



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación intraindividual en las señales y recompensas  
que ofrece *P. horizontalis* a sus dispersores

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

BLANCA MEJIA ALVA



DIRECTOR DE TESIS:  
DRA. KARINA BOEGE PARÉ  
2011



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno	1. Datos del alumno
Apellido paterno	Mejia
Apellido materno	Alva
Nombre(s)	Blanca
Universidad Nacional Autónoma de México	Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias	Facultad de Ciencias
Carrera	Biología
Número de cuenta	301163307
2. Datos del tutor	2. Datos del tutor
Grado	Doctora
Nombre(s)	Karina
Apellido paterno	Boege
Apellido materno	Paré
3. Datos del sinodal 1	3. Datos del sinodal 1
Grado	Doctora
Nombre(s)	Guadalupe Judith
Apellido paterno	Márquez
Apellido materno	Guzmán
4. Datos del sinodal 2	4. Datos del sinodal 2
Grado	Doctora
Nombre(s)	Ellen
Apellido paterno	Andresen
Apellido materno	
5. Datos del sinodal 3	5. Datos del sinodal 3
Grado	Doctor
Nombre(s)	Carlos Rafael
Apellido paterno	Cordero
Apellido materno	Macedo
6. Datos del sinodal 4	6. Datos del sinodal 4
Grado	Doctor
Nombre(s)	Juan Enrique
Apellido paterno	Fornoni
Apellido materno	Agnelli
7. Datos del trabajo escrito	7 Datos del trabajo escrito
Título	Variación intraespecífica en las señales y recompensas que ofrece <i>Psychotria horizontalis</i> a sus dispersores
Número de páginas	44
Año	2011

## **Agradecimientos**

La presente tesis fue realizada como parte del proyecto IN221310, financiado por el programa PAPIIT de la UNAM.

A la Dra. Karina Boege Paré, por su calidad como persona, paciencia, asesoría y apoyo total en cualquier circunstancia académica y personal. Por toda la dedicación en todo el proceso de realización de este trabajo, desde el planteamiento del problema hasta los últimos detalles de edición. Por abrirme la puerta hacia la ecología evolutiva del bosque tropical.

A los sinodales de mi tesis, Dra. Guadalupe Judith Márquez, Dra. Ellen Andresen, Dra. Karina Boege Paré, Dr. Carlos Cordero, Dr Juan Fornoni, por su apoyo, tiempo y comentarios que enriquecieron esta tesis.

A Mariana Abarca por presentarme, enseñarme y acompañarme en el descubrimiento de la selva tropical. Por compartir conmigo alegrías, tristezas y una gran amistad.

A la Dra. Katherine Renton por su gran ayuda en la identificación de aves y sus valiosos consejos de campo.

A Santiago Benítez-Vieyra, por su valiosa ayuda en el planteamiento y elaboración de los análisis estadísticos.

A Rubén Pérez Ishiwara por todo el apoyo logístico que me ha brindado, específicamente con la organización de las salidas a campo, la administración del material y la ayuda en el laboratorio.

A Mariana Abarca, Itzel Ponce, Francisco Trinidad, Hugo Siliceo, e Ivan Rufino por su apoyo durante el arduo trabajo de campo, y su agradable compañía.

A Antonio López y Michelle Ramos por todas las experiencias maravillosas dentro de la selva y por compartir conmigo en la estación de “Chamela”.

A “Pila” por la vida, ejemplo, amor y apoyo incondicional, Por creer en mi y aceptar lo que soy. A Gaby y Miguel por su amor de hermanos. A Francisco Mejia, por su apoyo moral incondicional. Para Alex y Mariana por inspirarme para la vida misma.

A Unath León por todo su apoyo, amor y complicidad en este largo camino del cual también a sido parte.

A todo el personal de le Estación de Biología Chamela (UNAM) por el apoyo en las múltiples necesidades que surgieron en los meses que duró el trabajo de campo.

A Sergio Ramos por dibujar los esquemas.

A mis compañeros y amigos que han influido de forma directa o indirecta durante mi formación académica y realización de este trabajo, especialmente: Jesus Villavisencio, Dr. Victor Chávez, Nikolay, Angélica, Verónica, Betsabe, Sofia, Xochitl, Yilotl, Miguel, Nora, Carlos, Luz, Etzel y Cindy.

*Para Pila, Alex y Mariana*

## Resumen

La inversión en recompensas para los dispersores representa un gasto energético para las plantas. Algunas presiones ecológicas como la folivoría pueden incrementar este costo al modificar los recursos disponibles para producir cierto número de frutos, lo que influye sobre la decisión de forrajeo de los dispersores. En este trabajo se proponen dos mecanismos mediante los cuales las plantas pueden reducir dichos costos: la variación intraindividual en la inversión de azúcar, y una baja asociación entre la señal detectada por los dispersores y la cantidad de recompensa ofrecida. El vigor de la planta se asoció positivamente con la producción de frutos; el despliegue frutal se presentó como primera señal ofrecida a los dispersores, reflejando abundantes recursos alimenticios. *P. horizontalis* mostró una tendencia en donde las plantas con mayor variación intraindividual en la concentración de azúcar y mayor deshonestidad en el acoplamiento de la señal y la recompensa tuvieron mayor adecuación logrando engañar a los dispersores en la selección de frutos y obteniendo el beneficio de la dispersión. La efectividad de estos mecanismos de engaño, sin embargo fue modificada por el daño foliar ocasionado por herbívoros, ya que las plantas con más daño presentaron una mayor tendencia hacia estas estrategias de engaño en la dispersión. Estas estrategias de engaño permiten a las plantas reducir los costos de la interacción y seguir gozando de los beneficios de la misma.

**Palabras clave:** dispersión de semillas, interacción planta – animal, recompensa, honestidad.

## Contenido

I.	Introducción.....	1
	Estructuras vegetales asociadas a la dispersión.....	2
	Evasión del costo a favor del beneficio.....	2
	a) Variación intraindividual en la recompensa.....	3
	b) Desacople entre la señal y la recompensa.....	3
	Reacción de los animales ante las estrategias de trampa.....	4
II.	Métodos.....	5
	Procedimientos de campo.....	7
	Censos de remoción de frutos.....	7
	Colecta de frutos y contenido de azúcar.....	8
	Observaciones de aves.....	9
	Herbivoría.....	9
	Análisis estadísticos.....	10
	a) Las variación intraindividual en el contenido de azúcar de los frutos.....	10
	b) Deshonestidad (desacople entre la señal y la recompensa) en la expresión de la señal en relación con la recompensa de los frutos de <i>P. horizontalis</i> .....	10
	c) Efecto de la folivoría sobre la dispersión de frutos de <i>P. horizontalis</i> .....	11
	d) Destino frutal de los frutos.....	11
	e) Análisis de selección.....	12
III.	Resultados.....	13
	a) Descripción general de los costos que enfrenta <i>P. horizontalis</i> en la dispersión.....	13



b)	Efecto de la herbivoría sobre el costo de atributos de recompensa y la dispersión de semillas de <i>P. horizontalis</i> .....	18
c)	Influencia de la variación intraindividual (CV azúcar g) en la recompensa frutal, sobre los componentes de adecuación y dispersión de frutos de <i>P. horizontalis</i> .....	20
d)	Efecto del desacople entre la señal y la recompensa (honestidad) sobre la dispersión de frutos.....	22
IV Discusión.....		25
Efecto de la herbivoría sobre la dispersión de frutos.....		26
Evasión del costo a favor de la recompensa.....		27
a)	La variación intraindividual.....	27
b)	Efecto de la deshonestidad sobre la dispersión de frutos de <i>P. horizontalis</i> .....	28
V Referencias.....		30

## **Introducción**

Los mutualismos son interacciones de explotación mutua en la que ambas partes son seleccionadas para sacar el máximo provecho de su contraparte al menor costo posible.

La dispersión es una interacción mutualista en la que las plantas son trasladadas como semillas desde el entorno de los padres hasta un área distante para establecerse.

Permitiendo a las plantas colonizar nuevas áreas, e incrementar las poblaciones locales (Herrera et al.2002). La dispersión de semillas permite a la descendencia alejarse del entorno de la planta madre y escapar de las sustancias químicas que esta con frecuencia produce, y que al incorporarse al suelo pueden inhibir la germinación (Solomon 1983).

En la dispersión de semillas por vertebrados un dispersor puede ser mutualista de algunas especies y de otras no. La evolución de muchos atributos de las plantas es el resultado de las interacciones con varios organismos, algunos mutualistas, otros antagonistas y en la mayoría de las ocasiones una mezcla de ambos (Broinsein 2001). Cada una de las interacciones tiene costos y/o beneficios que la planta solventa. De esta manera, la interacción de las interacciones, nos acerca más a un escenario real. Por ejemplo, los efectos de la herbivoría pueden reflejarse en la dispersión (Marquis 1992; Hladun & Adler 2009).

La folivoría reduce la cantidad de fotosintatos y nutrientes en la planta, y por lo tanto puede afectar la cantidad y calidad de los frutos. Esto, a su vez puede influir en la decisión de forrajeo de los dispersores. Aunque varios estudios han demostrado efectos negativos de la folivoría en rasgos de flores, frutos y semillas (Frazee & Marquis 1994; Aizen & Raffaele 1996; Strauss et al. 1996; Strauss et al. 2001), no hay ninguna investigación relacionada con el efecto de la herbivoría foliar sobre los atributos de dispersión de semillas y las consecuencias en la decisión de forrajeo de los dispersores.

### ***Estructuras vegetales asociadas a la dispersión***

Los *frutos* son el paquete de las semillas envueltas con tejidos nutritivos. En frutos del tipo ‘carnoso’, la semilla está cubierta de pulpa, la cual puede provenir de la cubierta de la semilla (como en las especies con semillas ariladas) o de estructuras florales como brácteas. La *pulpa* es la recompensa alimenticia proporcionada por las plantas a cambio del servicio de traslado de las semillas por parte de los animales. Las características nutricionales de la pulpa son un elemento importante en la interacción planta – dispersor. La pulpa se caracteriza por tener grandes cantidades de agua, carbohidratos, vitaminas, carotenoides, aminoácidos, minerales y bajas concentraciones de proteínas y lípidos (Izhaki 1998; Jordano 1988). Los estudios de la evolución en la interacción planta-dispersor otorgan gran importancia a las características nutricionales de la pulpa, ya que es una manifestación de las adaptaciones de las plantas relacionadas con los dispersores y el grado de especialización del mutualismo.

### ***Evasión del costo a favor del beneficio***

La inversión en recompensa para los polinizadores y dispersores representan un costo energético para las plantas (Pleasants & Chaplin, 1983; Southwick, 1984; Pyke, 1991; Ordano & Ornelas, 2005) y constituye una gran fuente de energía para muchas especies animales, principalmente en ambientes con limitación en la disponibilidad de alimento. Dado que la selección natural debería favorecer a los individuos que maximizan el beneficio que obtienen de la interacción, los mutualismos pueden ser invadidos por individuos tramposos, que obtienen los beneficios pero que no pagan los costos (Soberón – Maniero & Martínez del Río 1985) i. e. la evolución de las estrategias tramposas. La mayoría de los estudios que abordan las trampas en las plantas se han centrado generalmente en los sistemas de polinización (Dafni 1984; Schiestl 2005;

Renner 2006) y pocos son los estudios que han evaluado estrategias tramposas en la interacción de plantas con sus dispersores.

