



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

EVALUACIÓN DE LA PRODUCCIÓN DE NÉCTAR Y
FLORES COMO RASGOS PARA MITIGAR EL COSTO DEL
ROBO DE NÉCTAR EN *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae):
EXPERIMENTOS DE CAMPO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

LUIS ANTONIO SALINAS ESQUIVEL

DIRECTOR DE TESIS: DR. CARLOS LARA RODRÍGUEZ

COMITÉ: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

DR. CÉSAR AUGUSTO DOMÍNGUEZ PÉREZ-
TEJADA

MÉXICO, D. F.

SEPTIEMBRE 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.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

**A los apoyos que me fueron otorgados por medio de CONACYT (becario 220344,
CVU 262263) y ECOES (enero-junio 2010)**

**Finalmente a los miembros de mi comité Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez, Dra.
María Del Coro Arizmendi Arriaga, Dr. César Augusto Domínguez Pérez-Tejada,
Dra. Blanca Estela Hernández Baños, Dra. Laura Roxana Torres Avilés y Dra.
Mariana Hernández Apolinar**

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco de forma personal a la Mtra. en Pedagogía María Guadalupe Zarate Sáenz, Dr. Daniel Sánchez Carbajal, a la M en C. Yajaira García Feria y al M en C. Israel Morales por su apoyo en el trabajo en campo y en el desarrollo de la presente tesis

DEDICATORIA

A mis padres por su apoyo y motivación en todo momento

A la Srta. María Guadalupe Zarate Sáenz la cual me apoyo en mi desarrollo profesional

ÍNDICE

I. RESUMEN	
II. INTRODUCCIÓN.....	10
III. ANTECEDENTES.....	12
IV. OBJETIVOS.....	15
V. METODOLOGÍA.....	16
VI. RESULTADOS.....	23
VII. DISCUSIÓN.....	39
VIII. CONCLUSIÓN.....	44
IX. REFERENCIAS.....	45

Resumen

Las flores polinizadas por colibríes típicamente son visitadas por una gran cantidad de organismos “ilegítimos” tales como aves, abejas y hormigas, que extraen el néctar sin ofrecer servicios de polinización, y que pueden provocar una disminución en la capacidad de atracción de estas plantas hacia los visitantes “legítimos”. Por ello, se esperaría que plantas sometidas al robo de néctar presenten distintas estrategias para mitigar los costos asociados y atraer a los polinizadores. En el presente estudio, se evaluó experimentalmente el papel de la variación de la producción de néctar y flores como rasgos para mitigar el robo de néctar en la planta distílica *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae) en el periodo de mayo a julio 2009 en El Parque Nacional la Malinche, Tlaxcala. Para poner a prueba esto, se seleccionaron y marcaron tres grupos de plantas de ambos morfos los cuales fueron sometidos a tres diferentes tratamientos: 1) tratamiento de remoción de néctar, 2) tratamiento sin remoción y 3) tratamiento control. Asimismo, en las plantas que conformaron cada grupo monitoreamos semanalmente el volumen de néctar (15 flores/planta) y el número de flores abiertas. Se realizaron polinizaciones manuales en todas las flores focales y posteriormente para evaluar los posibles efectos de los tratamientos en el éxito reproductivo de las plantas utilizadas fueron recolectadas y cuantificadas las semillas producidas. Los resultados obtenidos demostraron que las plantas cuyas flores fueron sometidas a una extracción continua de néctar (tratamiento con remoción) producen tanta cantidad de recompensa como aquellas plantas cuyas flores fueron excluidas (tratamiento sin remoción) y pudieron acumular su néctar por hasta 3 días; contrario a los pequeños volúmenes registrados en flores expuestas a remoción por sus visitantes naturales (tratamiento control). Además de cosechar grandes volúmenes en las flores con remoción

constante, estas recompensas fueron las que presentaron una mayor concentración de azúcar. Este patrón se mantuvo tanto al inicio como al final de la floración, y consistentemente fueron las flores del morfo pin las que mostraron mayores volúmenes y concentraciones. Por otro lado, no encontramos ningún efecto de los tratamientos sobre la producción de flores, ya que ambos morfos presentaron números semejantes. Por último, nuestros datos mostraron que las flores sometidas a intensa extracción de néctar pueden producir tantas semillas como aquellas sin tratamiento de remoción, distinto a las pocas semillas cosechadas en flores expuestas a remoción natural. Todos estos resultados sugieren que *Bouvardia ternifolia* puede sobrecompensar la cantidad y concentración del néctar robado, pero no el número de flores que ofrece a sus polinizadores; sin tener un costo aparente en el número de semillas producidas.

Abstract

Hummingbird's pollinated flowers are exploited regularly by various "illegitimate" organisms such as birds, bees, and ants that may extract nectar without offering pollination services, and diminishing the capacity of attraction of these plants to the hummingbirds. Therefore, we expected that plants exhibited to nectar robbing show different strategies to mitigate the associated costs and to attract pollinators. In this study, we experimentally evaluated the variation of the production of nectar and flowers as traits to mitigate the nectar robbing in the distylic plant *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae), from May to July of 2009 in the National Park "La Malinche", Tlaxcala, Mexico.

For this, we selected and marked three groups of plants from both morphs which were submitted to three different treatments: 1) nectar removal treatment, 2) non-nectar removal treatment and 3) the control treatment. Weekly, we measure for every plant within each experimental group the nectar volume (15 flowers per plant) and the number of open flowers. We conducted manual pollination pollinating on every assessed flower to measure the possible effects of treatments in their reproductive success. All flowers remained bagged until fruit maturation and their seeds were collected and quantified. The obtained results showed that plants with a continued nectar extraction produced a similar quantity of nectar with regard to those plants without nectar removal and they may accumulate nectar until 3 days contrary to the lower volume registered in flowers exposed to removal by their natural visitors (control treatment). Also, in addition to that the biggest nectar volumes were collected in the removal treatments; these had the highest values of sugar concentration. These patterns were supported both at beginning and at the end of flowering period, and consistently the flowers of the long-styled morph (pin) showed the highest

volumes and concentrations. We do not register any effect of the experimental treatments on the production of flowers in both floral morphs. Finally, our data showed that flowers with an intense nectar extraction may produce as many seeds as those without nectar removal, in opposite to the few seeds harvest on flowers exposed to natural removal. These results suggest that *Bouvardia ternifolia* could overcompensate the quantity and sugar concentration of the stolen nectar, but not the number of flowers that offers to their pollinators, and this occur without having an apparently cost in the number of produced seeds.

I. Introducción

El robo de néctar es una conducta extendida y de manera general la exhiben una variada cantidad de especies de aves, abejas, abejorros y hormigas. Estos organismos obtienen el néctar sin que esto implique tener contacto con las estructuras sexuales de las flores que visitan (Inouye 1980, 1983). Es decir, obtienen el recurso floral sin efectuar polinización. Esta conducta ocurre frecuentemente en situaciones en donde los visitantes “ilegítimos” no son capaces, por limitaciones morfológicas, de obtener el néctar por la abertura natural de la flor hasta el nectario y con esto tener contacto con los órganos sexuales de la flor (Inouye 1980, 1983).

Inouye (1980, 1983) realizó una categorización de organismos que presentan esta conducta con base en cómo es que adquieren este recurso, y describe tres tipos. (1) El “robador de néctar primario” (*primary nectar robber*) es aquel animal que perfora las corolas de las flores para obtener el néctar causando un daño físico a la flor, la manera en que estos animales perforan las flores es por medio de sus picos, mandíbulas o probóscides; en cambio, (2) los “robadores de néctar secundarios” (*secondary nectar robber*) son aquellos que adquieren el néctar de las flores por medio del agujero hecho por los robadores de néctar primarios, y finalmente tenemos a (3) los “ladrones de néctar” (*nectar theft*) los cuales obtienen el néctar por la abertura natural de la corola, por lo tanto no causan un daño físico a la flor, pero por no estar adaptados a la morfología de la flor que visitan les limita o les nulifica tocar las estructuras sexuales de las flores y por consiguiente no polinizan.

Típicamente el robo de néctar ocurre en plantas adaptadas a la polinización por colibríes, es decir, plantas con corolas largas de color rojo o conspicuo y con grandes cantidades de néctar (Faegri y Van Der Pijl 1979; Inouye 1983; Irwin y Brody 2000; Lara y Ornelas 2001a; Navarro 2000). Además, soportan una gran cantidad de visitantes ilegítimos pertenecientes a diferentes taxas tales como dípteros, hemípteros, himenópteros, coleópteros, lepidópteros, arácnidos y aves, entre otros (Irwin *et al.* 2001; Lara y Ornelas 2001a, 2001b, 2002a, 2002b; Maloof e Inouye 2000).

