



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y POLINIZACIÓN DE *Justicia
candicans* Nees. (ACANTHACEAE) POR COLIBRÍES (AVES:
THROCHILIDAE) EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA
CHAMELA-CUIXMALA, (JALISCO, MÉXICO).**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO:

BIÓLOGO

PRESENTA:

PEDRO JAVIER ROBLES TORAL

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA



LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO 2013



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.



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.

Para el desarrollo de este trabajo se contó con el
financiamiento del proyecto PAPIIT IN 217511
a cargo de la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga.

Agradecimientos

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, por toda la libertad y apoyo brindado para la realización de este trabajo, por todos los comentarios, críticas y sugerencias para mejorar el trabajo de campo y este escrito así como por haberme dado la oportunidad de formar parte de su equipo de trabajo.

A mis sinodales el Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez, la Dra. Patricia Ramírez Bastida, la Dra. Leticia Ríos Casanova, el Dr. Oswaldo Téllez Valdés, por todas sus valiosas observaciones y consejos que contribuyeron a mejorar este trabajo.

Al Dr. Jorge Humberto Vega Rivera, jefe de la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología (UNAM), por darme la oportunidad de realizar el trabajo de campo dentro de la estación y por todo el apoyo brindado a lo largo de mi estancia en este lugar.

Al M. en C. Enrique Ramírez García, Curador de las colecciones de la Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología (UNAM), por su valiosa ayuda en la identificación de insectos.

Al M. en C. Héctor Barrera Escorcía, jefe de los laboratorios de microscopía digital de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (UNAM) y a la M. en C. Daleth Guedea Fernández, por su apoyo y ayuda para fotografiar las muestras de polen.

A la Dra. Patricia Escalante Pliego, Curadora de la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología (UNAM) y al M. en C. Marco Antonio Gurrola Hidalgo, por facilitar el acceso a las colecciones.

Al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, Curador de la Colección Ornitológica del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias (UNAM) y a la M. en C. María Fanny Rebón Gallardo, por permitir el acceso a las colecciones.

A la M. en C. Claudia Isabel Rodríguez Flores, por todo el apoyo brindado desde que formé parte del laboratorio, por todas las críticas, sugerencias y comentarios para mejorar este trabajo.

Agradecimientos personales

A mis padres y hermano, por su apoyo a lo largo de toda mi vida; sin ustedes esto no hubiera sido posible. A mis abuelos, que son una parte muy importante de mi vida, por todo el cariño y apoyo que me han brindado.

A mis amigos de la prepa, que más que mis amigos se convirtieron en mis hermanos: Lili, Hanen, Pipi (Luis), César, Feo (Ricardo), Fea (Pilar), Yaz y su manada. Gracias por permitirme entrar en sus vidas, por todas las cosas buenas y malas que hemos vivido, por que ustedes me enseñaron que “lo que importa es estudiar”; por ésto y muchas cosas más ¡GRACIAS!

A mis amigos de la universidad: Saúl, Diana, Jess, Paola, Alejandra, Galeno, Ricardo, Julio, Millan, Emmanuel, Marilu, María, Jessy, Aldo. Por todos esos buenos momentos que pasamos ya fuese en la Universidad, en los viernes de fiesta o en las salidas a campo.

A aquellas personas que forman y formaron parte del Laboratorio de Ecología: Claudia, Carlos, Bernardo, Gabriel, Manuel, Mónica, Ana, Jess, Víctor, Alexis, porque de ustedes he aprendido tantas cosas y por todas esas salidas a campo.

A mis compañeros de la Estación de Biología Chamela: Fulgens (Eugenia), Edith, Julieta, Alejandro, al incomparable Suatón (Adrián). Por todas esas comidas y charlas tan buenas y esos domingos en la playa, porque sin ustedes mi estancia en Chamela no hubiera sido lo mismo.

CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
Familia Acanthaceae y Género <i>Justicia</i>	5
HIPÓTESIS.....	7
OBJETIVOS.....	8
General	8
Particulares.....	8
MATERIALES Y MÉTODO.....	9
Área de estudio.....	9
Especie de estudio.....	11
Fenología de las plantas en la EBCh.....	13
Densidad poblacional y disponibilidad del recurso floral	13
Biología y morfología floral.....	14
Descripción de polen	15
Cuantificación de néctar	16
Sistema reproductivo.....	18
Visitantes florales	20
Censos de colibríes	22
Ensamble morfológico.....	23
Análisis estadísticos	25
RESULTADOS.....	26
Fenología de las plantas en la EBCh.....	26
Densidad poblacional y disponibilidad del recurso floral	27
Biología y morfología floral.....	28
Descripción de polen	29
Producción de néctar.....	30
Sistema reproductivo.....	37
Visitantes florales	39
Colibríes	39
Mariposas.....	42
Abejas	42
Hormigas.....	43
Crisópidos	43
Ácaros	43
Otros artrópodos.....	44
Polinización.....	45
Censos de colibríes	47
Ensamble morfológico.....	52
DISCUSIÓN.....	54
CONCLUSIONES.....	65

LITERATURA CITADA	67
ANEXOS	74
<i>ANEXO I. Especies ornitófilas.....</i>	75
<i>ANEXO II. Colibríes.....</i>	76
<i>ANEXO III. Mariposas.....</i>	78