***a) Variación intraindividual en la recompensa***

El aumento de la variación en la cantidad o la calidad de los recursos que un individuo tramposo ofrece puede reducir los costos de la interacción. En el caso de la dispersión, si la variación en la cantidad/calidad de azúcar que ofrece una planta es muy alta, un dispersor encontraría algunos frutos con mucha recompensa energética y otros con poca, pero de manera impredecible. Bajo este mecanismo, la planta podría reducir la inversión total en azúcar sin que su dispersor lo pueda detectar. La variación en la cantidad y/o calidad de recursos que ofrece una planta puede promover la reducción total de su inversión en recompensas y aún así obtener un servicio si el interactuante es engañado y continúa ejerciendo su función mutualista. Los estudios donde se ha evaluado la magnitud de la varianza fenotípica (dentro y entre individuos) de los recursos que se ofrecen en las interacciones planta-polinizador han encontrado que esta variación es generalmente alta (Herrera & Soriguer 1983; Herrera et al. 2006). Esto se ha interpretado como una alta susceptibilidad de dichos atributos a los efectos del ambiente. Sin embargo, la variación intraindividual podría tener un componente adaptativo que puede mediar las interacciones bióticas en las que se intercambian recursos.

***b) Desacople entre la señal y la recompensa***

Las plantas tienen la posibilidad de reducir los costos de producción de recompensas al disminuir la covarianza intraindividual entre las señales y la recompensa, para así desinformar o, en otras palabras engañar a sus dispersores. En este caso, las plantas “tramposas” pueden ser caracterizadas como aquellas con bajos niveles de precisión de

las señal (es decir, baja asociación entre la señal y la recompensa) y una producción de recompensa reducida con respecto a la media de la población (Benites – Vieyra et al. 2010).

### ***Reacción de los animales ante las estrategias de trampa***

Las aves y mamíferos frugívoros y nectarívoros tienen tasas metabólicas relativamente altas que restringen sus necesidades energéticas (Bernard & Brown 1985). Bajo esta condición, un animal debe responder a las variaciones imprevistas en el valor energético de las recompensas de forma lábil. En el caso particular de la interacción planta-dispersor, los animales discriminan su comida ya que reconocen y responden a la abundancia y calidad de sus fuentes de alimentación, como se ha observado para las aves frugívoras (Sallabanks 1993). En cautiverio, las aves generalmente discriminan entre los frutos a partir del tamaño, la cantidad y el peso de las semillas, el contenido nutricional y propiedades químicas de la pulpa, incluyendo la concentración de lípidos y proteínas, composición de ácidos grasos, composición y concentración de azúcar, y la presencia de metabolitos secundarios y volátiles (Willson & Comet 1993; Avery et al. 1995; Giles & Lill 1999; Lepezyk et al. 2000; Stanley & Lill 2001; Pierce et al. 2004; Saxton et al. 2004).

Parece razonable esperar que en escenarios naturales con variación en las características de la fruta dentro de los arbustos o árboles, las aves frugívoras pudieran tener un comportamiento más selectivo dentro de las cosechas individuales de cada planta. Los objetivos de este trabajo fueron: *i*) describir los costos de la interacción de la planta *Psychotria horizontalis* con sus dispersores de semillas, *ii*) describir el efecto de la herbivoría sobre el costo de los atributos de dispersión, *iii*) describir la relación de la variación intra individual en la calidad de la recompensa (concentración de azúcar) y el

desacoplamiento entre la señal (tamaño) y la recompensa (azúcar) de los frutos de *P. horizontalis* sobre atributos de dispersión y adecuación de la planta.

## **Métodos**

*Sitio de estudio.* Este estudio se realizó en la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México en la región de Chamela, Jalisco, ubicada entre los 19° 29' y 19° 34'N y los 104° 04' O, en octubre del 2008 y octubre del 2009. La vegetación de esta región es predominantemente selva baja caducifolia, con la presencia de selva mediana a lo largo de las cañadas. En general, la selva baja constituye un bosque cuya altura oscila entre cinco y diez metros, aunque se observan notables variaciones en el dosel de diferentes localidades. Este tipo de vegetación determina la fisonomía de la mayor parte del paisaje y muy probablemente influye en muchos procesos biológicos y biogeoquímicos del ecosistema, y determina la disponibilidad de recursos (Durán et al. 2002). La característica más evidente en la vegetación de la selva baja es la pérdida de hojas en la mayoría de los árboles al término de la época de lluvias (Balvanera et al. 2002; Lott 2002; Bullock 1988). La precipitación promedio anual es de 788 mm (con una gran variación entre años) y el 80% ocurre entre junio y octubre (García-Oliva et al. 2002).

*Sistema de estudio.* *Psychotria horizontalis* es una especie de arbusto distílico con individuos entre 1 y 3 metros de alto, hojas elípticas u oblanceoladas (2.5 - 13.8 cm de largo y 0.7 - 5.8 cm de ancho), con unas venas secundarias que van de 5 a 8 pares pecioladas con estipulas triangulares. Tiene flores blancas (0.6 a 1.7 mm de largo) en panículas terminales y pediceladas, cáliz lobulado y corola blanca (Dominguez-Licona 2005). El periodo de floración comienza a principios de julio y termina a finales de agosto y la maduración de los frutos ocurre dos meses después de la producción de las

primeras flores y se extiende hasta octubre (Abarca 2007), con variaciones influenciadas por la estacionalidad del año. La distilia es un sistema sexual con dos morfotipos distinguibles en la flor. Ambos morfos son hermafroditas, pero difieren en las longitudes de las anteras y pistilo. El morfo con anteras largas y pistilo corto se conoce como *Thrum*, y el morfo con anteras cortas y pistilo largo se conoce como *Pin*.

Los frutos son drupas subesferoidales a elipsoidales. Son de textura lisa y su color varía dependiendo del grado de maduración (verde, amarillo, naranja, rojo hasta completar la maduración y llegar a un color púrpura), con un tamaño que va de 3.1 a 7.1 mm de largo y 1.9 a 5.2 mm de ancho (Domínguez-Licona 2005, Figura 1 A). En el año 2008 la maduración ocurrió a principios de octubre y los frutos fueron consumidos por los frugívoros entre octubre y principios de noviembre. Cada fruto tiene dos semillas de superficie rugosa (Figura 1 B), aunque algunas veces llegan a tener tres semillas. Las semillas son planoconvexas con cuatro, cinco ó seis costillas longitudinales de 3.2 a 4.1 mm de largo (Dominguez-Licona, 2005, Figura 1.C).

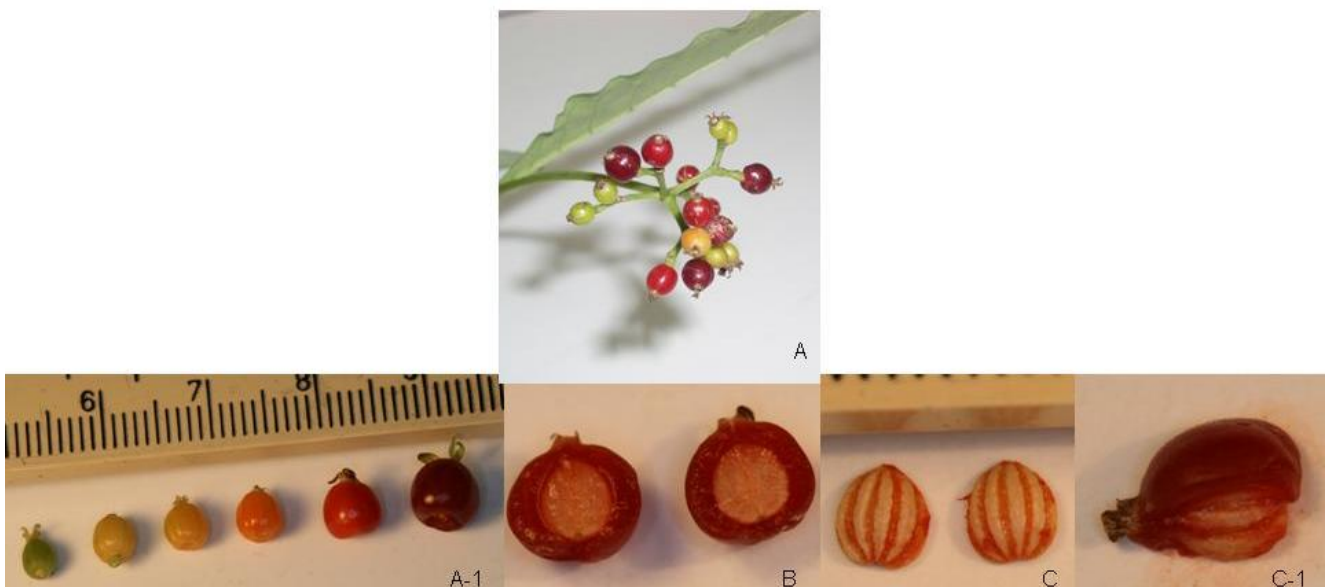








Figura 1. Cambios en los frutos durante su maduración (A. Infrutescencia, A-1 Maduración), y fisonomía de los frutos (B Frutos con la semilla expuesta, C, C-1 Fisonomía de las semillas).

### *Procedimientos de campo*

Se eligieron de manera aleatoria 37 árboles de *Psychotria horizontalis*, 20 del morfo *Pin* y 17 del morfo *Thrum*, en una zona de selva mediana dentro de la Estación de Biología. En cada individuo se contó el número de hojas como estimador del tamaño y vigor, así como las infrutescencias y frutos.

*Censos de remoción de frutos.* De forma sistemática se seleccionaron y marcaron 10 infrutescencias por cada planta, cuantificando el número de frutos de cada infrutescencia antes de su maduración. Entre el cinco de octubre y el quince de noviembre del 2008 se supervisaron las infrutescencias hasta la maduración de todos los frutos. Para determinar su destino se realizaron visitas cada dos días entre las 9:00 y 13:00 horas, en las cuales a cada fruto se le asignó algunas de las siguientes cuatro categorías: maduro, removido, dañado y depredado (Tabla 1). Es importante señalar que las categorías no son excluyentes; por ejemplo un fruto maduro pudo convertirse posteriormente en dispersado, dañado o depredado.

Tabla 1. Categorización de los frutos de *P. horizontalis*, según su destino final.

<b>Frutos Maduros</b>	<b>Frutos Dispersados</b>	<b>Frutos Dañados</b>	<b>Frutos Depredados</b>
Frutos más grandes, con epicarpio (piel) delgado y de color púrpura. 	Frutos removidos que dejaron una cicatriz púrpura en la base del pedicelo.  	Frutos que sufrieron un daño el cual no afectó las semillas.  	Frutos con daño irreparable en las semillas. 



### *Colecta de frutos y contenido de azúcar*

Primera colecta.- Del 7 de octubre al 14 de noviembre, se colectaron de manera aleatoria 33 *frutos maduros* fuera de las infrutescencias observadas por planta, dependiendo de la disponibilidad de éstos durante el periodo de dispersión. Cada fruto fue pesado con una balanza electrónica portátil. También se midió el largo y ancho con un calibrador electrónico (vernier), la concentración de azúcar en grados Brix, con un refractómetro, y se cuantificó el número y peso de sus semillas.

