola, el robo por insectos y aves ocurre comúnmente en las flores adaptadas para la polinización por colibríes (Arizmendi *et al.* 1996, Navarro, 1999, Maloff e Inouye, 2000 y Lara y Ornelas, 2001), en otras palabras, aquellas especies de plantas que presentan más robo son las que poseen flores tubulares (Irwin, 2003).

Los robadores de néctar han sido considerados como organismos que afectan de manera positiva, negativa o neutra las relaciones entre las plantas y los polinizadores (Roubik, 1982, Arizmendi, 2001, Irwin, 2003). Estos pueden causar daños florales al grado de evitar la futura producción de semillas o bien pueden disminuir la cantidad de néctar disponible, evitando la visita de polinizadores (Hernández y Toledo, 1979). Por otra parte como consecuencia de la tasa de robo, los ladrones obligan a los polinizadores legítimos a visitar más flores incrementando las distancias de vuelo en los parches de flores que han sido robadas (Zimmerman y Cook, 1985 y Arizmendi, 2001).

Se sugiere que los ladrones pueden contribuir con la polinización cuando sus cuerpos entran en contacto con los órganos sexuales de la flor, ya sea porque la morfología floral promueva que se adhiera el polen a las aves o porque estas visitan las flores legítimamente (Stiles *et al.* 1992).

Los picaflores (Aves del género *Diglossa*) son considerados robadores de néctar altamente especializados ya que poseen una morfología especial del pico que les permite perforar corolas de flores tubulares para extraer el néctar (Schondube y Martínez del Río 2003), siendo conocidos por esta acción como robadores primarios (Inouye, 1980).

Los efectos pueden variar entre los sistemas y dependen de la morfología de ladrones, polinizadores y plantas, de las abundancias de los tres grupos, y de la forma en que se realice el robo (dañando o no las estructuras reproductivas de las plantas), así como de factores externos a la interacción múltiple (Arizmendi *et al.* 1996), como puede ser el ambiente.

Arizmendi *et al.* (1996), estudiaron el papel del ladrón de néctar (*Diglossa baritula*) en la reproducción de dos especies de plantas *Salvia mexicana* y *Fuchsia encliandra* encontrando que ambas especies son visitadas de manera regular por colibríes así como por el ladrón y que la producción de semillas se ve disminuida en una de las especies y no presenta diferencias cuando visita el ladrón en la otra especie. Un estudio similar es el de Morris (1996), quien comparó el éxito reproductivo de las campanillas (*Mertensia paniculada*) en presencia de ladrones (abejas) encontrando que hay diferencias en la producción de néctar entre flores de acuerdo a su edad y que la reproducción no se ve afectada. Además añade que el robo de néctar puede ser parte integral del mutualismo

planta-colibrí. Traveset *et al.* (1998), encontraron que la probabilidad de presentar néctar abundante en flores robadas es menor. Sin embargo la proporción de robo en su estudio fue baja. Stout *et al.* (2000) reportaron que el 96% de las flores abiertas habían sido robadas y que algunas de estas especies robadoras, fueron polinizadores legítimos.

Lara y Ornelas (2001), estudiaron a *Colibri thalassinus* y *Lampornis amethystinus*, especies de colibríes que se comportan como robadoras y mencionan que el robo de néctar por parte de estas dos especies causa diferencias en la producción de semillas de *S. mexicana*, *S. iodantha* e *Ipomoea hederifolia*. Lasso y Naranjo (2003) documentaron el papel que desempeñan las aves nectarívoras en la producción de néctar de *Hamelia patens*, indicando que éstos no afectan el forrajeo de los colibríes ni la deposición de polen. Schondube y Martínez del Río (2003), encuentran que los picaflores han especializado su morfología para alimentarse de néctar, sin embargo no parecen haber convergido con las características digestivas que tienen los colibríes, para hidrolizar la sacarosa. Por último Rojas-Nossa (2007) registró que las aves robadoras de néctar transportaron el polen de las plantas con corolas péndulas que visitaron utilizando la entrada correcta pudiendo ser polinizadores importantes de plantas nativas e introducidas.

La producción de néctar en flores robadas ha sido poco estudiada, aunque se ha mencionado que este hecho puede tener un efecto negativo en la interacción ya sea por causar un decremento en la cosecha en pie, en la disminución de las visitas de los colibríes y con esto decrementos en la polinización o bien, que los ladrones dañen las flores que roban. Arizmendi (2001), menciona que efectos neutros pueden ocurrir para los polinizadores si la cantidad de néctar fuera ilimitada en el sistema y para la planta cuando el robador no daña los tejidos al tomar el néctar.

Sí el néctar es muy abundante los robadores pueden ser solamente comensales del sistema y no tener efectos positivos ni negativos sobre este (Soberón y Martínez del Río, 1985 y Maloff e Inouye, 2000).

Objetivo principal.

- Determinar si existen diferencias en la producción de néctar (volumen y concentración) en *Salvia iodantha*, visitada por colibríes y ladrones en la reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán, México.

Objetivos particulares.