Una gran cantidad de estudios muestran los efectos de estos visitantes ilegítimos sobre la adecuación de las plantas que los hospedan y se puede decir que los resultados son positivos, negativos o neutrales (Irwin *et al.* 2001, Maloof e Inouye 2000). En los casos donde la presencia de estos organismos causa un deterioro estructural o un decremento en los recursos florales, y en consecuencia se disminuye la atraktividad de las flores o imponen un costo energético a la planta, hay un efecto negativo (Arizmendi 2001; Irwin y Brody 2000; Lara y Ornelas 2001a, 2001b, 2002a, 2002b; Navarro 2000, Maloof e Inouye 2000); y si por el contrario las plantas se benefician de los visitantes ilegítimos, debido a que en algunos casos por efecto de la disminución de néctar consumido causan un aumento en la promoción de polen por parte de los polinizadores, se habla de un efecto positivo (Arizmendi *et al.* 1996).

Por lo tanto se reconocen dos tipos de efectos que repercuten en la adecuación de la planta: 1) un efecto directo causado por pérdida de néctar al robarlo, o debido a un daño físico en los órganos sexuales y 2) un efecto indirecto resultado de modificar las características de atracción para los polinizadores, ya que estos pueden disminuir sus visitas y como resultante afectar la reproducción de la planta. Por consiguiente, los servicios de

polinización hacia la planta pueden estar siendo reducidos cuando las características de las plantas usadas para la atracción están siendo alteradas (Arizmendi 2001, Irwin y Brody 2000, Lara y Ornelas 2001a, Maloof e Inoye 2000).

II. Antecedentes

Los polinizadores han sido tradicionalmente vistos como una de las principales fuerzas en la evolución de las características florales de las plantas que visitan. Sin embargo, los visitantes ilegítimos también son soportados por estas plantas, tales como los robadores de néctar, y estos también pueden influir en la evolución de sus caracteres florales debido a que pueden tener un fuerte impacto en su adecuación (Irwin *et al.* 2001, Maloof e Inoye 2000).

Diversos estudios han documentado que las plantas sometidas al efecto de organismos antagonistas tales como herbívoros y patógenos, pueden responder a ellos a través de dos estrategias de defensa para minimizar su daño: la resistencia (capacidad de disminuir la frecuencia del daño por el consumidor) y la tolerancia (capacidad de las plantas para compensar el daño provocado por el consumidor) (Roy y Kirchner 2000, Strauss *et al.* 2002, Strauss y Agrawal 1999). El robo de néctar efectuado por numerosos organismos también podría estar provocando respuestas similares en las plantas afectadas, las cuales disminuirían o compensarían de alguna manera el potencial costo energético que representa la producción de néctar y la subsecuente producción de semillas.

En estudios recientes se ha planteado la factibilidad de aplicar el concepto de tolerancia, además de la herbivoría, a otras interacciones antagonistas, tales como el robo de néctar (Irwin *et al.* 2004, Irwin *et al.* 2008), como posible respuesta para disminuir el daño que reciben muchas especies de plantas en su éxito reproductivo, tal como sucede en las interacciones plantas-herbívoros y plantas-patógenos (Irwin y Brody 2001, Lara y Ornelas 2003). Además, las especies de plantas que hospedan a organismos que roban néctar pueden variar en la capacidad de producir néctar y en sus despliegues florales, esta variación sugiere que las plantas podrían modificar estos caracteres florales para mitigar los efectos del robo de néctar (Irwin *et al.* 2008, Maloof e Inouye 2000).

En la presente tesis estamos interesados en evaluar esta relación en una planta que hospeda comúnmente a organismos que roban néctar y es polinizada por colibríes: *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae).

Varios estudios han documentado los efectos directos e indirectos que tienen los antagonistas en *Bouvardia*, como lo son los herbívoros y los ladrones de néctar. Se ha constatado que la herbivoría tiene efectos significativos en los patrones de producción y calidad de néctar que ofrece, además de reducir el número de visitas y los tiempos de llegada de sus colibríes polinizadores, teniendo como consecuencia un considerable efecto en la adecuación de las plantas con mayor pérdida de superficie foliar (Torres 2007, Torres *et al.* 2008). De la misma forma, se ha documentado que el robo de néctar tiene un efecto similar en *Bouvardia*, se encontró que en flores sometidas a niveles altos de robo de néctar disminuyen la cantidad y calidad del néctar rellenado, y de igual forma es disminuida la calidad de visita por parte de sus polinizadores afectando a su vez la adecuación de la planta (Salinas 2007, Torres *et al.* 2008).

De esta forma se establece que los antagonistas pueden estar modulando indirectamente la naturaleza, fuerza y consecuencias de la interacción entre *Bouvardia* y sus colibríes polinizadores (Torres *et al.* 2008). Algunos estudios han sugerido que los rasgos reproductivos de muchas especies de plantas polinizadas por animales pueden a menudo reflejar un compromiso entre el conflicto de la presión selectiva ejercida tanto por los polinizadores como por organismos antagonistas (Brody y Mitchell 1997, Strauss e Irwin 2004, Torres *et al.* 2008).

Es por eso que en la presente tesis utilizamos dos rasgos no mutuamente excluyentes, que son el néctar y la producción de flores, tal como ha sido propuesto por Irwin y colaboradores (2008) en el único trabajo previo al respecto. Estos autores sugieren que ambos rasgos pueden ser análogos a mecanismos de tolerancia que las plantas utilizan contra los herbívoros: 1) los altos volúmenes de néctar son análogos al alto crecimiento (o producción) para reemplazar la pérdida de recursos producto del consumo foliar, y 2) la alta producción de flores es análoga con la reasignación de recursos vía el despliegue de la reservas acumuladas para reemplazar los daños producidos por el consumo. De esta manera la recompensa o producción de flores inducidas en respuesta al impacto del robo de néctar (compensación) podría promover la presencia de suficiente néctar residual o flores para la atracción de los polinizadores y así amortiguar el efecto en la reproducción de las plantas, a pesar de las pérdidas provocadas por los robadores de néctar.

Aunque la tolerancia a la herbívora es típicamente evaluada usando clones o plantas cercanamente emparentadas, aquí utilizaremos plantas creciendo en condiciones silvestres y de relaciones genéticas desconocidas para comprobar si estos rasgos florales pueden relacionarse con una mitigación de los costos de polinización y reproducción provocados

por el robo de néctar. Sin embargo, en todos los casos los tratamientos explicados en la metodología fueron asignados aleatoriamente y realizamos una manipulación artificial de estos rasgos. Con todo esto, nosotros hipotetizamos que un alto grado de robo de néctar puede desencadenar algún mecanismo sobre producción de flores y volúmenes de néctar que pudiera amortiguar los efectos negativos de estos visitantes. En este sentido, nuestras predicciones se enfocan a que si hay compensación entonces los volúmenes de néctar y el número de flores producidas deberían ser mayores en aquellas plantas sometidas a niveles intensos de robo, y que esta compensación no debería representar costos reproductivos en términos de número de semillas producidos.

III. Objetivos

Objetivo general

Evaluar experimentalmente el papel de la variación de la producción de néctar y flores como rasgos que potencialmente mitiguen el robo de néctar en *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae).

Objetivos particulares

- Identificar los diferentes visitantes ilegítimos presentes en flores de *Bouvardia ternifolia*.
- Cuantificar los efectos de la extracción diferencial de néctar sobre la producción de néctar, flores y semillas en ambos morfos de *Bouvardia ternifolia*.

IV. Método

Sitio de estudio

El trabajo de campo de este estudio se realizó de Junio a Octubre del 2009, en el Parque Nacional “La Malinche” (19°6’N, 19°20’W; a 2,900 msnm), en un área de parches en floración de *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae) cuya superficie es de aproximadamente 50 ha. La vegetación en esta área natural protegida (45,711 ha) se encuentra compuesta principalmente por bosques de pino, encino y oyamel, y está localizada a 80 km de la ciudad de Tlaxcala, Tlaxcala. La precipitación media anual es de 800 mm y la temperatura media anual es de 15°C. El clima es templado-húmedo la mayor parte del año, con una temporada seca y fría de Octubre a Marzo. La vegetación está bien conservada y dominada por *Pinus montezumae* (Lamb.), *Pinus pseudostrabus* (Lindl), *Abies religiosa* (H.B.K) Cham. y Schlecht (Pinaceae), *Quercus laurina* (Humb. y Bonpl) y *Quercus crassipes* (Humb. y Bonpl) (Díaz-Ojeda 1992).