Segunda colecta.- Para poder relacionar los grados Brix con el contenido absoluto de azúcar de los frutos estudiados en la primera colecta, se colectaron aleatoriamente 125 frutos en octubre del 2009 para tomar las siguientes mediciones: peso fresco (pf), y seco (ps), largo, ancho 1, ancho 2 (Figura 2).

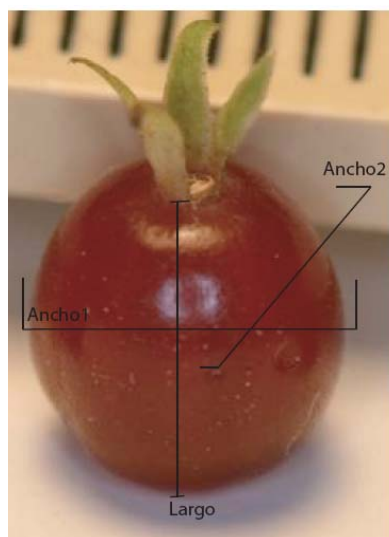


Figura 2. Mediciones en los frutos.

El contenido de agua (CA) de los frutos se determinó a partir de la diferencia entre el peso fresco y el peso seco ( $CA = \text{Peso fresco} - \text{Peso seco}$ ). Se pudo estimar la cantidad

de agua de los frutos a partir de sus dimensiones utilizando la siguiente ecuación:  $CA = 0.0221371 + 0.2630014 (L \times A)$ . Esta relación permitió estimar el contenido de agua de los frutos de la primera colecta a partir de las mediciones de su tamaño. Una solución de 25 °Bx tiene 25 g de azúcar en 100 g de líquido, por lo tanto, estimé la cantidad de azúcar (g) por fruto de las plantas experimentales a partir del volumen de agua estimado en cada fruto de la primera colecta. En el resto del texto, la inversión total de azúcar se refiere a esta cantidad.

### *Observaciones de aves*

Se realizaron observaciones de eventos de remoción de frutos en las plantas de estudio durante un total de treinta horas (cinco horas por día, entre las 8:00 y las 14:00) en tres sitios diferentes de la zona de estudio. Se seleccionó el sitio donde la planta más cercana se encontró a un metro de distancia del observador. Durante las observaciones se identificaron las especies que consumieron frutos de *P. horizontalis* utilizando una guía ornitológica (Howell and Webb 1995).

### *Herbivoría*

Después del último censo de remoción de frutos se colectaron 20 hojas de manera sistemática en cada uno de los sesenta individuos de ambos morfos. El largo, ancho y área (AF) de estas hojas fueron medidas con un medidor foliar portátil (Leaf Area Meter CL – 202). El área original de cada hoja (AT) fue estimada como  $AT = 0.056 + 0.59 (l \times a)$  (N = 99,  $R^2 = 0.99$ ,  $P < 0.0001$ ). Esta ecuación se obtuvo a partir de la relación entre el producto del largo por el ancho y el área foliar obtenida de una muestra de 100 hojas de distintos tamaños y sin ningún tipo de daño, colectadas aleatoriamente en plantas no experimentales de ambos morfos. El porcentaje de área foliar dañada (AD) por herbívoros fue calculada como  $\frac{(AT - AF) \times 100}{AF}$

### *Análisis estadísticos*

El tamaño de la planta (no. hojas) mostró una fuerte correlación positiva con algunas variables como el número de frutos de la producción total, el peso de las semillas y la inversión de azúcar (g) por semilla en los frutos. Para eliminar la variación de estas variables debido al tamaño de las plantas, se realizaron modelos lineales generalizados en los que se incluyó cada uno de los atributos como variable de respuesta y el número de hojas como variable independiente. Los residuales de dichos modelos fueron utilizados en los análisis que a continuación se describen para determinar el efecto de la variación intraindividual de la concentración de azúcar (g), el acoplamiento entre la señal y la recompensa (honestidad) y la folivoría sobre la producción de recompensas y el número de frutos

- a) La variación intraindividual en el contenido de azúcar de los frutos.

La magnitud de la variación intraindividual en el contenido de azúcar en los frutos, se calculó por medio del coeficiente de variación (CV) para cada planta focal.

- b) Deshonestidad (desacople entre la señal y la recompensa) en la expresión de las señal en relación con la recompensa de los frutos de *P. horizontalis*.

El acoplamiento entre la señal y la recompensa es un atributo de cada planta, sin embargo está determinado por lo que hacen el resto de los individuos en la población. Por esta razón, esta medida de “honestidad” se determinó como la covarianza entre el contenido de azúcar (g) y el tamaño del fruto (largo  $\times$  ancho) de cada individuo ponderado por el valor de esta relación a nivel poblacional del individuo, mediante la fórmula:  $cov_i / cov_p$  en donde  $cov_i$  es el promedio individual de la covarianza entre el azúcar y el tamaño del fruto, y  $cov_p$  se refiere a la

covarianza poblacional sin tomar en cuenta al individuo focal (Benitez - .Vieyra et al. 2010).

- c) Efecto de la folivoría sobre la dispersión de frutos de *Psychotria horizontales*.
- a) Para determinar el efecto de la variación intraindividual y la honestidad sobre el daño foliar, se realizó un modelo lineal generalizado en donde la folivoría se incluyó como variable de respuesta y el morfo, tamaño de la planta (no. hojas), CV azúcar, honestidad, y sus interacciones como variables explicativas.
- b) Para estimar el costo que representa la folivoría sobre atributos de la recompensa ofrecida a los dispersores, se realizó un modelo lineal generalizado en donde los residuales de la inversión de g de azúcar por g de semillas fueron utilizados como variable de respuesta y el morfo, el número de frutos totales, la herbivoría (%), y la interacción entre el morfo y la herbivoría (%) como variables explicativas.
- d) Destino final de los frutos.
- a) Para determinar las diferencias entre morfos sobre la dispersión a nivel poblacional, se realizó una prueba de Chi cuadrada con una tabla de contingencia de  $2 \times 3$  utilizando los valores absolutos en cada categoría del destino frutal, frutos: dispersados, depredados y dañados.
- b) Para determinar las diferencias entre morfos sobre la dispersión a nivel individual, se realizó una prueba de Chi cuadrada con una tabla de contingencia de  $2 \times 3$  utilizando los valores porcentuales en cada categoría del destino frutal.

e) Análisis de selección

a) El análisis de selección en donde el éxito reproductivo determinado por el peso promedio de las semillas fue estimado bajo el protocolo propuesto por Lande y Arnold (1983), se realizó utilizando dos modelos lineales generalizados:

1. Los residuales del peso promedio relativo de la semilla y el tamaño de cada planta focal fue explicado por las siguientes variables independientes: morfo, número total de frutos producidos, azúcar (g), honestidad, CV azúcar y algunas de sus interacciones. Las variables continuas fueron estandarizadas.
2. Para estimar el efecto de la herbivoría sobre el peso promedio de las semillas, se incluyó los residuales del peso promedio relativo de las semillas y el tamaño de cada planta focal como variable de respuesta y el morfo, la producción total de frutos la herbivoría (%) y sus interacciones como variables explicativas.





























b) Se realizó un análisis logístico en donde, a partir de la producción total de frutos se calculó la probabilidad de que un fruto fuera: maduro y dispersado. Dado que el tamaño no mostró efecto directo con las variables dependientes de este análisis, el modelo incluyó el morfo, tamaño (no. hojas), CV azúcar, la honestidad, azúcar (g) y sus interacciones como variables independientes. Las interacciones que no fueron significativas dentro de los análisis no fueron incluidas en los modelos.

## Resultados

### a) Descripción general de los costos que enfrenta *P. horizontalis* en la dispersión

El despliegue frutal en *P. horizontalis* lo conforman drupas pequeñas de color púrpura – rojizo, este patrón es típicamente asociado a la dispersión de frutos por aves (van der Pijl 1969) y se vuelve la primera señal más importante en llamar la atención de los dispersores, que toman los frutos de formas diversas (Tabla 2).

Tabla 2. Comportamiento de forrajeo en los dispersores de semillas de *P. horizontalis*.

Especie	Comportamiento de forrajeo			Adquisición de frutos		Dispersión	
	Solo	Pareja	Grupo	Planta madre	Suelo	Defeca en planta madre	Defeca lejos de la planta madre
<i>Passerina leclancherii</i> Colorín Pechinaranja							
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i> Trepatroncos Piquilargo							
<i>Myiopagis viridicata</i> Elenia Verdosa							
<i>Vireo bellii</i> Vireo Bell							
<i>Vireo gilvus</i> Vireo Gojeador							
<i>Vireo hypochryseus</i> Vireo Dorado							
<i>Geotrygon montana</i> Paloma Perdiz Rojiza							

Dentro de la población estudiada, el tamaño de la planta resultó determinante en la variación de atributos relacionados con la dispersión como la producción de frutos

$R^2 = 0.18$ ,  $F_{(1,38)} = 8.07$ ,  $P = 0.007$ ) y el peso promedio de las semillas ( $R^2 = 0.17$ ,  $F_{(1,38)} = 7.49$ ,  $P = 0.009$ ). En contraste, el número de frutos maduros  $R^2 = 0.08$ ,  $F_{(1,38)} = 3.46$ ,  $P = 0.07$ ) no se vio influenciado por el tamaño de la planta.

Al analizar el peso relativo de las semillas (g) se encontró un efecto positivo en relación con el despliegue frutal  $R^2 = 0.50$  ( $F_{(1,38)} = 12.04$ ,  $P = 0.001$ , Figura 3).

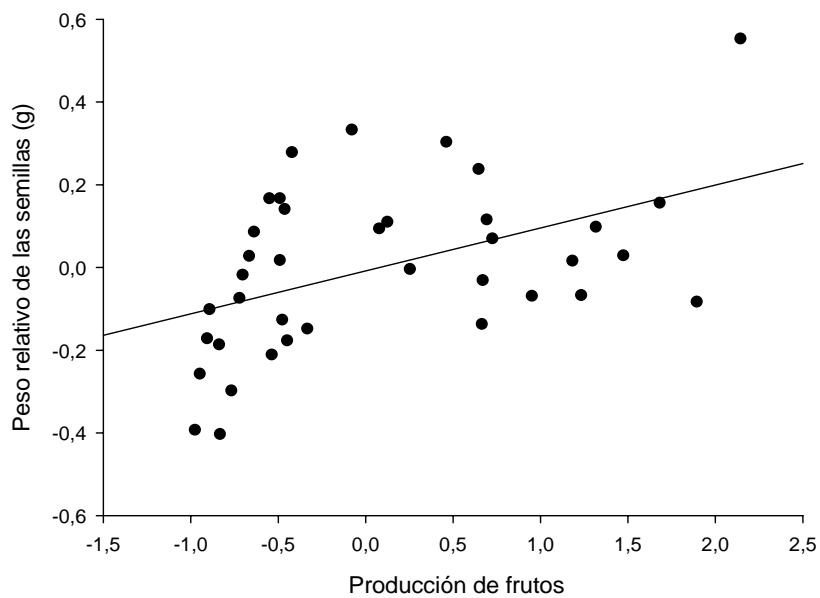


Figura 3. Correlación positiva entre el peso relativo de las semillas y la producción de frutos.