- Identificar las especies de colibríes y ladrones visitantes, que visitan las flores de *S. iodantha*
- Conocer las abundancias aproximadas de flores, colibríes y ladrones en la zona de estudio.
- Determinar la conducta de forrajeo de los robadores en los parches de *S. iodantha*.
- Determinar el volumen y la concentración del néctar en las flores de *S. iodantha* con y sin robo.

Materiales y Métodos

Área de estudio.

El estudio se llevó a cabo en enero y febrero de 2010, en la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán en el área correspondiente a la Estación Científica Las Joyas (19° 35'-19° 37' N y 103° 15'-104° 37' O), que se ubica en la zona centro-oeste de la zona núcleo de la Reserva (Fig. 1). La reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán está situada al sureste del Estado de Jalisco y al noreste del Estado de Colima, entre las coordenadas extremas 19° 26' 47" a 19° 42' 05" N y 103° 51' 1 2" a 104° 27' 05" O. Presenta un clima templado con cambios estacionales marcados, con una definición clara entre la estación lluviosa y la estación seca, la temperatura media anual varía entre 12 y 23 ° C, la precipitación anual oscila entre 1,610 a 1,800mm (Vázquez *et al.* 1995).

Dentro de la reserva se encuentran bosques tropicales húmedos, secos y bosques mesófilos, distribuidos desde los 400 a 2400 msnm, dentro de la vegetación primaria se observan, *Quercus*, *Pinus* y bosques de *Abies*. Hay 1958 especies de plantas y unas 160 especies de orquídeas, helechos, bromelias y cactus (vegetación secundaria), también existe una amplia variedad de fauna encontrando 20 especies anfibios, 60 de

reptiles, 336 de aves (que representan el 30% de todas las especies de aves en el país), 108 de mamíferos (25% de México) y 16 de peces (SEMADES, 2004).