Especie estudiada

Bouvardia ternifolia (Rubiaceae) es un arbusto distílico autoincompatible (a partir de ahora mencionada sólo como *Bouvardia*), mide de 1-1.5 metros de altura; está ampliamente distribuido en áreas abiertas de los bosques de Arizona, EUA, hasta el sur de México (Faivre 2000). Las flores presentan las corolas fusionadas, en forma de tubo y agrupadas en cimas terminales. Las flores con estilos largos tienen corolas más cortas que las flores con

estilos cortos, provocando la distinción de sus dos morfos, denominados como pin y thrum respectivamente. Las flores duran de 4-5 días y cambian de color de rojo escarlata a rojo pálido o rosa en el tercer día. En La Malinche, su periodo de floración es de mayo-julio y cinco especies de colibríes son sus principales polinizadores: *Hylocharis leucotis*, *Archilochus colubris*, *Eugenes fulgens*, *Colibri thalassinus* y *Lampornis clemenciae* (Lara 2006, Salinas 2007, Torres *et al.* 2008, Torres 2007).

Un estudio previo realizado por Hernández (2006) en la misma localidad analizada en la presente tesis, reporta que los morfos de *Bouvardia* en la producción de flores y néctar producen un número de flores diferente. El morfo thrum produce más flores que el morfo pin ($F = 18.36$, $gl = 1$, $P < 0.0001$), mientras que el morfo pin presenta una mayor producción de néctar que el morfo thrum (con un máximo de $2\mu\text{l}$ y un mínimo de $1\mu\text{l}$ respecto a thrum el cual tuvo un máximo de $1.7\mu\text{l}$ y un mínimo de $0.5\mu\text{l}$), aunque en lo que respecta a sus concentraciones de néctar y la cantidad de frutos producidos no hubo diferencias entre morfos (Hernández 2006).

Estudios realizados en Chavarrillo, Veracruz y La Malinche, Tlaxcala, han demostrado que las flores de *Bouvardia* hospedan comúnmente ácaros del género *Tropicoseius*, los cuales son ladrones de néctar (Lara y Ornelas 2002b; Salinas 2007). Asimismo, en La Malinche, Tlaxcala, se ha reportado también que las hojas de esta planta presentan daño por herbívoros a lo largo de su fenología de floración (Torres 2007, Torres *et al.* 2008).

Trabajo de campo

Cada una de las actividades adelante mencionadas fueron llevadas a cabo en un área de aproximadamente 50 ha en parches en floración de *Bouvardia*. Dado que la parte principal

de este estudio se basa en la evaluación de la sobreproducción de néctar y flores, como rasgos para mitigar el robo de néctar (natural y simulado artificialmente) en plantas de esta especie, una primera aproximación al sistema es determinar que diversos organismos pueden estar consumiendo el néctar ilegítimamente. Por ello, la primera parte de esta tesis se enfoca en esa dirección, y los detalles son descritos a continuación.

Visitantes ilegítimos

Con el objetivo de determinar si existe robo de néctar en *Bouvardia*, se determinaron a los visitantes “ilegítimos” que sustrajeran néctar de sus flores y que potencialmente causan un efecto negativo en su reproducción. Para ello se realizaron observaciones periódicas a la población estudio durante su periodo de floración, y a la par de los tratamientos, con el fin de detectar y coleccionar organismos que presentaran la conducta de robo de néctar. Adicionalmente, se tomaron fotografías y video para constatarlo. Estos organismos fueron posteriormente identificados en el laboratorio de acuerdo con la literatura de Borror *et al.* (1970, 1989).

Evaluación de la compensación de néctar

La respuesta de *Bouvardia* al robo de néctar se determinó a partir de: 1) la respuesta de la planta completa a la remoción o no de néctar de todas sus flores en tres tratamientos (sin remoción, con remoción y control) y 2) en el volumen y concentración de néctar tomado de un grupo de flores por cada tratamiento. A continuación se detallan.

Para determinar si *Bouvardia* responde al robo de néctar con una sobreproducción del volumen de néctar y/o del azúcar contenido, del 14 de Junio al 10 de Agosto del 2009 (desde el inicio hasta el final de la floración), se eligieron al azar y marcaron nueve plantas por morfo (N=18), distribuidas en nuestro sitio de estudio. Las plantas seleccionadas se subdividieron a su vez en tres grupos de tres plantas por morfo (N=9). Cada grupo de tres plantas fue sometido a un tratamiento distinto, los cuales simulaban condiciones en que las plantas estuvieran o no sometidas al robo del néctar, de la siguiente forma:

- (1) **Grupo sin remoción de néctar.** A este grupo de plantas se les cubrió totalmente con maya de tul durante todo su periodo de floración y fue untada con tanglefoot (macilla viscosa) en cada uno de los pedicelos de todas sus flores y tallos para evitar que cualquier visitante rastrero pudiera llegar a ellas y consumir su néctar.
- (2) **Grupo con remoción de néctar.** A este grupo de plantas no se le excluyó de ninguna forma y se le extrajo el néctar de todas sus flores tres veces por día (07:00, 12:00 y 16.00hrs) durante todo su periodo de floración. Las extracciones fueron realizadas con capilares de 5 μ l y de forma tal que las flores no recibieran daño por esta acción.
- (3) **Grupo control.** Este grupo de plantas no recibió exclusión ni tampoco extracción de néctar.

Posteriormente, una vez establecidos y debidamente marcados cada uno de los grupos de plantas experimentales (tres grupos por morfo), en cada uno de ellos se eligieron a su vez grupos de cinco flores por planta por morfo (N=90) con el objetivo de contrastar el posible efecto de la extracción de néctar entre los tres diferentes grupos en su producción de néctar. Con esto, si el robo de néctar promueve una compensación en la producción de

néctar, entonces las flores de las plantas cuya extracción es constante (simulando robo), deberían presentar los mayores volúmenes colectados. Para ello, las flores de cada planta experimental perteneciente a cada grupo se eligieron aleatoriamente en botón a punto de abrir, se marcaron y cubrieron con bolsas de tul para evitar la llegada de visitantes que pudieran extraer el néctar. Al siguiente día, ya abiertas las flores, se procedió a medir la concentración y volumen de néctar con capilares de 5 μ l, además de también medir la concentración de azúcar con un refractómetro portátil (American optical 10431, Buffalo, Newyork, USA; rango de concentración 0° - 50° escala BRIX), de la siguiente forma para cada grupo:

(a) ***Conjunto de flores del grupo sin remoción de néctar.*** A las flores elegidas en cada uno de los dos morfos correspondientes a este grupo se les midió el volumen y concentración de néctar acumulado de tres días, tiempo que correspondiente al pico de maduración de la flor y posteriormente se polinizaron manualmente.

(b) ***Conjunto de flores del grupo con remoción de néctar.*** A cada una de las flores elegidas de este grupo se les midió la concentración y volumen una vez por día (0900- 1300 hrs), durante tres días y posteriormente fueron polinizadas manualmente. A pesar de que las plantas correspondientes a este grupo no fueron cubiertas con tul, las flores elegidas si permanecieron cubiertas para evitar que el néctar fuera alterado por visitantes florales.

(c) ***Conjunto de flores del grupo control.*** A las flores que se eligieron en plantas correspondientes a este grupo se les midió diariamente el volumen y concentración de néctar durante tres días consecutivos y posteriormente se polinizaron manualmente,

siguiendo el mismo procedimiento que el grupo anterior e igualmente solo fueron cubiertas con tul las flores utilizadas para las mediciones.

Los tratamientos a, b y c fueron repetidos en dos ocasiones, al principio (del 14 al 18 de Junio) y final de la floración (del 6 al 10 de Agosto), y todas las mediciones realizadas se llevaron a cabo utilizando micropipetas de 5µl, para el volumen, y un refractómetro portátil para la concentración de néctar. Asimismo, el resto de las flores de todos los grupos que no se utilizaron para las mediciones fueron polinizadas manualmente y de forma continua para evitar posibles efectos de limitación de polinización. Para todas estas polinizaciones se utilizó un pincel y se colectó el polen de flores del morfo opuesto y de un solo individuo por morfo, a manera de controlar posibles efectos genéticos.

Al final de cada uno de los tratamientos y de la temporada de floración, todos los frutos obtenidos de todas las flores de las plantas utilizadas en todos los tratamientos se colectaron y el número de semillas fue cuantificado.

Evaluación de la compensación de flores

Para probar experimentalmente si existe una relación entre el nivel de robo soportado por las plantas de *Bouvardia* y su producción de flores total, en todas las plantas experimentales se cuantificó el número de flores abiertas una vez por semana (temporada Junio–Agosto 2009).

Análisis Estadísticos

La producción de néctar y concentración de azúcar por flores de plantas con o sin remoción a lo largo del tiempo del experimento (inicio y final de la temporada) fueron analizados con ANDEVAs de medidas repetidas. En el modelo, el tratamiento (con remoción, sin remoción y control) fue tratado como efecto fijo, al igual que el morfo floral al que pertenecían las plantas utilizadas (Pin o Thrum). Los volúmenes y concentración cuantificados al inicio y final de la temporada fueron las medidas repetidas.