El éxito reproductivo mediado por el peso estandarizado de la semilla de *P. horizontalis* depende del vigor de la planta reflejado en la producción de frutos, invirtiendo más azúcar dentro de la recompensa frutal por individuo focal (Figura 4, Tabla 3).

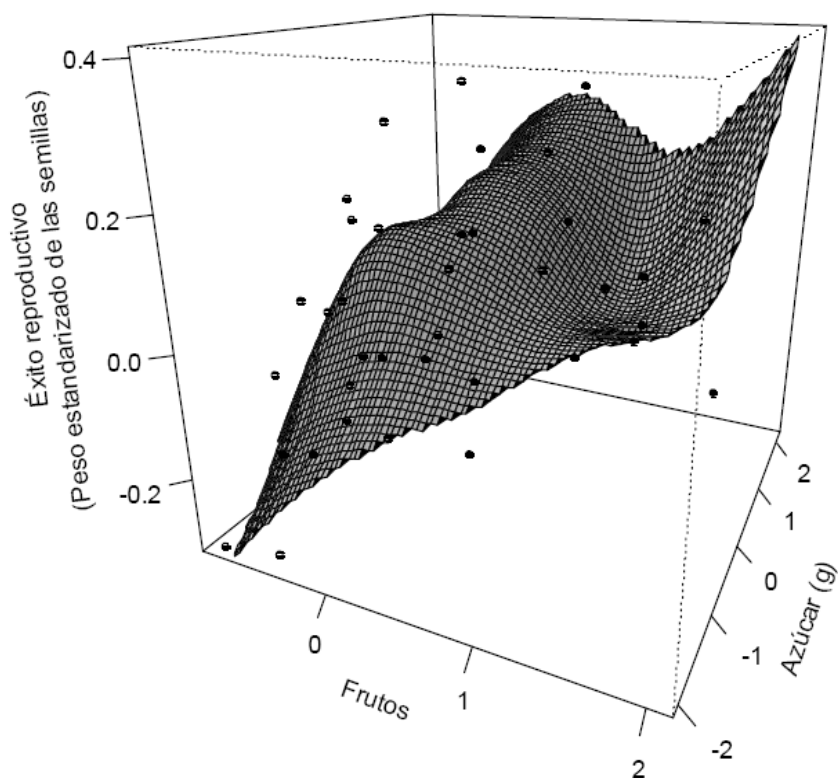


Figura 4. Interacción del peso relativo de las semillas con la inversión promedio de azúcar (g) y la producción de frutos.

Tabla 3. Análisis de varianza para el peso relativo de las semillas como componente de adecuación de *P. horizontalis*.

Fuente de Variación	gl	SC	F	P
Morfo	1	0.06	0.49	0.63
Frutos	1	0.03	0.72	0.48
Azúcar (g)	1	0.03	2.03	0.05
Honestidad	1	0.08	-0.03	0.98
CV azúcar (g)	1	2.59	0.92	0.37
Morfo* Azúcar (g)	1	2.59	-0.93	0.36
Frutos*Azúcar (g)	1	0.03	-2.32	0.03
Error	30	0.74		

No se encontraron diferencias significativas entre morfos con relación a las categorías del destino frutal ( $\chi^2 = 2.84$ ,  $gl = 3$ ,  $P > 0.1$ ). De acuerdo con el porcentaje de los números absolutos, la población de *P. horizontalis* mostró el 67% de frutos dispersados y el 26% de frutos depredados durante la pre dispersión (Figura 7 – A). Sin embargo el promedio del porcentaje individual de los frutos dentro de las categorías mostró que el



31% la producción total de frutos fueron dispersados y el 66% de los frutos fue depredada en l pre dispersión ( $\chi^2 = 0.52$ ,  $gl = 2$   $P > 0.1$  Figura 7 - B). Es importante señalar que la mayoría de los frutos con daño en la parte carnososa lograron sanar y llegar a la maduración.

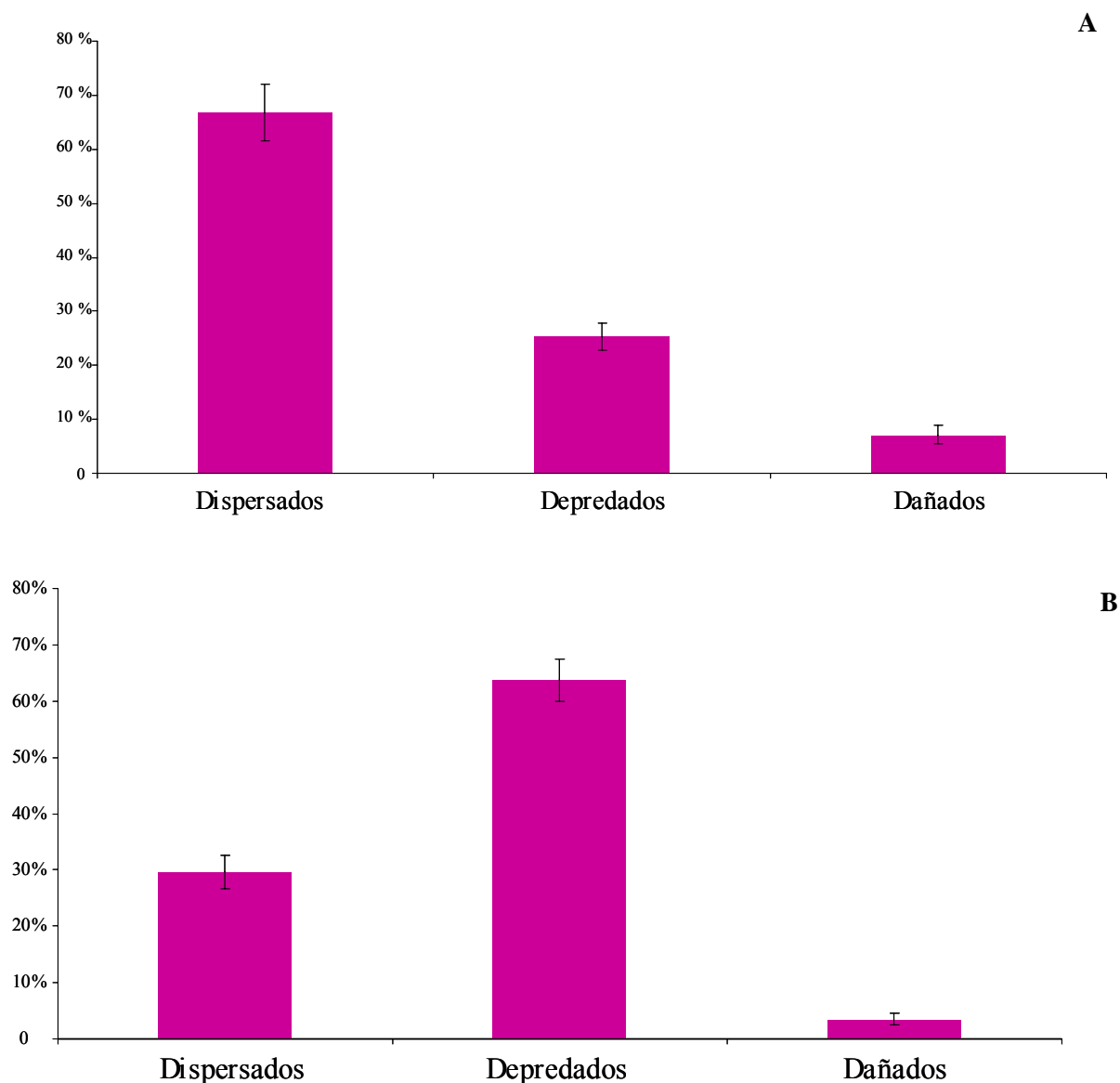


Figura 7. A) Número de frutos dispersados, depredados y dañados. B) Porcentaje de frutos maduros, dispersados, depredados y dañados

En general, las plantas de mayor tamaño, presentaron mayor variación intraindividual en la inversión de azúcar, y mayor porcentaje de consumo foliar (Figura 8 A, Tabla 5).

Así mismo las plantas más grandes presentaron la señal mejor acoplada con la recompensa de los frutos y mayor porcentaje de herbivoría foliar (Figura 8 B, Tabla 5).

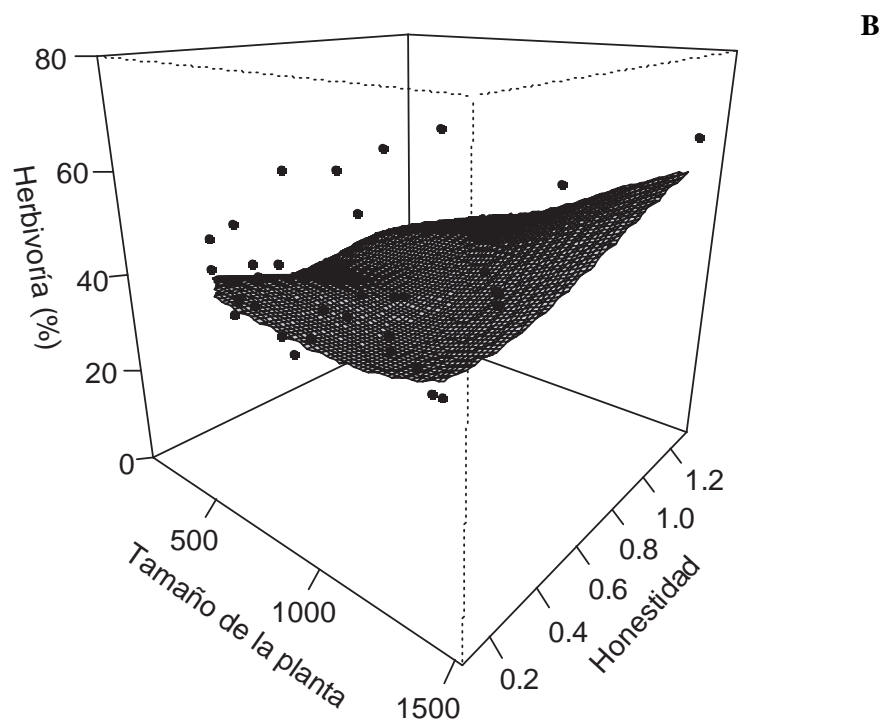
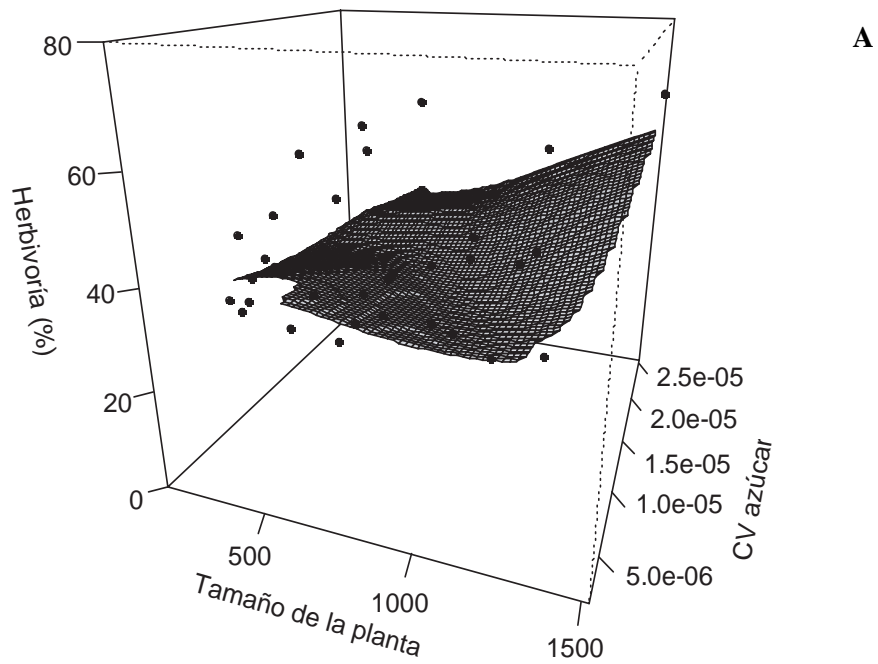


Figura 8. Interacción entre la herbivoría, el tamaño de la planta y: A) CV azúcar (g), B) Honestidad.