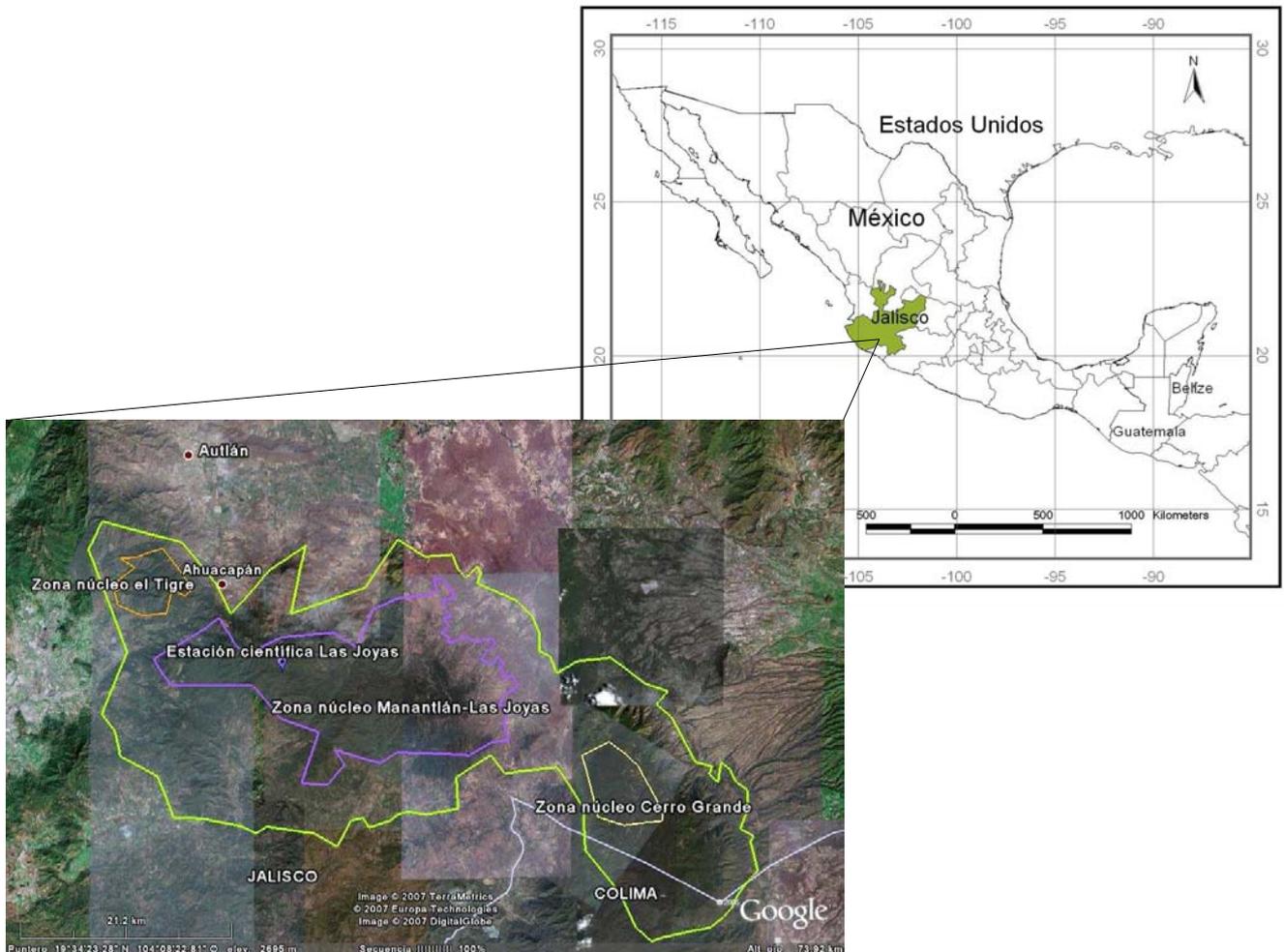


Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán. Delimitado con amarillo el territorio de la reserva de Manantlán, de morado el área correspondiente a la Estación la Joyas, (Tomado de Rodríguez-Flores, 2009).

Sistema de estudio

La planta de estudio forma parte de la vegetación secundaria, la cual se presenta en mayor abundancia en zonas de cultivo abandonadas y zonas quemadas (Rodríguez-Flores, 2009). *Salvia iodantha* (Fig. 2) generalmente se encuentra en las regiones montañosas del centro de México, crece en altitudes que van de los 800 a 3200 msnm. Es una herbácea arbustiva que llega a los 3 m de altura; una planta solitaria cuyas flores son

de corolas tubulares y de color rojo oscuro, la floración comienza en otoño, alcanzando su máximo en diciembre o enero (Clebsch, 2003).



Figura 2. Planta de estudio, *Salvia iodantha* (Foto: M. Quiroga, 2010).

Las flores de *S. iodantha* son visitadas por 12 especies de colibríes, En la zona de estudio Arizmendi (2001) reporta 21 especies de colibríes y por robadores de néctar entre los que se encuentran dos especies de aves *Diglossa baritula*, una ave residente de la zona, conocida como Piquichueco mexicano o Picaflor canelo, tiene el pico ligeramente apuntando hacia arriba, y la punta de la mandíbula superior ganchuda hacia abajo (Fig. 3 y Fig. 4) y *Vermivora ruficapilla* un ave que llega en la temporada de invierno (migratoria), conocida como Chipe gorrigrís ventriamarillo, pudiendo ser identificado por presentar un anillo ocular blanco, su garganta y las partes inferiores son amarillo brillante, la cabeza gris, contrastando con la espalda verde olivo (Fig. 5).

De acuerdo con Arizmendi (2001), *D. baritula* roba néctar haciendo un pequeño agujero en la base de la corola utilizando su mandíbula superior como un gancho deteniendo la flor mientras atraviesa la corola con la mandíbula superior, mientras que *V. ruficapilla* toma las flores de manera individual por el cáliz y saca el néctar por la base de la corola.

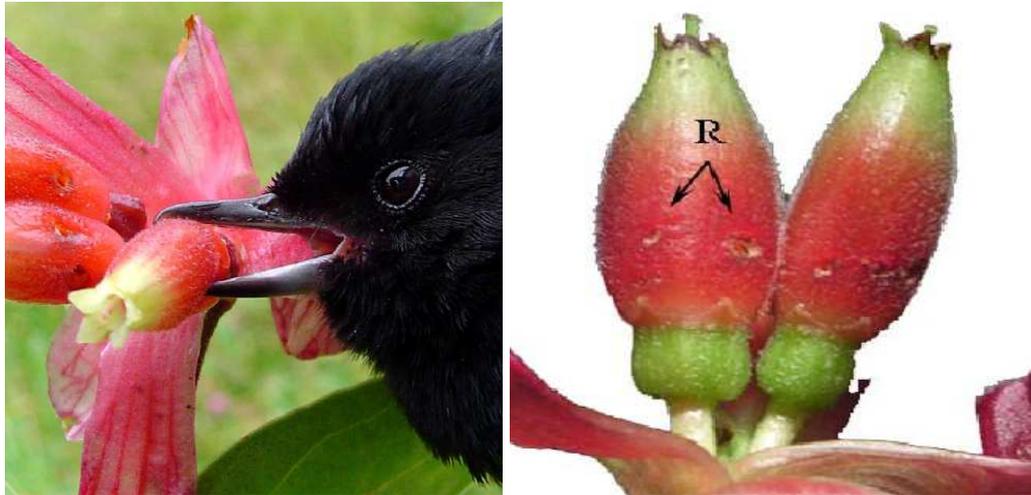


Figura 3. Tipo de perforación de *Diglossa*. Tomado de Rojas-Nossa (2007). "R" tipo de marca, después del robo.



Figura 4. *D. baritula* hembra (Foto C. Soberanes).



Figura 5. *V. ruficapilla* (Foto: M. Quiroga, 2010).

Trabajo de campo.