Asimismo, los resultados obtenidos a partir de los conteos (14 lo largo del estudio) de flores producidas por las plantas sometidas a cada uno de los tratamientos se compararon respectivamente a través de un ANDEVA de medidas repetidas. Nuevamente, en el modelo, el tratamiento y el morfo de la planta fueron tratados como efectos fijos, y el número de flores cuantificadas en cada uno de los conteos fueron las medidas repetidas. Por último, el número de semillas cuantificadas a partir de los frutos colectados al final del estudio, para cada una de las plantas sometidas a los distintos tratamientos, fue evaluado a través de un ANDEVA de dos factores. En este modelo, nuevamente tratamiento y morfo fueron tratados como efectos fijos y el número de semillas cuantificado fue la variable de respuesta. Pruebas post hoc fueron realizadas para examinar diferencias entre morfos y grupos de plantas sometidas a diferentes tratamientos con respecto a todas las variables de respuesta utilizadas en el estudio (Zar 1999).

V. Resultados

Visitantes ilegítimos

Se registraron y colectaron ocho organismos, correspondientes a ocho familias y cinco ordenes, de visitantes ilegítimos asociados a florales de *Bouvardia*, (Cuadro 1). Estos organismos también se categorizaron por la conducta de robo de néctar observada según Inouye (1980, 1983), a excepción del grupo de coleópteros, que a pesar de su gran abundancia y aparente estrecha asociación con las flores no se pudo evidenciar que se alimentara de néctar.

Cuadro 1. Grupos de organismos asociados a las flores de *Bouvardia ternifolia* y su conducta de robo observada.

Clase	Orden	Suborden	Superfamilia	familia	Subfamilia	Conducta de robo	# Foto (Figura 1)
Insecta	Hemíptera	Heteróptera	Cimicomorpha	Reduviidae		<i>Nectar robbing primario</i>	1
	Himenóptera	Apocrita	Apoidea	Apidae	Bombinae	<i>nectar robbing primario</i>	2 y 3
				Sphécidae		<i>Nectar robbing secundario</i>	4
			Formicoidea	Formicidae		<i>Nectar theft</i>	
	Lepidóptera	Ditrysia	Papilionoidea	Pieridae		<i>Nectar theft</i>	5 y 6
				papilionidae		<i>Nectar theft</i>	
Coleóptera	Polyphaga	Chrysomeloidea	Chrysomelidae		<i>No se confirmo</i>	7 y 8	
Arachnida	Ácari	Mesostigmáta		Ascidae		<i>Nectar theft</i>	



Figura1. Organismos observados en *Bouvardia ternifolia*, pertenecientes a las siguientes familias: (1) Reduviidae, (2 y 3) Apidae, (4) Sphesidae, (5 y 6) Pieridae y (7 y 8) Chrysomelidae.

Compensación de néctar

Los resultados obtenidos demostraron que existen diferencias significativas en la producción de volumen de néctar entre morfos ($F=33,446$, $g.l.=1$, $P=0,0001$), entre tratamientos ($F=34,324$, $g.l.=2$, $P=0,0001$) y en la interacción morfo por tratamiento ($F=3,238$, $g.l.=2$, $P=0,0442$) (Cuadro 2). De esta manera, independientemente del tratamiento aplicado, las flores del morfo pin presentaron una mayor producción de néctar (Figura 2). Asimismo, independientemente del morfo, las plantas con tratamiento control fueron quienes presentaron una menor producción de néctar (Figura 2). La significancia de la interacción demostró que las flores sometidas a extracción constante producen tanto néctar como aquellas sometidas a exclusión y cuyo néctar se acumuló por 3 días, y que ambos tratamientos difieren del poco volumen cosechado en flores con extracción natural (Figura 2).

Los volúmenes de néctar cuantificados al inicio y final de la temporada de la floración, independientemente del morfo y tratamiento aplicado, indicaron ser mayores al final de la floración ($F=3324,5536$, $g.l.=1$, $P=0,0001$). La interacción del factor temporada con morfo fue significativa, producto de los mayores volúmenes cuantificados en el morfo pin al final de la floración ($F=27,857$, $g.l.=1$, $P=0,0001$). Asimismo, se cuantificó un mayor volumen en los tratamientos de remoción cuando fueron aplicados al final de la floración ($F=7,884$, $g.l.=2$, $P=0,0007$) (Cuadro 2; Figura 3 y 4). Finalmente, no se observaron diferencias significativas en la interacción temporada \times tratamiento \times morfo ($F=0,574$, $g.l.=2$, $P=0,5655$).

Cuadro 2. Resultados del ANDEVA de medias repetidas para (A) los volúmenes obtenidos de néctar por morfo, tratamiento y su interacción, además de sus variaciones entre temporadas. (B) Concentraciones obtenidas por morfo, tratamiento y su interacción, además de sus variaciones entre temporadas. En negritas se observan los valores $P < 0.05$.

Fuente	g. l	F	P
A) volumen			
Variación entre plantas			
Morfo	1	33,446	0,0001
Tratamiento	2	34,324	0,0001
Morfo*Tratamiento	2	3,238	0,0442
Variación dentro de las plantas			
Temporadas	1	3324,5536	0,0001
Temporadas*morfo	1	27,857	0,0001
Temporadas*Tratamiento	2	7,884	0,0007
Temporadas*Tratamiento*Morfo	2	0,574	0,5655
B) Concentración			
Variación entre plantas			
Morfo	1	0,205	0,6518
Tratamiento	2	229,817	0,0001
Morfo *Tratamiento	2	0,184	0,8325
Variación dentro de las plantas			
Temporada	1	23287,170	0,0001
Temporadas*Morfo	1	0,002	0,9658
Temporadas*Tratamiento	2	100,641	0,0001
Temporada*Tratamiento*Morfo	2	0,033	0,9676

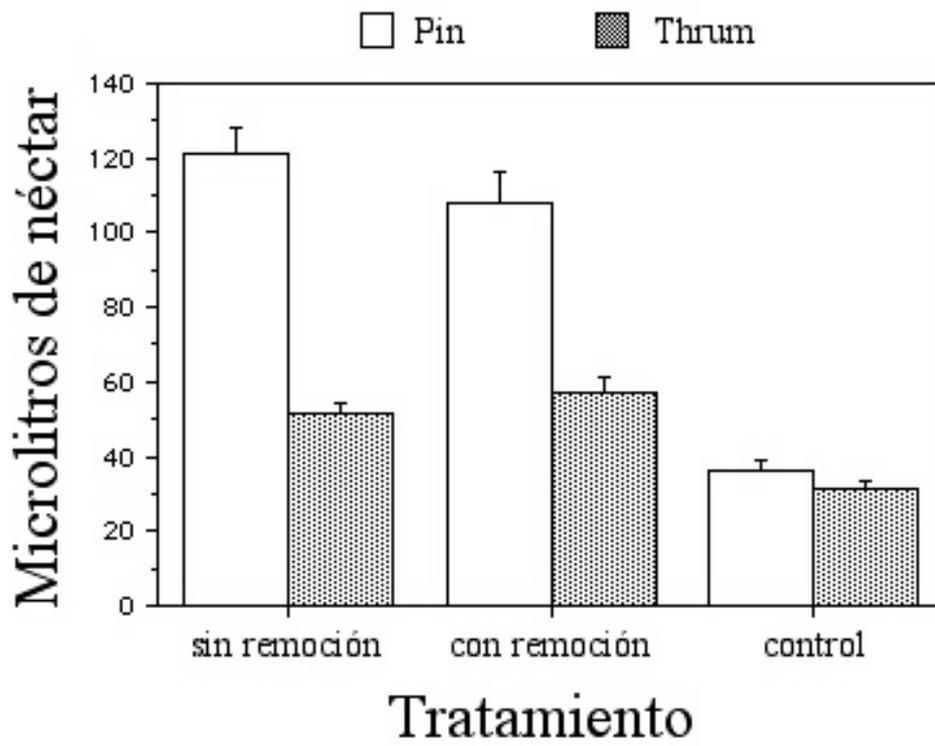


Figura 2. Variación en los volúmenes de néctar (microlitros) producidos por morfo por tratamiento en *Bouvardia ternifolia*.