Tabla 5. Análisis de varianza sobre el consumo foliar (%).

Fuente de Variación	gl	SC	F	P
Morfo	1	0.02	0.00	0.99
Tamaño	1	22.77	0.18	0.68
CV azúcar (g)	1	49.04	0.39	0.54
Honestidad	1	1020.34	8.03	0.01
Morfo * Hojas	1	0.16	0.00	0.97
Morfo * CV azúcar (g)	1	97.90	0.77	0.39
Morfo * Honestidad	1	143.28	1.13	0.30
Tamaño * CV azúcar (g)	1	536.75	4.23	0.04
Tamaño * Honestidad	1	717.68	5.65	0.02
Error	28	3556.34		

El éxito reproductivo determinado por el peso estandarizado de las semillas no se vio influenciado por el CV azúcar (g), ni por el desacoplamiento entre la señal y la recompensa ofrecida en los frutos  $R^2=0.08$   $F_{(1,39)}=3.31$ ,  $P=0.07$ ).

*b) Efecto de la herbivoría sobre el costo de atributos de recompensa y la dispersión de semillas de P. horizontalis.*

El efecto de la herbivoría fue distinto en cada morfo. En la población estudiada de plantas *Thrum* se encontró una correlación negativa entre la inversión de gramos de azúcar por gramos de semilla y el área foliar dañada (%). En contraste, en el morfo *Pin* las plantas que presentaron mayor proporción de daño foliar invirtieron mayor cantidad de gr de azúcar por gr de semilla ( $R^2=0.35$ ,  $F_{(1,38)}=4.74$ ,  $P=0.04$ , Tabla 6, Figura 9).

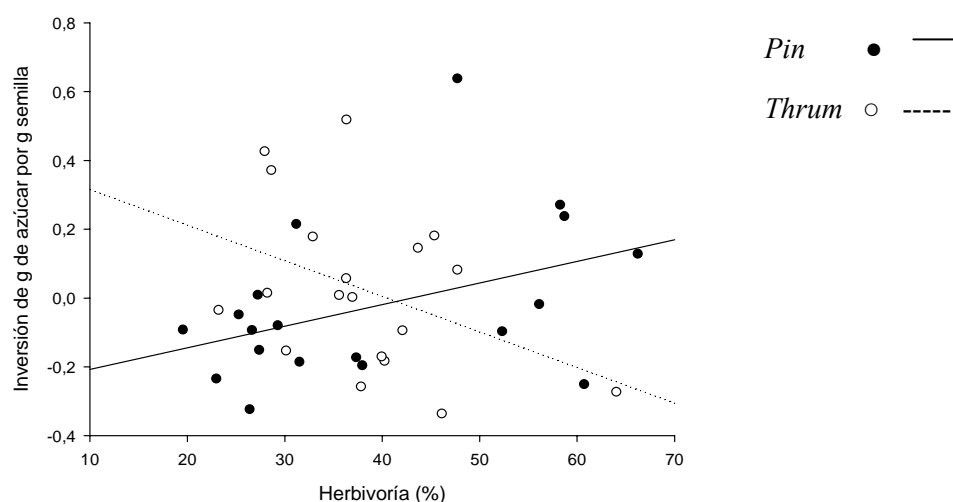


Figura 9. Correlación entre la inversión de g de azúcar por g de semilla con la herbivoría, por morfo.

Tabla 6. Análisis de varianza sobre la inversión de g de azúcar por gr de semilla de *P.horizontalis*.

Fuente de variación	gl	SC	F	P
Morfo	1	0.01	0.20	0.66
Frutos	1	0.36	9.16	0.005
Herbivoría (%)	1	0.02	0.50	0.48
Morfo * Herbivoría	1	0.19	4.74	0.04
Error	33	1.30		

El efecto de la herbivoría no mostró efectos significativos sobre el despliegue frutal y el número de frutos dispersados como componentes de adecuación. Sin embargo, en la población de plantas *Thrum*, los organismos con menos consumo foliar presentaron mayor peso relativo en las semillas, mientras que en *Pin*, las plantas que tienen semillas relativamente más pesadas presentaron mayor daño por herbívoros foliares  $R^2= 0.50$  (Figura 10, Tabla 7).

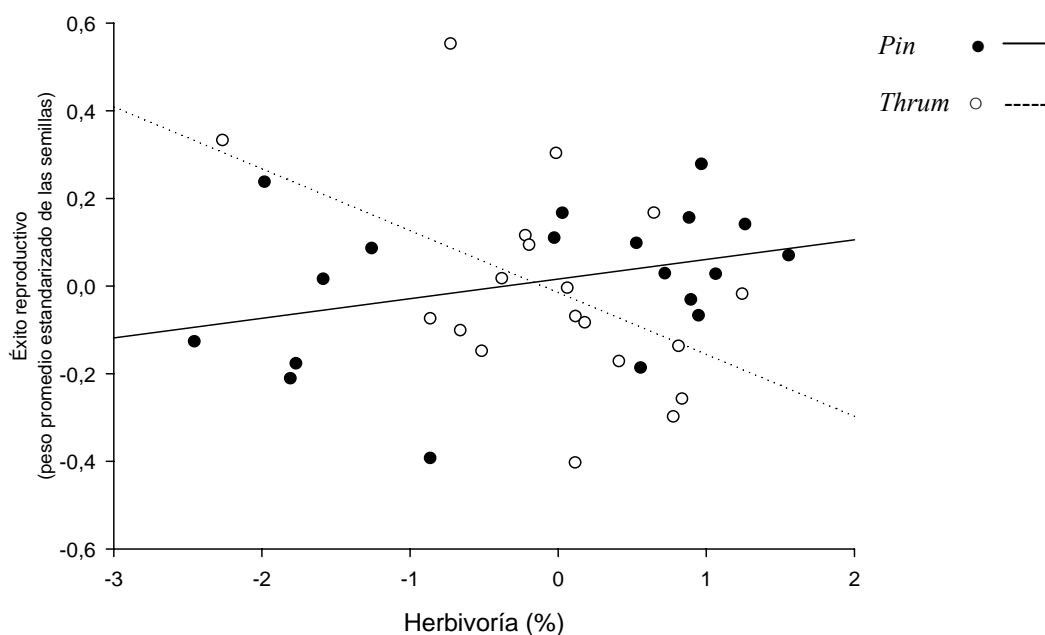


Figura 10. Relación entre el peso relativo de las semillas, como componente de adecuación, con el consumo foliar por morfo.

Tabla 7. Análisis de varianza del efecto de la herbivoría sobre el peso relativo de las semillas como componente de adecuación de *P. horizontalis*.

Fuente de variación	gl	SC	F	P
Morfo	1	0.01	0.62	0.44
Frutos	1	0.29	12.04	0.002
Herbivoría (%)	1	0.10	4.36	0.05
Morfo * Frutos	1	0.01	0.41	0.53
Frutos * Herbivoría (%)	1	0.25	10.55	0.003
Error	31	0.74		

c) *Influencia de la variación intraindividual (CV azúcar) en la recompensa frutal, sobre los componentes de adecuación y dispersión de frutos de P. horizontalis*

La variación intraindividual en el contenido de azúcar en los frutos, representada por el coeficiente de variación intraindividual (CV), en la población de *P. horizontalis* presentó una distribución normal con una media de 0.00001 g y una desviación estandar de  $5.4026 \times 10^{-6}$  (*Pin* n = 20, *Thrum* n = 19). La mayoría de las plantas *Pin* se ubicaron por debajo de la media, mientras que la mayoría de las plantas *Thrum* se encontraron por encima (Figura 11).

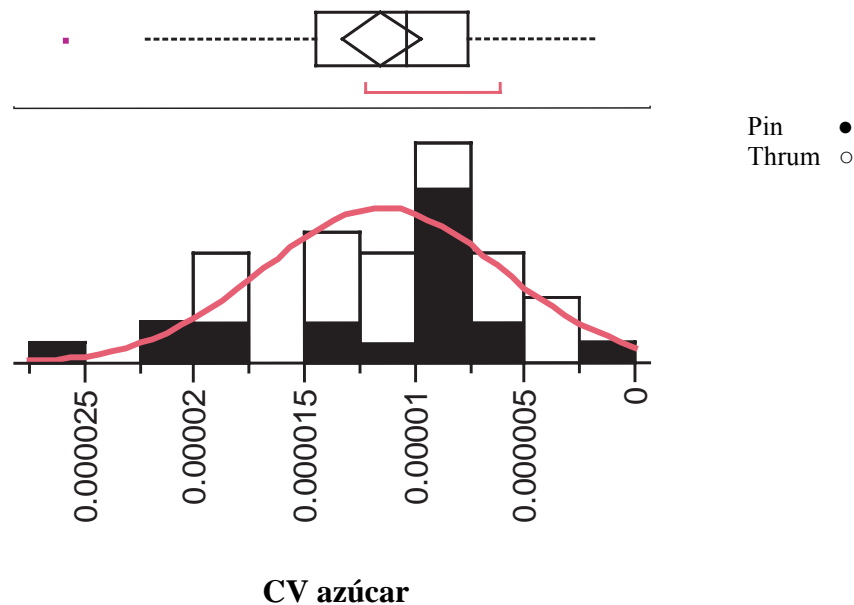


Figura 11. Distribución normal del CV de la inversión de azúcar (gr) de la población de *P. horizontalis*.