La abundancia de polinizadores y ladrones de néctar se midió utilizando redes de niebla para la captura de las especies. Se utilizó un transecto de 3 redes de niebla de 6 x 3 m. con una apertura de malla de 25 mm., las redes se colocaron en un área donde *S. iodantha* estaba en floración. Las redes se colocaron dos días consecutivos por semana durante dos semanas. Todos los colibríes y ladrones de néctar que cayeron en las redes fueron identificados con ayuda de guías de campo y se marcaron individualmente y se

tomaron medidas morfológicas de pico (largo y ancho), ala, rectrices, longitud total (mm) y peso (g). Para determinar la conducta de forrajeo de las aves (colibríes y ladrones) y su interacción, se hicieron observaciones focales con ayuda unos binoculares de 8x 24mm en diferentes puntos correspondientes a la zona de estudio, las observaciones tuvieron una duración de 1:30 h, cubriendo un total de 8h de observación, que corresponden a la última semana del muestreo. Se realizaron por la mañana, al ser una de las etapas de mayor actividad.

Para determinar la abundancia de flores de *S. iodantha* se hicieron 15 cuadrantes de 2 x 2m ubicándolos aleatoriamente dentro del área donde estaba floreciendo la planta. En cada cuadrante se contó el número de flores, y se registro si presentaban perforación, de la corola, con la finalidad de conocer la aproximación de las visitas.

Para realizar las curvas de néctar, se embolsaron la mayor cantidad de flores de *S. iodantha* con perforación y sin ella, en bolsas de tul fino. Las flores que fueron embolsadas se eligieron al azar, dentro del mismo parche. Las bolsas se colocaron un día antes de la medición, para protegerlas de cualquier tipo de visita. Se extrajo el néctar presente N=15 (una vez por flor), cada dos horas a partir de 8:00 h hasta las 18:00 h (Fig. 6). Se realizaron mediciones de néctar en flores perforadas y sin perforar, midiendo 180 flores en total, se incluyeron aquellas que aparentemente no presentaron producción de néctar. Para medir la producción de néctar (Volumen μ l), se utilizaron capilares no heparinizados marca Lauka de 75 mm. (OD de 1.4-1.6mm.), y para la cuantificación de la concentración de azúcar se utilizó un refractómetro manual (ERMA, 0-32 %Brix).



Figura 6 Muestra de néctar de *S. iodantha* (Foto: L. Núñez).

Trabajo de gabinete

Para la corrección en el volumen se utilizó la siguiente fórmula y la tabla de conversiones de grados brix% para conocer las calorías producidas por flor, tomadas de Kearns y Inouye (1993).

$$\frac{\text{mm néctar en pipeta}}{\text{longitud total de la pipeta}} \times \text{volumen total de la pipeta}$$

Para las curvas de néctar, se elaboraron dos graficas, una para la producción de néctar expresado en microlitros y otra para la producción de calorías, por flor y por hora de medición N=15 por tratamiento, en ambos casos se reporta el promedio y el error estándar por cada hora de medición. Para el análisis estadístico se utilizó el programa JMP versión 5.1.0.2, realizando una ANOVA de dos vías, con los datos obtenidos de las mediciones de producción de néctar (volumen y calorías), con una N= 90 por tratamiento (robo y sin robo) y para las horas del día a las que se midió el néctar.

Resultados

Se capturaron un total de 39 individuos, de estos 33 pertenecen a la familia Trochilidae, con las siguientes especies, *Selasphorus rufus*, *S. sasin*, *S. platycercus*, *Hylocharis leucotis*, *Colibri thalassinus*, *Amazilia beryllina* y *Lampornis amethystinus*. El género *Selasphorus* fue el más abundante con 20 individuos. De las aves robadoras se capturaron 6 organismos pertenecientes a dos especies *Diglossa baritula* y *Vermivora ruficapilla*. Dentro de las observaciones realizadas se encontraron además a *Calothorax lucifer*, *Stellula calliope* y *Eugenes fulgens* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número de organismos capturados por especie durante el muestreo.

Colibríes (Trochilidae)	
<i>Selasphorus rufus</i>	9
<i>Selasphorus platycercus</i>	7
<i>Selasphorus sasin</i>	4
<i>Hylocharis leucotis</i>	6
<i>Lampornis amethystinus</i>	3
<i>Amazilia beryllina</i>	2
<i>Colibri thalassinus</i>	2
Total	33
Robadores	
<i>Diglossa baritula</i>	3
<i>Vermivora ruficapilla</i>	3
Total	6

Con los cuadrantes realizados, se cubrieron 60m² y se contaron un total de 1828 flores de *S. iodantha*, de las cuales se encontró que 245 (12%), del total habían sido robadas, esto representa un valor bajo de robo para el sistema (Fig. 7). Con base en las observaciones se determinó que aquellos colibríes que son territoriales, perchan y toman néctar de las partes más altas de *S. iodantha*, y que éstos además defienden su territorio de otros colibríes. La estrategia de forrajeo de las aves robadoras es tomar néctar de las flores que están ubicadas en la parte media de la planta hacia la parte superior de la

misma, *D. baritula* fue observada realizando esta acción con mayor frecuencia que *Vermivora*, cabe mencionar que no fue posible cuantificar el número de flores robadas por *V. ruficapilla*.