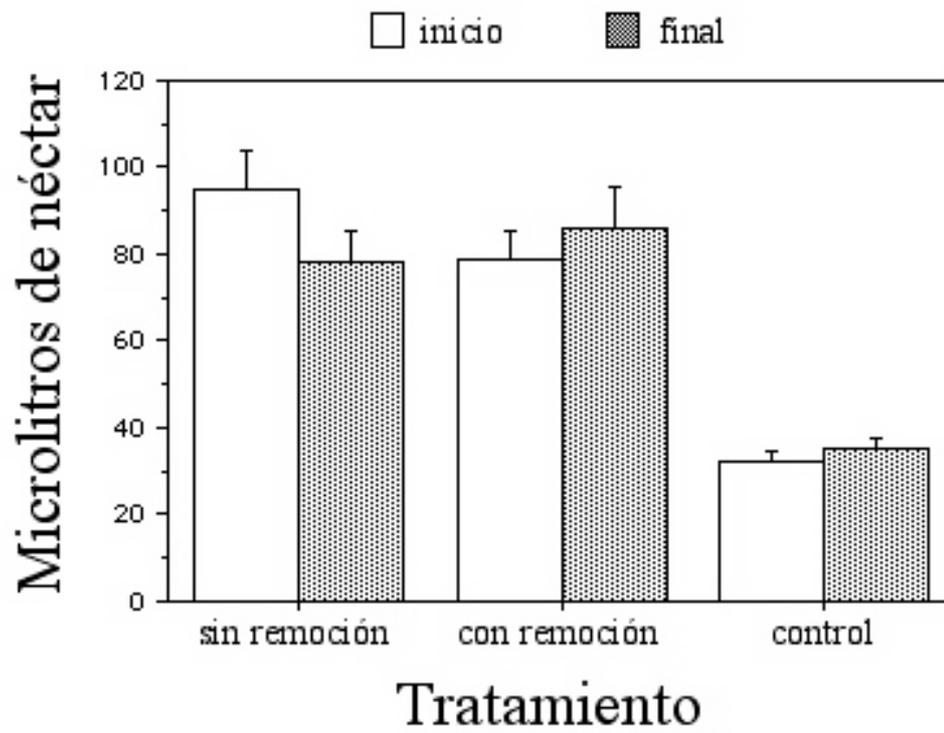


Figura 3. Variación en el volumen de néctar (microlitros) producidos en *Bouvardia ternifolia* en función del tratamiento y el inicio y final de la temporada de floración en *Bouvardia ternifolia*.

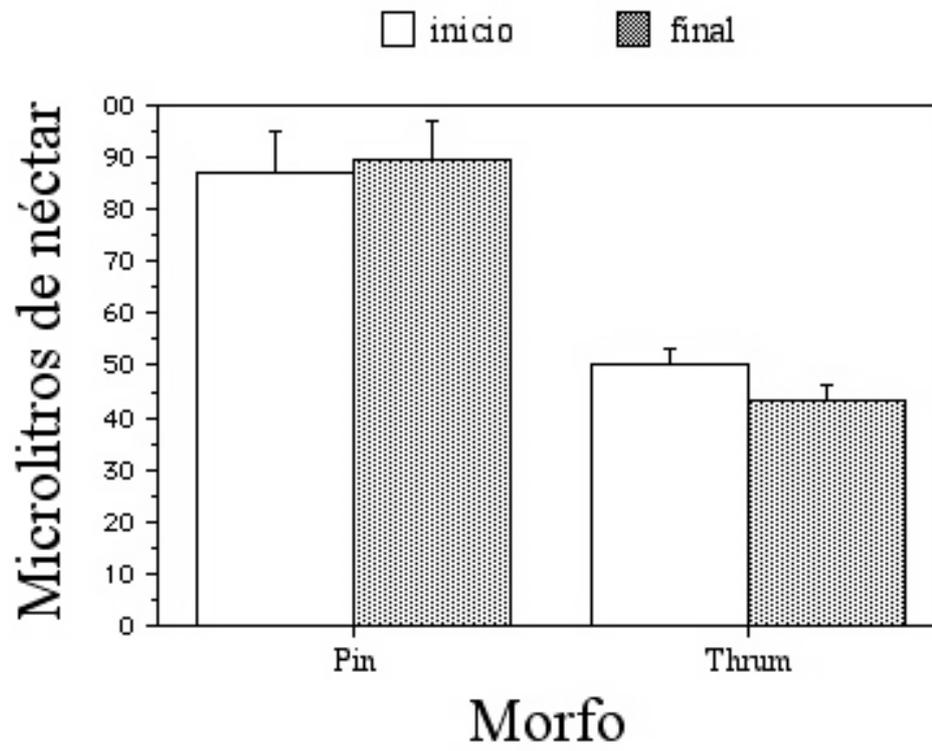


Figura 4. Variación en los volúmenes de néctar producidos por *Bouvardia ternifolia* en función del inicio y final de la temporada de floración.

El análisis de las concentraciones de néctar cuantificadas durante el estudio demostró que independientemente del tratamiento recibido, las plantas de ambos morfos presentan concentraciones de azúcar similares ($F=0,205$, $g.l.=1$, $P=0,6518$), y ambos morfos mantienen este patrón al aplicarles los tratamientos experimentales ($F=0,184$, $g.l.=2$, $P=0,8325$). Sin embargo, las flores de los dos morfos que fueron sometidas a remoción constante de néctar presentaron los mayores valores de concentración de azúcar ($F=229,817$, $g.l.=2$, $P=0,0001$) (Cuadro 2, Figura 5).

Los mayores valores de concentración, independientemente del morfo, fueron registrados al final de la temporada ($F=23287,170$, $g.l.=1$, $P=0,0001$), y particularmente para el tratamiento de remoción ($F=100,641$, $g.l.=2$, $P=0,0001$) (Cuadro 2, figura 6). Tanto la interacción temporada \times morfo ($F=0,002$, $g.l.=1$, $P=0,9658$), como la interacción temporada \times morfo \times tratamiento ($F=0,33$, $g.l.=2$, $P=0,9676$), no fueron estadísticamente significativas.

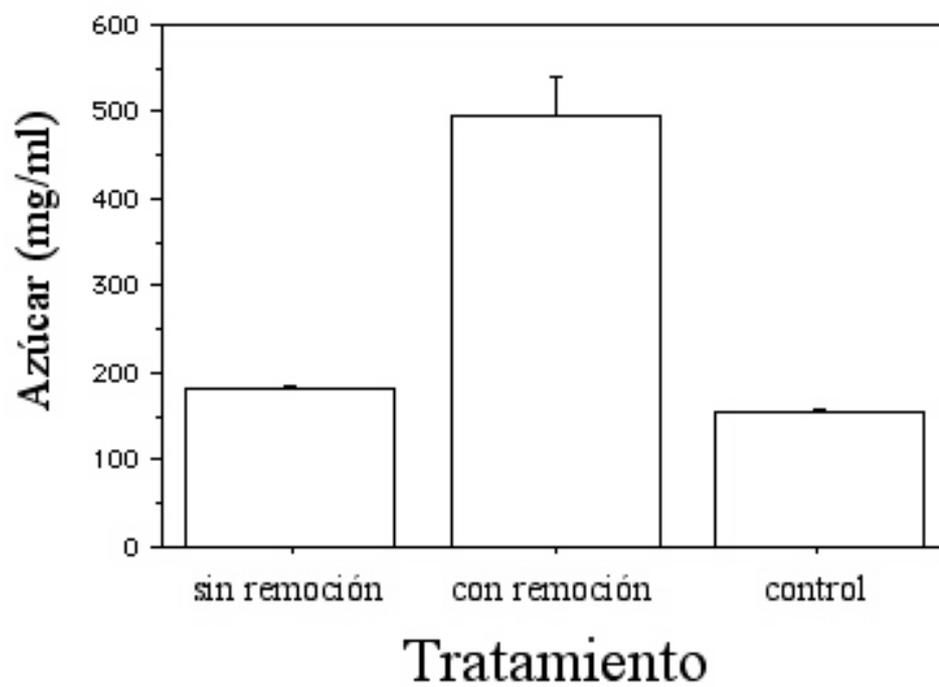


Figura 5. Distintas concentraciones de néctar (en mg de azúcar/ml) producidas por tratamiento en *Bouvardia ternifolia*.