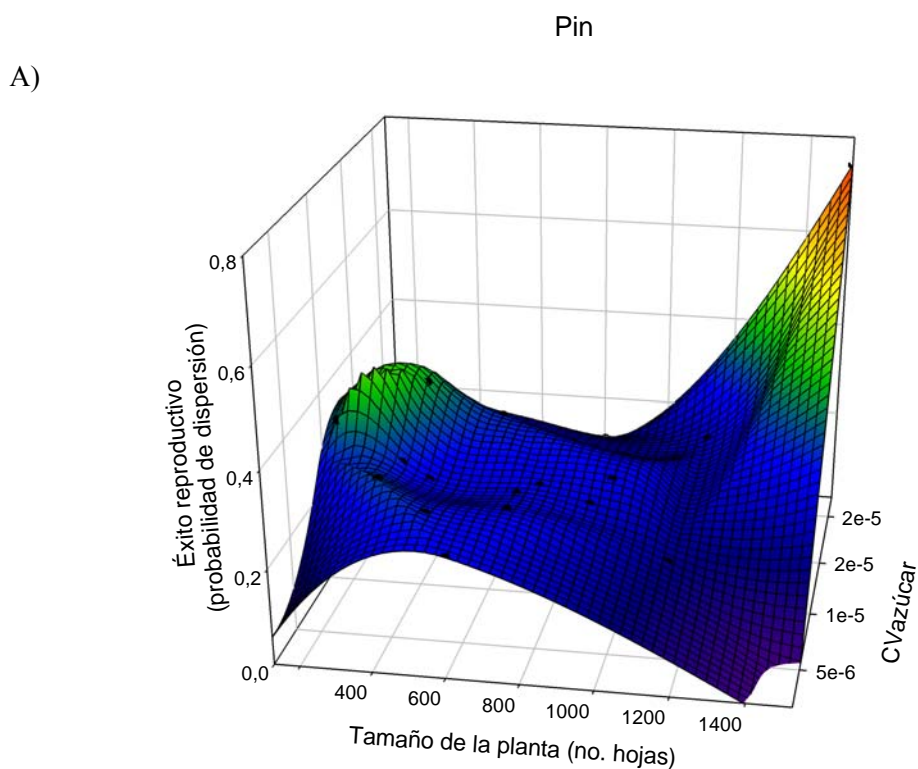
Ni el peso relativo de las semillas ( $R^2 = 0.03$ ,  $F_{(1,39)} = 0.96$ ,  $P = 0.33$ ) ni el número relativo de frutos dispersados ( $R^2 = 0.03$ ,  $F_{(1,39)} = 0.96$ ,  $P = 0.33$ ) estuvieron relacionados con el CV intraindividual del contenido de azúcar en los frutos.

La probabilidad de que los frutos maduren no se vio afectada por el CV azúcar, (Tabla 8)

Tabla 8 Efecto de la variación intraindividual en el contenido de azúcar sobre la probabilidad de que maduren los frutos.

Fuente de Variación	Desviación	gl	F	$\chi^2$	P
Morfo	1239.56	1	0.37	0.55	0.54
CV	1238.29	1	0.04	0.84	0.84
Tamaño	1165.24	1	2.48	0.13	0.12
Azúcar g	1137.34	1	0.95	0.34	0.33
CV*Morfo	1124.62	1	0.43	0.52	0.51
Tamaño*Morfo	1041.57	1	2.82	0.11	0.09
Azúcar g*Morfo	1015.44	1	0.89	0.36	0.35
CV*Tamaño	1014.11	1	0.05	0.83	0.83
CV*Azúcar g	1007.45	1	0.23	0.64	0.63
Tamaño*Azúcar g	919.83	1	2.98	0.10	0.08
CV*Tamaño*Morfo	821.66	1	3.34	0.08	0.07
CV*Azúcar g*Morfo	735.82	1	2.92	0.10	0.09

En general, el efecto de la variación intraindividual de la concentración de azúcar como componente energético afectó positivamente la probabilidad de dispersión. Sin embargo, el tamaño de las plantas fue determinante, ya que en los individuos del morfo *Pin*, las plantas más variables fueron las grandes (Tabla 9, Figura 12A). y en el morfo *Thrum* las más variables fueron más pequeñas. (Tabla 9, Figura 12B).



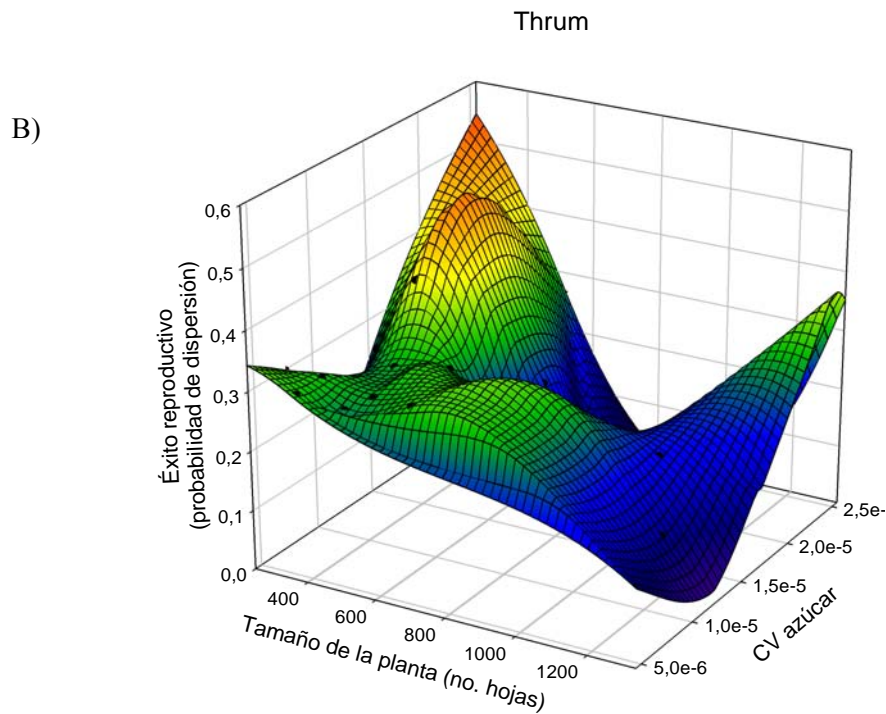


Figura 12. Interacción significativa de la probabilidad de dispersión en función al CV azúcar y el tamaño de la planta. A) Morfo *Pin*. B) Morfo *Thrum*.

Tabla 9. Efecto de la variación intraindividual en el contenido de azúcar sobre la probabilidad de que los frutos sean dispersados.

Fuente de Variación	Desviación	gl	F	$\chi^2$	P
Morfo	1225.40	1	0.42	0.52	0.52
CV	1223.86	1	0.05	0.82	0.82
CV*Morfo	1218.23	1	0.18	0.67	0.67
Hojas	1137.26	1	2.66	0.12	0.10
Hojas*Morfo	1081.38	1	1.83	0.19	0.18
CV*Hojas	1072.73	1	0.28	0.60	0.59
CV*Hojas*Morfo	945.40	1	4.18	0.05	0.04
Azúcar g	900.74	1	1.46	0.24	0.23
Azúcar g*Morfo	891.32	1	0.31	0.58	0.58
CV*Azúcar g	887.51	1	0.13	0.73	0.72
CV*Azúcar g*Morfo	785.98	1	3.33	0.08	0.07
Hojas*Azúcar g	728.46	1	1.89	0.18	0.17
Hojas*Azúcar g*Morfo	704.01	1	0.8	0.38	0.37
CV*Hojas*Azúcar g	701.28	1	0.09	0.77	0.77

*d) Efecto del desacople entre la señal y la recompensa (honestidad) sobre la dispersión de frutos*

Se encontró que las plantas deshonestas (desacoplamiento entre la señal y la recompensa) presentaron mayor probabilidad de que maduren sus frutos, esta tendencia, no depende de las inversiones promedio de azúcar por planta (Tabla 10, Figura 15).

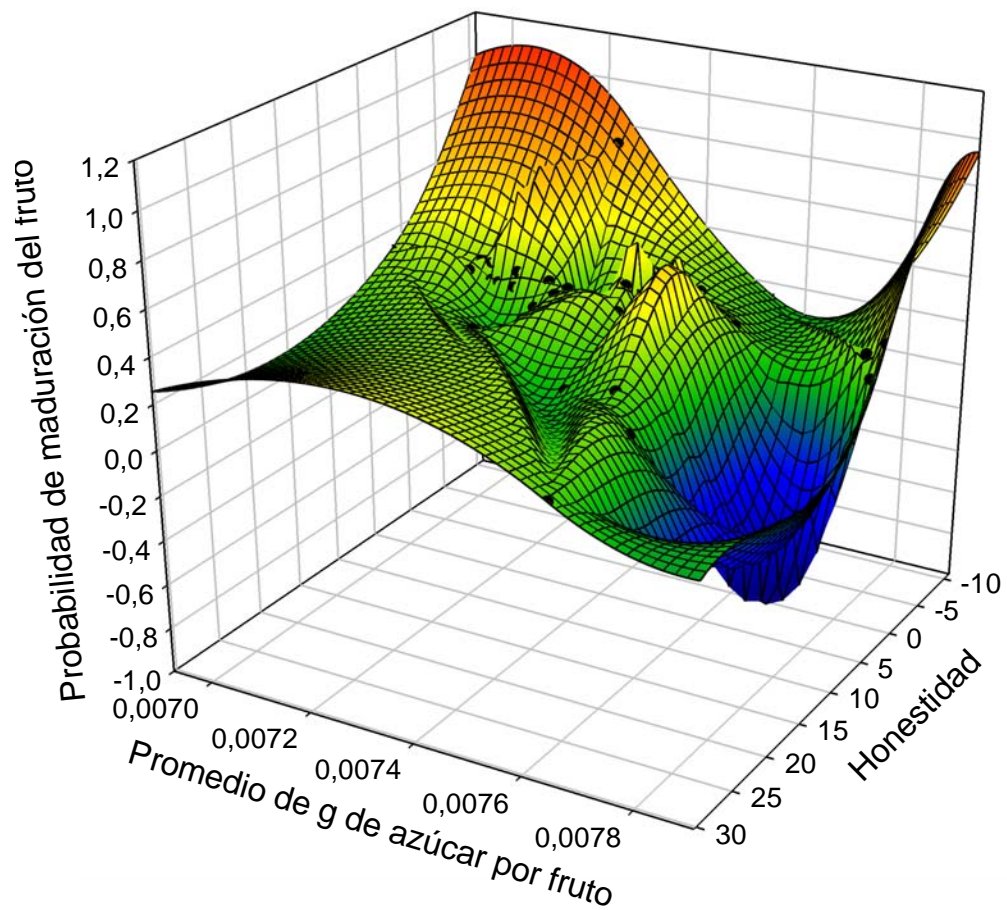


Figura 15. La probabilidad de que los frutos maduren en función a la inversión de g de azúcar y la honestidad.

Tabla 10. Efecto del desacoplamiento entre la señal y la recompensa en los frutos, sobre la probabilidad de que maduren los frutos.

Fuente de Variación	Desviación	gl	F	$\chi^2$	P
Morfo	1239.56	1	0.39	0.54	0.53
Honestidad	1207.49	1	1.14	0.30	0.29
Tamaño	1156.55	1	1.81	0.19	0.18
Azúcar g	1145.30	1	0.4	0.53	0.53
Honestidad*Morfo	1128.06	1	0.61	0.44	0.43
Tamaño*Morfo	1049.12	1	2.8	0.11	0.09
Azúcar g*Morfo	1022.38	1	0.95	0.34	0.33
Honestidad*Tamaño	963.32	1	2.1	0.16	0.15
Honestidad*Azúcar g	791.75	1	6.09	0.02	0.01
Tamaño*Azúcar g	738.64	1	1.89	0.18	0.17
Honestidad*Tamaño*Morfo	731.93	1	0.24	0.63	0.63



Por lo tanto el éxito reproductivo mediado por la probabilidad de dispersión fue mayor en plantas deshonestas (Tabla 11, Figura 16).