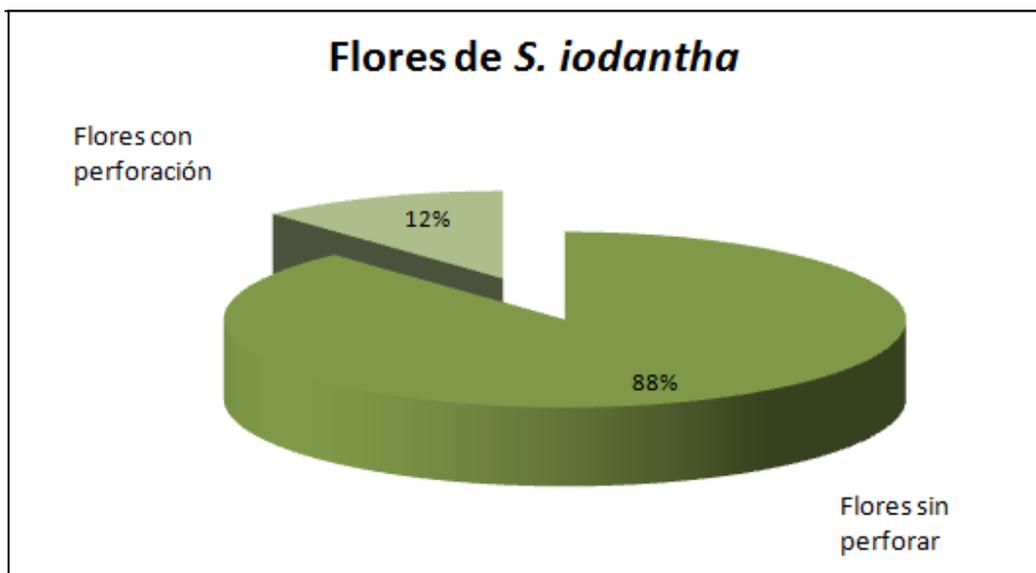


Figura 7. Representado en porcentaje, las flores de *S. iodantha*, con y sin robo.

Se encontraron diferencias significativas entre el volumen producido entre horas más no entre tratamientos ni en la interacción de estos factores (Cuadro 2, Fig. 8 y 9). Al analizar las calorías producidas por flor se encontró también que solamente existen diferencias entre las horas y no entre tratamientos o entre la interacción de estos factores (Cuadro 2). En ambos casos se forman tres grupos, el primero cuando la cantidad de néctar y las calorías producidas son las más bajas que es en las primeras horas de la mañana (8, 10 y 12), entre las 14 y las 16 aumentan el volumen y las calorías ofrecidas, siendo estos dos parámetros más altos entre las 16 y las 18 hrs (Fig.8 y 9).

El volumen de néctar (μl) promedio producido por flor por día fue de $2.15\mu\text{l}$ y para flores con robo fue de $2.11\mu\text{l}$ mientras que las calorías producidas en promedio por flor fueron de 2.80 cal y para flores con robo de 2.54 cal.

Cuadro 2. Análisis de varianza (ANOVAS) del volumen de néctar y las calorías producidas por flores con robo y sin robo en *S. iodantha*, de las 8 a las 18 h.

Volumen

Factor	GL	SC	F	P
Hora	5	118.44	15.46	<0.0001
Tratamiento	1	2.02	1.31	0.25
Hora*Trat	5	6.65	0.86	0.51

Calorías

Factor	GL	SC	F	P
Hora	5	198.45	15.43	<0.0001
Tratamiento	1	2.62	1.02	0.31
Hora*Trat	5	8.02	0.62	0.68

El volumen de néctar y las calorías producidas muestran un patrón equiparable a la actividad de los colibríes, aumentando en la mañana, llegando a un periodo de asintota, al medio día cuando la actividad es baja y siendo máximo en la tarde cuando los colibríes vuelven a estar activos. De las flores que fueron embolsadas para las curvas de néctar, cerca del 17.2 % del total no presentaron producción de néctar. No se observaron interacciones agresivas entre colibríes y ladrones.