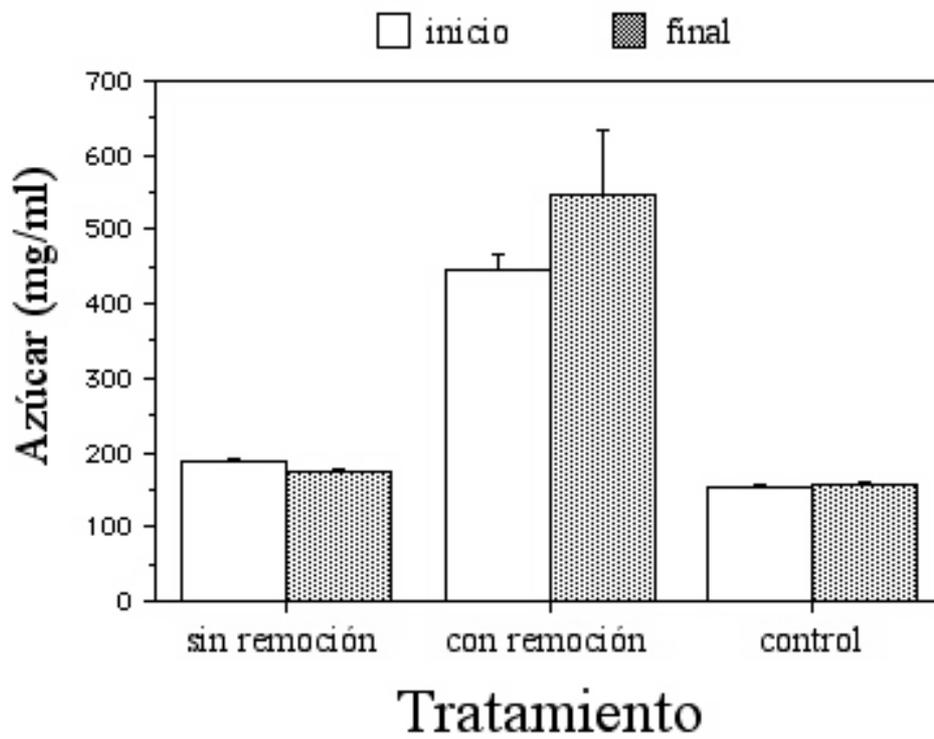


Figura 6. Variaciones en las concentraciones de néctar (en Mg de azúcar/ml) en función del tratamiento y el inicio y final de la temporada de floración en *Bouvardia ternifolia*..

Compensación de Flores

En análisis del número total de flores producidos a través de 14 conteos, a partir de la última semana del mes de mayo hasta la segunda semana del mes de agosto del 2009, sugiere que no hay diferencias significativas entre morfos ($F=1,428$, $g.l.=1$, $P=0,2552$), tratamientos ($F=0,072$, $g.l.=2$, $P=0,9308$), y su interacción ($F=0,104$, $g.l.=2$, $P=0,9019$). De igual forma no hubo diferencias significativas entre las interacciones conteos \times morfo ($F = 1,422$, $g.l.=14$, $P=0,1478$), conteos \times tratamiento ($F=0,718$, $g.l.=28$, $P=0,8483$), y conteo \times morfo \times tratamiento ($F=0,361$, $g.l.=28$, $P=0,9988$) (Cuadro 3, Figura 7). En cambio sí hubo diferencias significativas entre el número de flores cuantificado en cada uno de los conteos ($F=49,577$, $g.l.=14$, $P=0,0001$) (Figura 8).

Cuadro 3. Resultados para los 14 conteos de flores presentes en *Bouvardia ternifolia* a lo largo de su periodo de floración.

Variación	g. l	F	P
Variación entre plantas			
Morfo	1	1,428	0,2552
Tratamiento	2	0,072	0,9308
Morfo*Tratamiento	2	0,104	0,9019
Variación dentro de las plantas			
Conteos	14	49,577	0,0001
Conteos*morfo	14	1,422	0,1478
Conteos*tratamientos	28	0,718	0,8483
Conteos*Morfo*tratamiento	28	0,361	0,9988

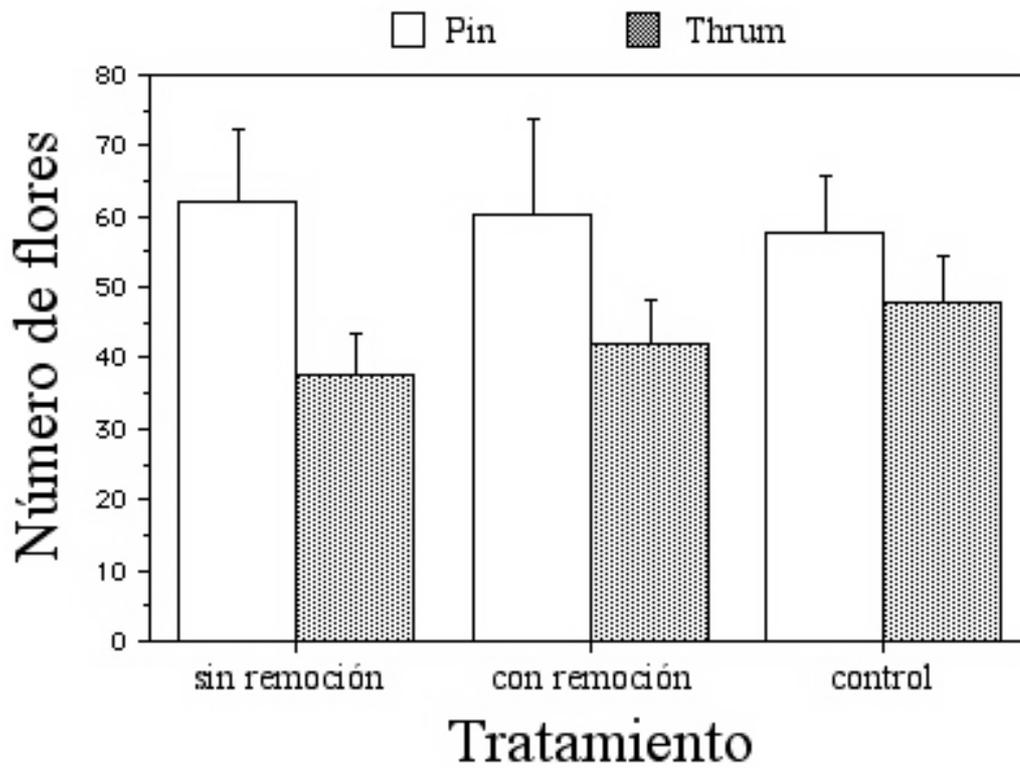


Figura 7. Variación en el número de flores producidas en ambos morfos de *Bouvardia ternifolia* en función de los distintos niveles de remoción de cada tratamiento.

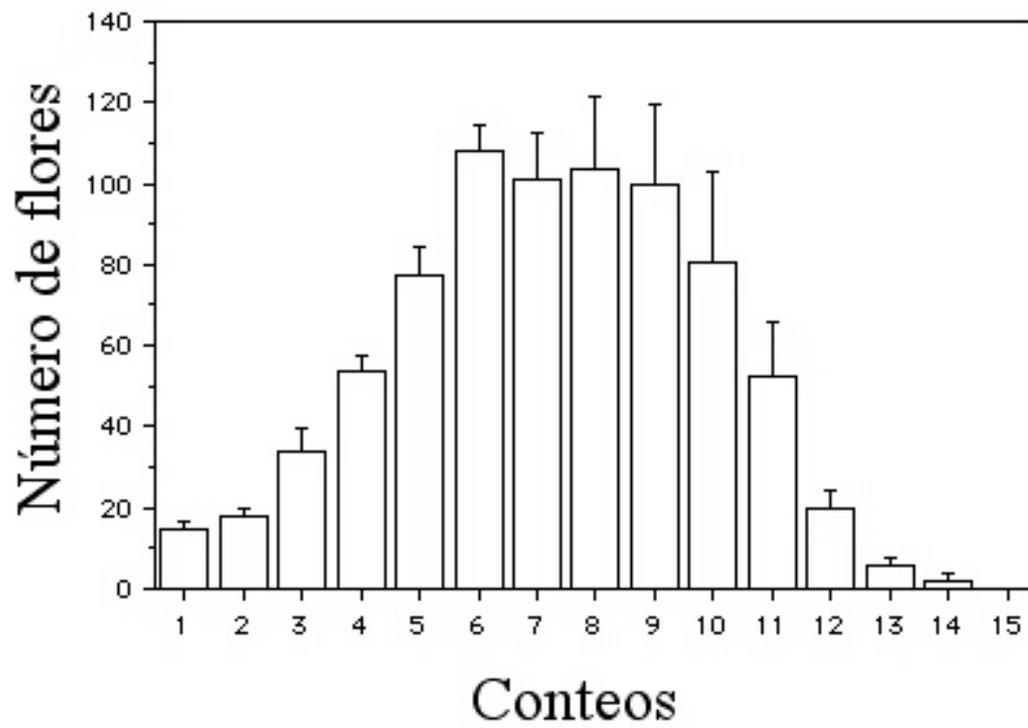


Figura 8. Variación en el número de flores producidas a lo largo de la floración de *Bouvardia ternifolia*.