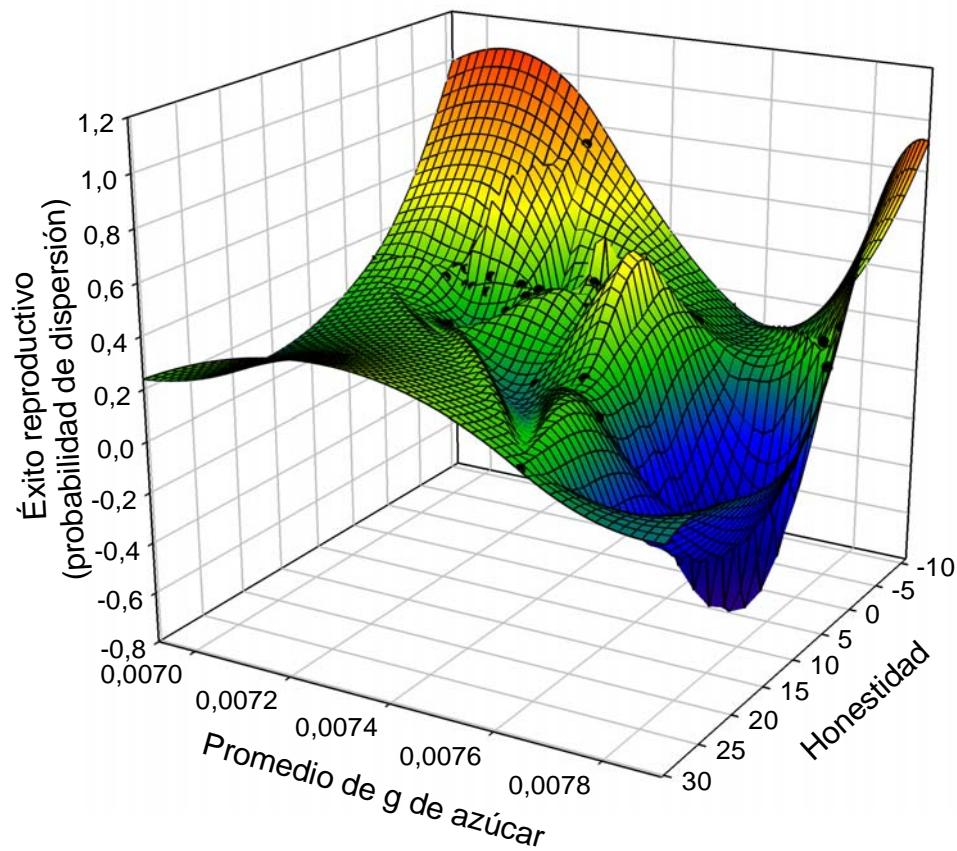


Figura 16. Interacción significativa de la probabilidad de dispersión en relación a la inversión de azúcar (g) y la honestidad.

Tabla 12. Efecto del desacoplamiento entre la señal y la recompensa en los frutos, sobre la probabilidad de que los frutos sean dispersados.

Fuente de Variación	Desviación	gl	F	$\chi^2$	P
Morfo	1225.40	1	0.46	0.51	0.50
Honestidad	1192.64	1	1.17	0.29	0.28
Tamaño	1142.50	1	1.8	0.19	0.18
Azúcar g	1134.14	1	0.3	0.59	0.58
Honestidad*Morfo	1118.81	1	0.55	0.47	0.46
Tamaño*Morfo	1043.25	1	2.71	0.11	0.10
Azúcar g*Morfo	1013.27	1	1.07	0.31	0.30
Honestidad*Tamaños	953.21	1	2.15	0.15	0.14
Honestidad*Azúcar g	784.57	1	6.04	0.02	0.01*
Tamaño*Azúcar g	733.99	1	1.81	0.19	0.18
Honestidad*tamaño*Morfo	725.79	1	0.29	0.59	0.59

## Discusión

De acuerdo con las características de los frutos expuestas en el despliegue, *P. horizontalis* presenta un síndrome de dispersión por aves (ornitocoria). Este despliegue frutal fue la primera señal y la más importante, ya que la cantidad de recursos alimenticios disponibles atrajo a las aves sin importar la especialización alimenticia de estas. Es importante señalar que las variaciones ambientales en las selvas bajas, no permiten una disponibilidad constante de recursos alimenticios durante todo el año. Por esta razón las aves no son totalmente especialistas en su alimentación aunque no es el único grupo de animales frugívoros que se alimenta de estos frutos, ya que algunos roedores pequeños actúan como depredadores (observaciones personales). Los dispersores eligen plantas con mayor vigor reflejado en el despliegue frutal, ya que la cantidad y/o calidad de recompensa aumentó con el número de frutos, siendo así la primera señal visual que ofrece la planta. La producción de frutos refleja la inversión promedio de azúcar dentro de la recompensa, ya que a mayor despliegue frutal la inversión intraindividual de azúcar también aumenta. En otros trabajos, se ha reportado que los dispersores forrajean entre plantas con mayor calidad y/o cantidad de la recompensa (Herrera 2009). Es frecuente que plantas con mayor producción de frutos tengan semillas de mejor calidad (mayor peso), que a su vez tienen mayor probabilidad de germinar, en comparación con las semillas de menor tamaño (Moles et al. 2004). De esta manera, la selección natural favorece a las plantas con gran número de frutos que, por lo tanto, invierten más recursos en la calidad (azúcar) de la recompensa que ofrecen a sus dispersores, y producen semillas de mayor calidad (peso promedio). Debido a que el 66% de la producción total de frutos de *P. horizontalis* a nivel de planta fueron depredados antes de la dispersión, no puedo descartar que el tener semillas de alta calidad podría tener un costo ecológico relacionado con la depredación pre-dispersión y

post dispersión, como lo han reportado para otras plantas (Leishman et al. 2000). Ante esta presión es posible que cuando las plantas detectan el daño en las semillas suspenden el flujo de nutrientes y abortan el fruto dañado (Herrera et al. 2002). En el caso de *P. horizontalis* esto fue más evidente durante el proceso de formación de frutos, mientras que en la maduración el aborto fue menos recurrente y cuando se presentó algún daño fuera de la semilla, la planta invirtió recursos suficientes para sanar e introducir buenas señales en los frutos para su dispersión (observaciones personales). Aproximadamente el 34% de la producción de frutos completó su maduración con todas las señales necesarias para fomentar su dispersión y por lo tanto su remoción.

### **Efecto de la herbivoría sobre la dispersión de frutos**

Las plantas más vigorosas desplegaron más recursos alimenticios para sus dispersores, pero también mostraron mayor daño foliar por herbívoros. La pérdida de recursos que representa la folivoría en *P. horizontalis* indujo importantes efectos en la expresión de características de los frutos relacionadas directamente con su adecuación (peso de la semilla) y con la cantidad de azúcar que ofrece en la recompensa a los dispersores. Estudios anteriores de *P. horizontalis* reportan que las plantas del morfo *Pin* muestran mayor fecundidad femenina y menor daño por herbívoros, asimismo las plantas del morfo *Thrum* muestran menor fecundidad femenina y fueron más atacadas por herbívoros (Abarca 2007). En este estudio las plantas del morfo *Pin* mostraron una ligera tendencia a tener una mayor feminidad, ya que presentaron más porcentaje de frutos maduros y por lo tanto dispersados. Por otro lado, las plantas más vigorosas tuvieron mayor éxito reproductivo mediado por el peso de las semillas, pero debido a la disponibilidad de recursos fueron más atacadas por los defoliadores. Las plantas del morfo *Thrum* mostraron menor feminidad ya que tuvieron menos frutos dispersados y mayor daño y depredación pre-dispersión. Asimismo las plantas que mostraron mayor

inversión de azúcar por gramo de semilla tuvieron menos folivoría probablemente porque se encuentran mejor defendidas contra los defoliadores. Estos resultados se pueden asociar con lo observado en otras plantas distílicas que muestran diferencias en los patrones de asignación de recursos asociados al destino frutal y al efecto de la herbivoría. Por ejemplo, en *Palicourea padifolia* (Rubiaceae), las diferencias en el ataque por herbívoros fue mayor sobre el follaje del morfo *Pin*, que al mismo tiempo tuvo una menor producción en masa de las frutos (Ornelas et al. 2004). Dado que hay tan pocos estudios relacionados con el efecto de la folivoría sobre la dispersión en plantas distílicas, no se pueden hacer generalizaciones hasta que haya más datos disponibles.

### **Evasión del costo a favor de la recompensa**

Las estrategias tramposas (deshonestidad y variación intraespecífica en la recompensa) analizadas no fueron detectadas por los dispersores ya que, en general, la probabilidad de dispersión fue más alta en las plantas tramposas. Es importante señalar que en este estudio sólo se tomó en cuenta como señal el tamaño, y como recompensa la concentración de azúcar, abriendo la posibilidad de que la señal importante sea distinta o una combinación de señales (por ejemplo, el color). Por otro lado, los componentes en la recompensa pudiese diferir en la variedad y composición de otros nutrientes como las proteínas, vitaminas, lípidos etc., que no se tomaron en cuenta para este trabajo y requieren de más estudios.

a) **La variación intraindividual** es una tendencia que puede presentarse como una estrategia de ahorro en plantas y su interacción con animales fitófagos, que al parecer, no había sido explorada hasta ahora. El éxito reproductivo determinado por la probabilidad de dispersión fue mediado por la variación intraindividual de azúcar de manera positiva. Sin embargo, el efecto difirió entre morfos. Las plantas más vigorosas

del morfo *Pin* resultaron más variables intraindividualmente, mientras que en *Thrum* fue una tendencia que se presentó homogéneamente dentro de las plantas del morfo. Dado que las plantas *Pin* se especializan en la función femenina (Webb 1999), y estas funciones son muy costosas, la variación intraindividual de azúcar en la recompensa frutal se presentó como una estrategia tramposa para ahorrar recursos en plantas de mayor vigor. Esto podría atribuirse a la combinación de factores importantes como: i) los grandes costos involucrados en el mantenimiento metabólico de las plantas grandes, y ii) los costos involucrados en la especialización femenina por la que atraviesa el morfo *Pin* de *P. horizontalis* (Abarca 2007).

**b) Efecto de la deshonestidad sobre la dispersión de frutos de *P. horizontalis*.**

Estos resultados apoyan la hipótesis de que las plantas que producen señales que reflejan mayor cantidad y/o calidad de recompensa (deshonestas) tienen una ventaja reproductiva en comparación con las plantas con señales honestas. El elaborar frutos con señales atractivas y poca recompensa influye en la reducción de costos dentro de la producción de recompensas, causando confusión en los dispersores. La selección ejercida sobre la precisión de la señal fue independiente de la inversión de azúcar, lo que indica que las plantas que produjeron señales honestas no necesariamente ahorran en los costos de la recompensa, como ha sido reportado en otros sistemas mutualistas como la polinización (Benítez - Vieyral et al. 2010). El acoplamiento entre la señal emitida y la recompensa ofrecida en el despliegue frutal es de gran importancia ya que influye directamente dentro de la toma de decisiones en el forrajeo de los dispersores. Los dispersores eligieron plantas de frutos con señales deshonestas (frutos grandes con poca recompensa). Estos resultados sugieren que el éxito reproductivo de las plantas depende en primer lugar, de la capacidad que tiene la planta para que sus frutos maduren, y en segundo lugar de la toma de decisiones dentro del proceso de forrajeo.