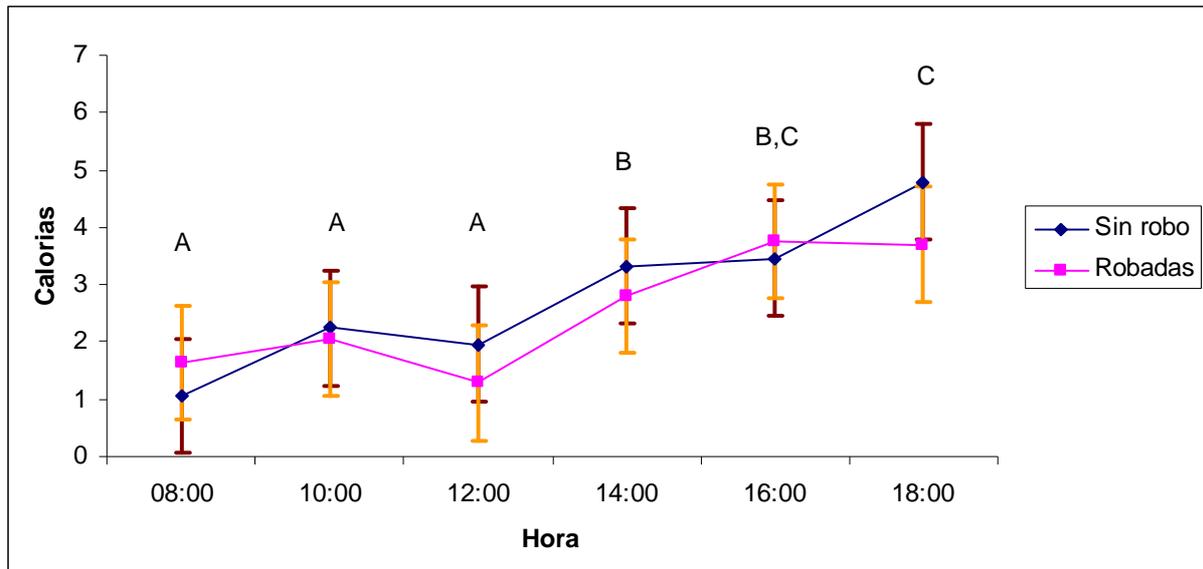


Figura 8. Calorías promedio (\pm ES) producidas por flor, en cada hora de medición. A, B y C representan los grupos de interacción entre hora y calorías producidas.

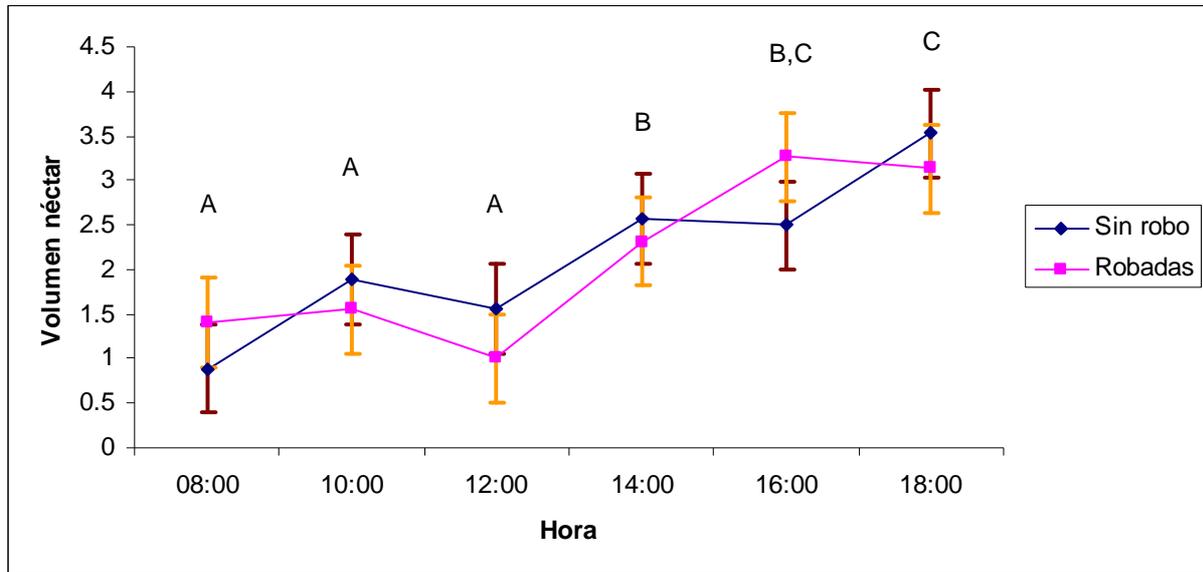


Figura 9. Volumen de néctar promedio ($\mu\text{l} \pm \text{ES}$) producido por flor, en cada hora de medición. A, B y C representan los grupos de interacción entre horas y volumen producido.

Discusión.

Los resultados obtenidos, indican que la presencia de los robadores no tiene un efecto negativo sobre la producción de néctar de *S. iodantha*. Estos resultados apoyan lo propuesto por Lasso y Naranjo (2007), quienes además muestran que el robo puede no representar una inversión extra de energía. Para la planta en lo que respecta a la producción de néctar, la presencia de robadores tampoco tuvo un efecto en la concentración del néctar, García-Franco *et al.* (2001) reportan en su trabajo, que existe una pequeña disminución en la recompensa floral, pero no en la concentración. La diferencia entre la producción de néctar entre flores robadas y no robadas fue variable, y parece no estar relacionada con la frecuencia en el robo. Stout *et al.* (2000) encontraron que la producción de néctar en flores robadas, es menor, pero no encontraron diferencias significativas, a pesar de haber observado una alta tasa de robo.

Se encontró que sólo el 12% del total de flores muestreadas presentó robo, esta es una proporción baja con respecto a la encontrada en otros estudios. Esta condición puede atribuirse a la baja densidad de las especies robadoras con respecto a la que se presenta para los colibríes, como lo descrito por Arizmendi (2001). Irwin y Brody (2000), señalan que entre el 70 y 80% de las flores de una planta pueden presentar perforaciones.