Cuantificación del número de semillas producidas

El número de semillas cuantificado, independientemente del tratamiento aplicado, demostró que las plantas del morfo thrum producen más semillas que las del morfo pin ($F=4,543$, $g.l.=1$, $P=0,0346$). Asimismo, independientemente del morfo, las plantas con y sin remoción produjeron más semillas que las plantas del tratamiento control ($F=32,501$, $g.l.=2$, $P=0,0001$). Sin embargo, fueron las plantas del morfo thrum las que produjeron más semillas que las pin, particularmente en el tratamiento sin remoción y el control ($F=12,025$, $g.l.=2$, $P=0,0001$) (Cuadro 4, Figura 9).

Cuadro 4. Resultado de ANOVA de dos factores para el número de semillas obtenidas al final de la temporada de floración de *Bouvardia ternifolia*.

Fuente	g.l	F	P
Morfo	1	4,543	0,0346
Tratamiento	2	32,501	0,0001
Morfo*Tratamiento	2	12,025	0,0001

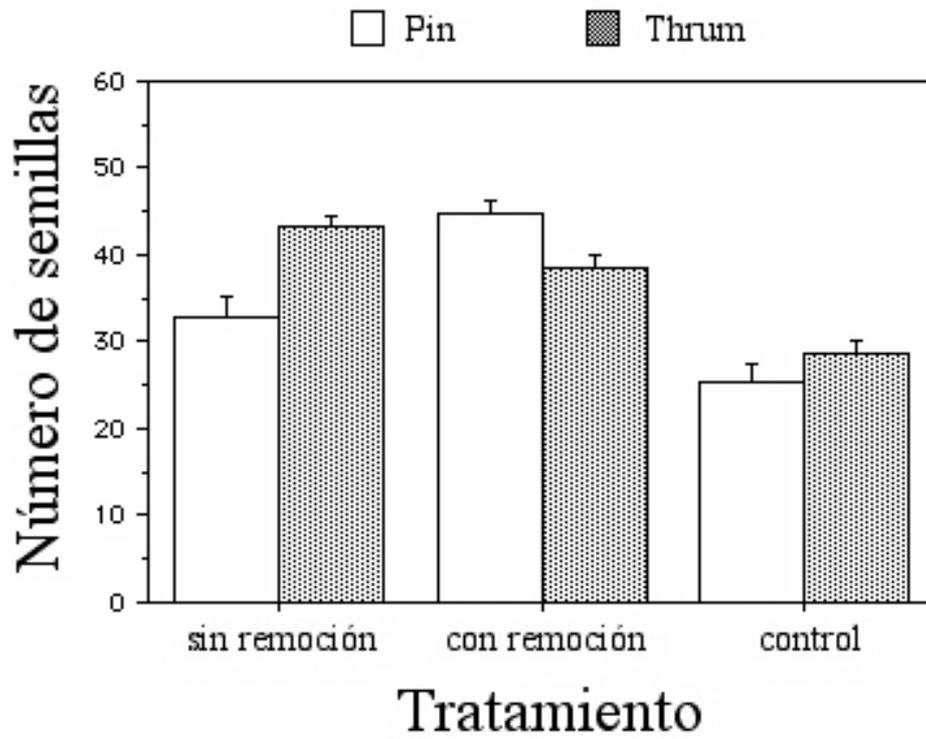


Figura 9. Número de semillas obtenidas a partir de los frutos producidos por las flores de *Bouvardia ternifolia* sometidas a diferentes tratamientos de remoción de néctar.

VI. Discusión

Es aceptado que los polinizadores intervienen directamente en la evolución de las características florales, como por ejemplo en su color y forma (Faegri y Van Der Pijl 1979, Lara y Ornelas 2001a). Sin embargo, organismos ajenos a la polinización y que visitan a las flores para explotar sus recompensas de forma ilegítima con resultados incluso negativos para las plantas, podrían estar interviniendo como agentes selectivos; pues al igual que sus polinizadores estos intervienen en características directamente relacionadas con su adecuación (Maloof e Inouye 2000), tales como la producción de flores y néctar.

Si bien *Bouvardia* interactúa simultáneamente con sus polinizadores y robadores de néctar alrededor de una característica directamente relacionada con su éxito reproductivo, como lo es la cantidad de néctar que produce en sus flores, la proporción costo-beneficio que tiene con su polinizador puede estar siendo alterada por el robo de néctar. Al causarse una disminución en los volúmenes de néctar, *Bouvardia* se ve obligada a aumentar éstos para compensar los perdidos por el robo y aun así tener el suficiente néctar para no romper su compromiso mutualista con su polinizador y, por consiguiente, poder disminuir el potencial daño en su adecuación. Por lo tanto, podemos deducir que la producción de néctar en *Bouvardia* es un rasgo que puede modificar en presencia de robo de néctar.

En este trabajo se encontró que *Bouvardia* tiene la capacidad de tolerar el robo de néctar, con lo cual potencialmente reduce los efectos negativos en su adecuación que pudiera tener en presencia de robadores de néctar. Se demostró que las flores sometidas a extracción constante de néctar producen tanto volumen como aquellas a las cuales se les sometió una exclusión y cuyo néctar se acumuló por tres días y a su vez ambos tratamientos

difierieron del control. Esta condición apoya nuestra hipótesis de que las plantas con robo sobreproducen el néctar de sus flores para minimizar los potenciales daños por la presencia del robo, mostrando así tolerancia, pues de igual forma los tratamientos con y sin remoción produjeron cantidades similares de semillas que el grupo sin remoción y estas a su vez fueron mayores al control (Figura 9). Sin embargo, en lo que respecta a la concentración de azúcar, las plantas pertenecientes al tratamiento con remoción tuvieron una mayor acumulación de azúcar mientras que el grupo control y el grupo sin remoción tuvieron cantidades de azúcar similares (Figura 5 y 6).

En este sentido, la mayoría de las plantas superiores tienen las mismas necesidades de recursos para poder satisfacer sus requerimientos vitales; tales como: reproducción, crecimiento y defensa. Sin embargo las plantas pueden variar en la forma de administrar estos recursos (Bazzaz *et al.* 1987). Si bien tenemos que en un sentido evolutivo la asignación de recursos está dada por un equilibrio entre la fecundidad frente a la probabilidad de supervivencia y los efectos de estos en su adecuación. En un sentido ecológico, el cual tiene bases fisiológicas, la asignación de recursos incluye la relación existente en la inversión de una función sobre otra, tales como las existentes entre el crecimiento y la defensa (Bazzaz *et al.* 1987). Ahora bien, si tenemos que una planta pierde este último equilibrio de algún modo (ya sea por carencia de un recurso limitante o por la descompensación energética causada por un enemigo), esta cuenta con una serie de mecanismos que compensan este equilibrio, como lo es la movilización de recursos de reserva (Strauss y Agrawal 1999, Bazzaz *et al.* 1987).

Posiblemente los resultados observados en el grupo de plantas control es lo que *Bouvardia* obtiene con un robo de néctar dado (el que recibe de forma natural) y una

polinización constante (dada por polinizaciones manuales periódicas), mientras que en el grupo de plantas con robo de néctar estas se ven obligadas a movilizar energía de reserva o a aumentar su tasa fotosintética para producir los suficientes recursos necesarios para compensar el robo de néctar y de este modo no tener pérdidas en su adecuación. Pues bien es sabido que el néctar tiene un costo para las plantas y que en algunas ocasiones son capaces de movilizar recursos en época reproductiva para producir néctar después de haberles causado un daño, tal y como lo demostraron Pyke (1991) y Southwick (1984).

Asimismo, si una planta no cuenta con limitaciones (como por ejemplo luz) y tiene un desbalance en un recurso, esto puede acarrearla a la sobreproducción de dicho recurso; como el que ocurre en algunas plantas que utilizan químicos para evitar ser herborizadas, las cuales al tener un desequilibrio en un recurso necesario para el crecimiento, estas a su vez desvían los excesos de este recursos para la producción de sustancias de defensa (Bazzaz *et al.* 1987).

Si bien los resultados encontrados de forma global en *Bouvardia* e individual por morfo por tratamiento fueron significativos, los resultados entre morfos por si solos variaban, siendo el morfo pin quien aparentemente tiene una mayor capacidad de respuesta que el morfo thrum (figura 2). Estas diferencias entre morfos coinciden con trabajos previos hechos con *Bouvardia* en la misma localidad (i.e. Hernandez 2006, Salinas 2007, Torres 2007, Torres *et al.* 2008).

Por otra parte, en lo que respecta a la sobreproducción de flores, como un rasgo que se modifique para compensar el daño por robadores de néctar, no se obtuvieron resultados

significativos; concluyendo que este no es un rasgo que aparentemente se modifique ante el robo en *Bouvardia ternifolia*.