Sin embargo, el éxito reproductivo de las plantas deshonestas está mediado por las visitas de los dispersores y su incapacidad de distinguir entre plantas tramposas y plantas honestas. Los resultados de este estudio muestran que las plantas que hacen trampa a la hora de recompensar a sus dispersores se ven favorecidas al ahorrar recursos que posteriormente pueden invertir en atributos de adecuación y obtener el beneficio de la dispersión a bajo costo. Estas estrategias también podrían depender de las necesidades metabólicas ligadas a la especialización sexual dentro de esta población distílica. Al mismo tiempo los dispersores muestran preferencia por plantas más variables en las concentraciones de azúcar sin poder detectar dicha variación. Esta preferencia está influenciada probablemente por el periodo de fructificación observado en *P. horizontalis*, el cual ocurrió al término de la temporada de lluvias, cuando comenzaban a escasear los frutos de otras especies de plantas, lo que influyó en la pérdida de exigencia por los dispersores sobre la adquisición de energía de los frutos como se ha visto en otros animales que viven en escenarios ecológicos donde el tiempo limita la cantidad de alimento (Herrera 2009). Estos resultados también indican que este tipo de preferencia debe promover la evolución de las estrategias tramposas (la deshonestidad y la variación intraindividual). Obviamente, tendría que existir una base genética en estas estrategias tramposas como condición necesaria para una respuesta evolutiva mediada por la selección de dispersores. El hacer trampa puede ser una estrategia exitosa cuando los dispersores muestran preferencias fijas sólo para algunas señales (Blarer et al. 2002) debido a los costos asociados al aprendizaje. Además, el valor de la información de las señales puede ser mayor en entornos inciertos o pobres en recursos (Mc Linn & Stephens 2006; Biernaskie et al. 2009) que en condiciones donde el forrajeo ocurre en lugares de recompensas constantes y abundantes.

## Referencias

- Abarca 2007. Biología reproductiva y herbivoría en una especie distílica (*Psychotria horizontalis*). Tesis de licenciatura. Instituto de Ecología. UNAM. México D.F.
- Armbruster W.S., Antonsen L. y Pélabon C. 2005. Phenotypic selection on *Dalechampia* blossoms: honest signaling affects pollination success. *Ecology* **86**: 3323-3333.
- Avery M.L., Decker D.G, Humphrey, Hayes A.A., y Laukert. 1995. Color, size, and location of artificial fruits sucrose avoidance by cedar waxwings and European starlings. *Auk*. **112**: 436-444.
- Benitez-Vieyra S, Ordano M, Fornoni J, Boege K, Domínguez CA. 2010. Selection on signal-reward correlation: limits and opportunities to the evolution of deceit in *Turnera ulmifolia* L. *Journal of Evolutionary Biology* **23**(12): 2760-2767.
- Barnard, C. J. & Brown, C. A. J. 1985. Risk-sensitive foraging in common shrews (*Sorex araneus* L.). *Behav.Ecol. Sociobiol.*, **16**, 161-164.
- Biernaskie, J.M., Walker, S.C., & Gegeer, R.J. 2009. Bumblebees learn to forage like bayesians. *American Naturalist* **174**: 413-423.
- Blarer, A., Keasar, T. & Shmida, A. 2002. Possible mechanisms for the formation of flower size preferences by foraging bumblebees. *Ethology* **108**: 341-351.
- Bronstein JL (2001) The costs of mutualisms. *Am Zool* **41**:825–839
- Bullock S.H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biótico de Chamela Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* **77**:5-17.

- Caraco T, Blanckenhorn, Gregory G. M., Newman J. A., R. M Gregg. RECER & S. M. Zwicker. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Anita. Behav.*, 1990, **39**, 338-345.
- Casper B. B. 1992. The application of sex- allocation theory to heterostylous plants. En S. C. H. Barret [ed.], *Evolution and function of heterostyly*, 209-221. Springer-Verlag, Berlin.
- Dafni A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review Ecology and Systematics*. **15**: 259-278.
- Dall S.R.X., Giraldeau L.A, Olsson O., McNamara J.M., y Stephens D.W. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. **20**: 187-196.
- Domínguez - Licona E. 2005. La familia Rubiaceae Juss. En la estación de biología de Chamela (Jalisco), IBUNAM. , UNAM, México, D. F
- Dulberger R. 1992. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. En S. C. H. Barret [ed.], *Evolution and function of heterostyly*, 41-84. Springer- Berlag, Berlin.
- Durán E., Balvanera P., Lott E. Segura G., Pérez – Jiménez, Islas A., Franco M. Estructura, composición y dinámica de la vegetación, en Noguera F.A., Vega R. J.H. García A. A y Quesada A. M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. UNAM, México D.F. pp. 444-472.
- Fenster C.B., Cheely G., Dudash M.R. y Reynolds R.J. 2006. Nectar reward and advertisement in hummingbird pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*. **93**:1800-1807.



- Frazee J.E. & Marquis R.J. 1994. Environmental contribution to floral trait variation in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae: Caesalpinoidae). *American Journal of Botany*. **81**: 206-215.
- García Oliva F, Camou A. y Maass J.M. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano, en Noguera F.A., Vega R. J.H. García A. A y Quesada A. M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. UNAM, México D.F. pp. 3-10.
- Giles S. & Lill A. 1999. The effect to fruit abundance, conspicuousness and sugar concentration on fruit colour choice by captive silvereyes. *Ethology, Ecology, and Evolution* **11**: 229-242.
- Gómez J.M., Bosch J., Perfectti F., Fernández J.D., Abdelaziz M. y Camacho J.P.M. 2008. Association between floral traits and rewards in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *Annals of Botany*. **101**: 1413-1420.
- Healy, S.D. & Hurly, T.A. 2001. Foraging and spatial learning in hummingbirds. En: *Cognitive Ecology of Pollination* (L. Chittka & J.D. Thompson, eds.), pp. 127-147. Cambridge University Press, Cambridge.
- Herrera C. M. 2009. Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals. The University of Chicago Press. USA.
- Herrera C.M. & Soriguer R.C. 1983. Inter- and intra-floral heterogeneity of nectar production in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **86**: 253-260.
- Herrera C. M. y Pellmyr, O. 2002. *Plant Animal Interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.

- Herrera C.M., Pérez R. & Alonso C. 2006. Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany* **93**: 575-581.
- Hladun K.R. & Adler L. S. 2009. Influence of leaf herbivory, root herbivory, and pollination on plant performance in *Cucurbita moschata*. *Ecological Entomology* **34**: 144-152.
- Izhaki I. 1998. Essential amino acid composition of fleshy fruits versus maintenance requirements of passerine birds. *Journal of Chemical Ecology* **24**: 1333-1345.
- Jordano P. 1988. Diet, fruit Choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea* **76**: 193-209.
- Lande R. and Arnold S. J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* **37**: 1210-1226.
- Leishman MR, Wright IJ, Moles AT et al (2000) The ecology of seed dispersal. En: Fenner M (ed) *The ecology of regeneration in plant communities. Seeds*, 2nd edición. CAB International, Cambridge, pp 31–57.
- Lepezyk C.A, Murray K.G, Winnett-Murray K., Bartell P., Geyer E. y Work T. 2000. Seasonal fruit preferences for lipids and sugars by American robins. *Euk* **117**: 709-717.
- Lott E.J., Bullock S.H. y A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of costal Jalisco. *Biotropica*. **19**: 228-232.
- Lott E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of Chamela, Jalisco, en Noguera F.A., Vega R. J.H. García A. A y Quesada A. M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. UNAM, México D.F. pp. 99-136.

- Marquis R.J. 1992. The selective impact of herbivores. *In* R. S. Fritz and E. L. Simms [eds.], Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics, 301-325. University of Chicago Press, Chicago.
- McLinn, C.M. & Stephens, D.W. 2006. What makes information valuable: signal reliability and environmental uncertainty. *Animal Behaviour*. **71**: 1119-1129.
- Moles AT, Westoby M. 2004 Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*. **92**: 372–383.
- Ordano M. & Ornelas J.F. 2005. The cost of nectar replenishment in two epiphytic bromeliads. *Journal of Tropical Ecology*. **21**: 541–547.
- Ornelas J. F., Gonzáles C., Jiménez L., Lara C., y Martínez J. 2004. Reproductive ecology of distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane cloud forest. II. Attracting and rewarding mutualistic and antagonistic visitors. *American Journal of Botany* **91**: 1061-1069.
- Pierce B.J., McWilliams R.S., Place A.R., y Huguenin M.A. 2004. Diet preferences for specific fatty acids and their effect on composition of fat reserves in migratory red-eyed vireos (*Vireo olivaceus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*. **138A**: 503-514.
- Pleasants J. M. y Chaplin S. J. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia*, **59**: 232-238.
- Pyke G. H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature*. **350**: 58-59.
- Renner S.S. 2006. Rewardless flowers in Angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. *In*: *Plant-Pollinator Interactions. From*

*Specialization to Generalization* (N.M. Waser & J. Ollerton, eds.), pp. 123-144.

University of Chicago Press, Chicago.

- Sallabanks R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology* **74**: 1326-1336.
- Saxton V.P., Creasy G.L., Paterson A.M., and Trought M.C.T. 2004. Response of blackbirds (*Turdus merula*) and silvereyes (*Zosterops lateralis*) to geraniol and 2-methoxy-3-isobutylpyrazine. *American Journal of Enology and Viticulture* **55**. 292-294.
- Schiestl F.P. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* **92**: 255-264.
- Soberon Mainero J. & Martinez del Rìo C. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. In *The biology of mutualism*, ed. Boucher, D. H., Croom Helm, London, pp. 192-216.
- Solomon B. P. 1983. Autoallelopathy in *Solanum carolinense*, reversible delayed germination. *American Midland Naturalist*. **110**: 412-418.
- Southwick E. E. 1984. Allocation to floral nectar: A neglected energy investment. *Ecology* **65**: 1775-1779.
- Stanley M.C & Lill A. 2001. Response of silvereyes (*Zosterops lateralis*) to dietary tannins: the paradox of secondary metabolites in ripe fruit. *Australian Journal of Zoology*. **49**: 633-640.
- Strauss S.Y., Conner J.K., & Rush S.L. 1996. Foliar herbivory effects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *American Naturalist*. **147**: 1098-1107.

- Strauss S.Y., Conner J.K., & Lehtilä K.P. 2001. Effects of foliar herbivory by insects on the fitness of *Raphanus raphanistrum*: damage can increase male fitness. *American Naturalist*. **158**: 496-504.
- Valone T.J. 2006. Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. *Oikos* **112**: 252-259.
- Webb C. J. 1999. Empirical studies: Evolution and maintenance of dimorphic breeding systems. En M. A. Geber, T. E. Dawson, and L. F. Delph [eds.], *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*, 61-90. Springer- Verlag, Berlin.
- Weiss, M.R. 2001. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. En: *Cognitive Ecology of Pollination* (L. Chittka & J.D. Thompson, eds.), pp. 171-190. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilson M. F. & Comet T. A. 1993. Food choices by northwestern crows: experiments with captive, free-ranging and hand-raised birds. *Condor*. **95**: 596-615.