Soberón y Martínez del Río (1985) y Navarro y Guitan (2000), estos autores además encontraron que la probabilidad de que una flor fuera robada está condicionada por el tamaño de las poblaciones, el año y la interacción entre ambos factores.

Adicionalmente la cantidad de flores que se presentan en la zona durante este periodo es alta, lo cual puede determinar que el recurso no sea limitado, lo que elimina la competencia, facilitando la coexistencia y dándoles una condición neutral a los robadores de néctar dentro del sistema (Arizmendi *et al.* 1996 y Arizmendi 2001). La producción de néctar de *S. iodantha* parece no verse afectada por la presencia robadores en el sistema, esto refleja que estos animales no producen daños a las partes reproductivas de las plantas tal y como lo encontró Arizmendi (1994). Sin embargo, esto último podría atribuirse únicamente a *D. baritula*, debido a que la estrategia de robo de *V. ruficapilla*, que descrita anteriormente por Arizmendi (2001) y observada en este estudio, sí podría implicar un decremento en la producción de néctar y semillas.

Por otro lado no se encontraron evidencias de interacciones agonísticas entre colibríes y ladrones lo cual refuerza la condición de neutralidad de éstos dentro del sistema, como lo sugiere Arizmendi (1994). Sin embargo existe una condición de territorialidad y competencia entre colibríes por el recurso como lo reporta Rodríguez-Flores (2009), donde la dominancia y territorialidad están correlacionadas. Probablemente la estrategia de forrajeo de las aves robadoras y su baja densidad hagan que los encuentros entre ellos y los colibríes sean poco frecuentes.

Se observó que la producción de néctar en flores de *S. iodantha* es una condición variable, como la presentan muchas de las plantas asociadas a polinizadores; las plantas son capaces de hacer que una parte de sus flores no produzca néctar, para así escapar a los costos que implica dicha producción, al tiempo que obtienen beneficios de la polinización (Bell 1986). Goulson *et al.* (2007) reportan que las flores presentan una variación interespecífica e intraespecífica en las recompensas que ofrecen.

La recompensa por flor varía enormemente entre las plantas ó entre las flores de una sola planta siendo esto una adaptación que promueve que los polinizadores tengan que visitar un mayor número de flores para satisfacer sus requerimientos energéticos, moviendo un mayor volumen de polen entre flores. Gilbert *et al.* (1991), señalan que la forma de producción de néctar de las flores puede variar con la edad y constituir un mecanismo para el ahorro energético. *S. iodantha* como muchas de las flores asociadas a colibríes parece seguir esta estrategia.

Esta adaptación aparentemente se da sin mostrar relación con el robo de néctar en las flores como lo menciona Richardson (2004), quien encontró que algunas de las flores ya están vacías antes de ser robadas. Así la diferencia con la producción de néctar entre flores, es una de las estrategias que han desarrollado las plantas para tener un mayor número de visitas y con esto tener un mayor movimiento de polen.

Conclusiones.

Aunque ambas aves roban néctar, existen diferencias entre la estrategia de robo; *D. baritula*, presenta una especialización para la extracción de néctar, mientras que la estrategia de forrajeo de *V. ruficapilla* podría afectar de manera más significativa la producción de néctar de *S. iodantha* e incluso afectar el éxito reproductivo de la misma. Sin embargo en este trabajo no se estudio que tan grande es el daño que produce esta especie de ave en la planta.

Por otra parte, los resultados no arrojaron evidencias de que la presencia de robadores afecte de manera significativa la producción de néctar dentro del sistema, por lo que se puede decir que existe una condición de neutralidad de los robadores. Una posible explicación es que la densidad de robadores es mucho menor a la de los polinizadores, además de encontrar una la alta disponibilidad de flores (no sólo de *S. iodantha* sino de otras especies) y por lo tanto de néctar, lo cual hace que su efecto sea poco significativo y puede ser también un factor que promueva la coexistencia y disminuya la probabilidad de encuentros agonísticos entre polinizadores y robadores.

La producción de néctar (volumen y concentración) varía a lo largo del día y parece estar relacionada con la actividad de forrajeo de las aves. Estos parámetros varían entre flores lo cual refuerza la idea de una adaptación por parte de las plantas para obligar a los polinizadores a visitar más flores.