Los resultados obtenidos en el trabajo previo hecho por Irwin y colaboradores (2008), en el cual nos basamos para realizar el presente estudio, se encontró que, a diferencia del presente, las altas cantidades de néctar en flores de *Polemonium viscosum* e *Ipomopsis aggregata* no causa un efecto de tolerancia, si no que aumenta la presencia de ladrones de néctar en sus flores. Sin embargo, y de forma contraria a nuestros resultados obtenidos en *Bouvardia*, ambas especies de plantas tuvieron la capacidad de compensar el daño por robo de néctar aumentando la producción de flores. Las diferencias encontradas entre esos resultados y los obtenidos en nuestro estudio, nos pueden sugerir que existen estrategias distintas de tolerancia y que la respuesta pudiera depender de la abundancia de los robadores de néctar, así como la de los polinizadores y de su eficacia, de la historia de vida de las plantas y de la fisiología propia de cada especie. Ambos trabajos nos permiten constatar que plantas sometidas comúnmente al robo de néctar pueden estar activando un mecanismo que sobrecompensa una característica floral para reducir o nulificar el daño producto del robo de néctar, característica directamente ligada a la reproducción de las plantas, como lo son el néctar y flores. De esta forma, podemos ahora tener una idea de que características son la clave en la tolerancia hacia el robo de néctar y que, tal y como lo propusieron Irwin y colaboradores, la tolerancia puede ocurrir en la interacción planta-robador de néctar.

Las diferencias encontradas entre estos trabajos pueden ser explicadas por la actividad de sus visitantes ilegítimos y el de sus polinizadores. En el trabajo de Irwin y colaboradores los ladrones de néctar siempre dejaban un sobrante de néctar suficiente para fomentar la

movilización de los polinizadores a un mayor número de flores. En cambio en *Bouvardia*, trabajos previos hechos en la misma localidad de “La Malinche” (Torres *et al.* 2008) constataron que los colibríes visitan en menor frecuencia flores que tienen cantidades de robo altas (menores cantidades de néctar). Estas dos condiciones, respectivamente, en cada uno de los trabajos posiblemente nos explican porque en el caso de *Polemonium viscosum* e *Ipomopsis aggregata* se selecciono que la respuesta a la tolerancia sea el sobreproducir número de flores y en *Bouvardia* que se produjera más volumen de néctar (como se probó en el presente trabajo). Asimismo, Torres *et al.* (2008) probaron que los polinizadores de *Bouvardia* reducían las visitas en flores con cantidades menores de néctar (más robadas). Todo esto conlleva a sugerir que procesos de Selección Natural hayan promovido esta capacidad de *Bouvardia* de sobrecompensar el néctar cuando hay robo de néctar intenso y no el producir más flores como es el caso de *Polemonium viscosum* e *Ipomopsis aggregata* las cuales producen más número de flores pues se fomenta la movilidad de sus polinizadores.

VII. Conclusión

1. *Bouvardia ternifolia* soporta una gran cantidad de grupos de animales que exhiben conducta de robo de néctar.
2. Al parecer *Bouvardia ternifolia* sobre compensa el néctar de sus flores cuando se les extrae el néctar durante un periodo largo, apoyando esta característica nuestra hipótesis de que el néctar es un rasgo que se modifica ante el robo.
3. A pesar de que las plantas de *Bouvardia ternifolia* correspondientes al tratamiento con remoción tuvieron una considerable pérdida de azúcar estas tuvieron la capacidad de producir aproximadamente el mismo número de semillas que las plantas que no tuvieron remoción.
4. Hubo diferencias inter morfos en la producción de néctar y al parecer el morfo pin muestra una capacidad mayor de reacción a sobreproducir néctar.
5. No hubo diferencias en la producción de flores en *Bouvardia ternifolia* lo cual nos dice que no es un rasgo que se modifique por la sobre extracción de néctar.
6. Las características florales presentes en una planta, como lo es su capacidad de producir néctar, deben de ser entendidas como el resultado, en parte, por la interacción con sus polinizadores, pero, también se deben de incluir la influencia de otros visitantes florales que potencialmente intervienen en estas, tales como los son los robadores de néctar u otros visitantes.

7. La diversidad de estrategias de tolerancia están más ampliamente documentadas en la literatura en sistemas planta-herbívoro y hospedero-parásito (Irwin *et al.* 2008), sin embargo en este trabajo demostramos que la tolerancia puede tomar otras formas; como la que ocurre en una planta ante el robo de néctar.

VIII. Referencias

- Arizmendi MC 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a Highland forest in Mexico. *Can. J. Zool.* 79:997-1006.
- Arizmendi MC, Domínguez CA y Dirzo R 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10: 119-127.
- Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley PD y Pitelka LF. Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience.* 37(1):58-67.
- Borror JD, Triplehorn CA y Johnson NF 1989. An introduction to the study of insects. Sexta edición. Saunders College Publishing. Philadelphia, Pennsylvania, E. U. A. Pp. 875.
- Borror JD y White ER 1970. An field guide to insects: America north of Mexico. The Peterson field guide series. Houghton Mifflin Company, E.U.A. Pp. 404.

- Brody AK y Mitchell RJ 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregate*. *Oecologia* 110:86-93.
- Díaz-Ojeda EV 1992. Informe del Parque Nacional La Malinche. Jefatura del Programa Forestal de Tlaxcala. Gobierno del Estado. Tlaxcala, Tlaxcala.
- Faegri K y Van Der Pijl L 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. 244Pp.
- Faivre AE 2000. Ontogenetic differences in heterostylous plant and implications for development from a herkogamous ancestor. *Evolution* 54:847-858.
- Hernandez GA 2006. Colibríes y la especialización sexual en el arbusto distílico *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae). Tesis de licenciatura. UNAM, Facultad de ciencias. México, D. F.
- Inouye DW 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology*. 61:1251-1253.
- Inouye DW 1983. The ecology of nectar robbing. En: The biology of nectarines. Bentley B y Elias T (eds). Columbia University Press, New York, pp 153–173.
- Irwin RE y Brody AK 2000. Consequences of nectar robbing for realized male function in a hummingbird-pollinated plant. *Ecology*. 81(9): 2637-2643.
- Irwin RE, Brody AK y Waser NM 2001. The impact of floral larceny on individuals, population and communities. *Oecologia* 129:161-168.
- Irwin RE, Lynn SA y Brody AK 2004. The dual role of floral traits: Pollinator attraction and plant defense. *Ecology*. 85(6):1503-1513.

- Irwin RE, Galen C, Rabenold JJ, Kaczorowski R y McCutcheon ML 2008. Mechanisms of tolerance to floral larceny in two wildflower species. *Ecology*. 89(11): 3093-3104.
- Lara C 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in México. *Ecoscience* 13:23-29.
- Lara C y Ornelas JF. 2001a. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbirds visiting three plant species. *Oecologia* 128:263-273.
- Lara C y Ornelas JF. 2001b. Nectar “theft” by hummingbird flowers mites and its consequences for seed set in *Moussonia deppeana*. *Functional Ecology* 15:78-84.
- Lara C y Ornelas JF 2002a. Effects of nectar theft by flower mites on hummingbird behavior and the reproductive success of their host plant, *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae). *Oikos* 96:470-480.
- Lara C y Ornelas JF 2002b. Flower mites and nectar production in six hummingbird-pollinated plants with contrasting flower longevities. *Canadian Journal of Botany* 80:1216-1229.
- Lara C y Ornelas JF 2003. Hummingbirds as vectors of fungal spores in *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae): taking advantage of a mutualism? *Am. J. of Bot.* 90(2): 262-269.
- Maloof JE y Inouye DW 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81, 2651–2661.
- Navarro L 2000. Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *Vulgaris* (Fabaceae): nectar robbers and pollinators. *Am. J. Bot.* 87: 980-985.

- Pyke GH 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature*. 350:58-59.
- Roy BA y Kirchner JW 2000. Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution* 54:51-63.
- Salinas EL 2007. Robo de néctar y sus efectos en la interacción entre colibríes y *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae): pruebas experimentales. Tesis de licenciatura. UNAM, Facultad de Ciencias. México, D. F.
- Southwick EE 1984. Photosynthate allocation to floral nectar a neglected energy investment. *Ecology*. 65(6):1775-1779.
- Strauss SY y Agrawal AA 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Tree* 14:179-185.
- Strauss SY y Irwin RE 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interaction. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 435-466.
- Strauss SY, Rudgers JA, Lau JA y Irwin RE 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *TRENDS in Ecology and Evolution* 17(6): 278-285.
- Torres DI 2007. Efecto de la herbivoría en la interacción entre colibríes y el arbusto distílico *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae): Experimentos de campo en La Malinche, Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. UNAM, Facultad de Ciencias. México, D. F.
- Torres DI, Salinas EL y Lara C 2008. Antagonist and their effects in a hummingbird-plant interaction: Field experiments. *Ecoscience* 15(1): 65-72.
- Zar JH 1999. *Biostatistical Analysis*. Cuarta edición. Prentice Hall, Inc.