Literatura citada

- Arizmendi, M. C. 1994. Interacciones ecológicas múltiples: El caso del sistema mutualista colibríes-plantas y el ladrón de néctar *Diglossa baritula* (*Passeriformes*: Aves) Tesis para obtener el título de Doctor en Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF. 163
- Arizmendi, M.C., Dominguez, C.A., and Dirzo, R. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Funct. Ecol.* 10: 119–127
- Arizmendi, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79: 997-100
- Bell, G. 1996. The Evolution of empty flowers. *Journal Theor. Biol.* 118: 253-258
- Clebsch, B. 2003. *The New Book of Salvias*. 2da edition. Ed. Timber Press. Portland Oregon, USA. 158
- Del Hoyo, J., Elliot, A. y Sargatal, J. 1999. *Handbook of the birds of the World*. Vol.5, Barn-owls to Hummingbirds. Birdlife international y Lynx Edicions. Barcelona, España.
- Feinsinger, P., Linhart Y. B., Swarm L. A. and Wolfe J. A. 1979. Aspects of the Pollination Biology of Three *Erythrina* Species on Trinidad and Tobago. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 66: 451-471
- Garcia-Franco, J. G., Martinez, B. D. y Pérez. 2001. Hummingbird Flower Mites and *Tillandsia* spp. (*Bromeliaceae*): Polyphagy in a Cloud Forest of Veracruz, Mexico. *Biotropica* 33: 538:542
- Gilbert F.S., Haines, N. y Dickson K. 1991. Empty Flowers. *British Ecological Society* 5:29-39
- Goulson, D., Cruise J. L., Sparrow K.R., Harris A. J., Park K. J., Tinsley M. C. and Gilburn A. S. 2007. Choosing rewarding flowers; perceptual limitations and innate preferences influence decision making in bumblebees and honeybees *Behav Ecol Sociobiol* 61:1523–1529
- Gutiérrez, Z. A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana*. 7: 17-42

- Hernández, H. M y Toledo, V. M. 1979. The Role of Nectar Robbers and Pollinators in the Reproduction of *Erythrina leptorhiza*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 512-520
- Irwin, R. E. y Brody A. K. 1999. Nectar-Robbing Bumble Bees Reduce the Fitness of *Ipomopsis aggregate* (Polemoniaceae). *Ecology*. 80: 1703-1712
- Irwin, R. E y Brody A. K. 2000. Consequences of nectar robbing for realized male function in a hummingbird-pollinated plant. *Ecology* 81: 2637-2643
- Irwin, R. E. 2003. Impact of the nectar robbing on estimates of pollen flow: conceptual predictions and empirical outcomes. *Ecology*. 84: 485–495
- Kearns, A. C. and Inouye D. W. 1993. *Techniques for pollination Biologists*. University Press of Colorado, USA. 168-182
- Lara, C. y Ornelas J. F. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia* 128:263–273
- Lasso, E. y Naranjo, M. E. 2003. Effect of Pollinators and Nectar Robbers on Nectar Production and Pollen Deposition in *Hamelia patens* (Rubiaceae). *Biotropica* 35(1): 57–66
- Lizárraga, A., García, G. y Burgos A. 2008. Red de Polinizadores del Perú. Red de Acción en Agricultura Alternativa. AIBIN. 1-56
- Maloff, J. E. and Inouye D. W. 2000. Are nectar Robbers cheaters or mutualist? *Ecology* 81: 2651- 2661
- Morris, W. F. 1996. Mutualism Denied? Nectar-Robbing Bumble Bees do not Reduce Female or Male Success of Bluebells. *Ecology* 77: 1451-1462
- Navarro, L. y Guitián, J. 2000. Variación en el robo de néctar y efecto en la fructificación en *Petrocoptis grandiflora* Roth (Caryophyllaceae). *Acta Ecológica latinoamericana* 14: 117-122
- Navarro, 1999. Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Biotropica* 31:618–625 pp.
- Richardson, S. C. 2004. Are nectar-robbers mutualists or antagonists? *Oecologia* (2004) 139: 246–254
- Rodríguez-Flores, C. I. 2009. Dinámica de las estrategias de forrajeo en colibríes (Aves: Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco, México). Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México, D.F. 87

- Rojas-Nossa, S. V., 2007. Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) y sus efectos sobre la polinización de las plantas de los altos Andes. *Ornitología Colombiana*. 5: 21- 39
- Roubik, D. W. 1982. The Ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a Tropical shrub. *Ecology*. 63: 354-360
- SEMADES. 2004. Guía de maestro calendario ambiental, Gobierno del Estado de Jalisco, Guadalajara, México.
- Schondube, J. E. y Martínez del Río, C. 2003. The flowerpiercers' hook: an experimental test of an evolutionary trade-off. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 270: 195-198
- Soberón, J. y Martínez del Río, C. 1985. Cheating and taking advantage. *In* Oxford University Press. *The biology of mutualism: ecology and evolution.*, New York.192–213
- Stout, J. C., Allen, J. A, Goulson, D.2000. Nectar robbing, forager efficiency and seed set: Bumblebees foraging on the self incompatible plant *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Acta Oecologia* 21: 277-283
- Traveset, A., Willson, M. F. y Sabag, C. 1998. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualism. *Ecology* 12: 459-464
- Vázquez G. J. A., Cuevas G. R., Cochrane S. T., Iltis H. H., Santana M. F.J. y Guzmán H. L. *Flora de Manantlán*. 1995. Universidad de Guadalajara- IMECBIO, Universidad de Wisconsin-Madison.312
- Zimmerman M. and Cook S. 1985. Pollinator foraging, experimental nectar-robbing and plant fitness in *Impatiens capensis*. *American Midland Naturalist* 113:84-91