Índice de figuras

Figura 1. Área de estudio. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. A) Estación de Biología Chamela. B) Área privada correspondiente a la Fundación Ecológica de Cuixmala. Modificado de Centro de Investigaciones en Ecosistemas, 2013.....	10
Figura 2. <i>Justicia candicans</i> . a) Hábito. b) Nudo de inflorescencia con flor. c) Estambre. d) Cápsula. e) Semilla. Escala: a = 15.0 mm, b = 4.2 mm, c = 0.5 mm, d = 1.5 mm, e = 0.8 mm. Tomado de Daniel (1999).....	12
Figura 3. Variables morfológicas de la corola: a) Longitud de los estambres y el pistilo. b) Corola total. c) Exserción de los estambres y el pistilo. d) Hercogamia. e) Corola efectiva. Modificado de Daniel, 1999.	15
Figura 4. Variables morfológicas consideradas: a) largo del ala, b) largo de la cola y c) culmen total. Tomado de Rodríguez-Flores & Stiles (2005).	21
Figura 5. Puntos de contero establecidos en la Estación de Biología Chamela. Mapa elaborado con Google Earth, (2013).	23
Figura 6. Variables morfométricas consideradas para la curvatura del pico a) Razón del arco. b) Cuerda del pico. Tomado de Rodríguez-Flores & Stiles, (2005).	24
Figura 7. Número total de flores en los 35 parcelas fenológicas.....	26
Figura 8. Disponibilidad de flores, frutos y botones de <i>J. candicans</i> de octubre a diciembre de 2012. Se observa un pico de floración a finales de noviembre.	28
Figura 9. Polen de <i>J. candicans</i> sin colorante a 100x. Se aprecia uno de los poros, el margo y la ornamentación (Foto: Robles-Toral).	30
Figura 10. Cuantificación de néctar de <i>J. candicans</i> . Se muestra error estándar. (N = 25).....	31
Figura 11. Producción calórica de <i>J. candicans</i> durante 24 horas (N = 25). Se muestra el error estándar.	32
Figura 12. Relación entre el volumen, concentración y calorías producidas por las flores de <i>J. candicans</i> vs. temperatura y humedad. Se muestra error estándar.	33
Figura 13. Comparación en la producción de néctar entre cosecha en pie (N = 36) y la tasa de producción de néctar (N = 25) a lo largo del día. Se muestra error estándar.	34

Figura 14. Comparación en la producción de calorías entre cosecha en pie (N = 36) y la tasa de producción de néctar a lo largo del día (N = 25). Se muestra error estándar.	35
Figura 15. A) Promedio de volumen (μ l), B) Promedio de calorías (Cal) y C) Promedio de concentración de azúcares ($^{\circ}$ Brix) en <i>I. hederifolia</i> , <i>I. quamoclit</i> y <i>J. candicans</i> . Se muestra error estándar.	35
Figura 16. Comparación calórica entre <i>J. candicans</i> , <i>I. hederifolia</i> e <i>I. quamoclit</i> . Se muestra según el análisis de covarianza la relación entre las calorías disponibles y la hora del día así como el error estándar.	36
Figura 17. Fruit-set para los diferentes tratamientos aplicados a las flores de <i>J. candicans</i> . Au (Auto-polinización), Ge (Geitonogamia), Al (Alogamia), Po-Es (Polinización Espontanea), Co (Control). Se muestra error estándar.	38
Figura 18. <i>Archilochus</i> sp. y <i>Chlorostilbon auriceps</i> visitando flores de <i>J. candicans</i> (Fotos: López-Segoviano).	41
Figura 19. <i>Mimoides thymbraeus</i> y <i>Phoebis sennae</i> visitando flores de <i>J. candicans</i> (Fotos: López-Segoviano).	42
Figura 20. Porcentaje de colibríes registrados durante los censos en la EBCh. Para ver código de especies ver Cuadro 2.	47
Figura 21. Porcentaje de especies de colibríes registrados en la EBCh, Jalisco en los diferentes periodos de muestreo. Para ver código de especies ver Cuadro 2.	48
Figura 22. Dominancia de las especies de colibríes según el tipo de vegetación. Para ver código de especies ver Cuadro 2.	49
Figura 23. Correlación de Spearman entre el recurso disponible y la abundancia de colibríes por hectárea.	50
Figura 24. Número total de flores abiertas en las 35 parcelanas fenológicas y el número total de colibríes observados en los 35 puntos focales en el mismo periodo de tiempo.	51
Figura 25. Grado de acople entre colibríes y <i>J. candicans</i> dentro de Reserva. Se muestra error estándar. Para ver código de especies ver Cuadro 2.	53

Índice de cuadros

Cuadro 1. Número de frutos y promedio de semillas, seed-set, fruit-set, y éxito reproductivo de <i>J. candicans</i> por tratamiento.....	37
Cuadro 2. Variables morfométricas de los colibríes encontrados en la Reserva. Am ru (<i>Amazilia rutila</i>), Am vi (<i>Amazilia violiceps</i>), Ar al (<i>Archilochus alexandri</i>), Ar co (<i>Archilochus colubris</i>), Ch au (<i>Chlorostilbon auriceps</i>), Cy la (<i>Cynanthus latirostris</i>) y He co (<i>Helimaster constantii</i>).	39
Cuadro 3. Visitantes florales de <i>J. candicans</i> , agrupados por categorías, así como el papel como visitante y su hora de visita. Polinizador (P), Robador primario (I), Robador secundario (II), Visitante ilegítimo (Ϡ). Visitante: Diurno (D), Nocturno (N).	40
Cuadro 4. Especies visitantes y frecuencia de visitas a <i>J. candicans</i> registradas en 60 horas de observación.....	41
Cuadro 5. Polinizadores de <i>J. candicans</i> . Se muestra las partes que son utilizadas para el transporte de polen.	45
Cuadro 6. Frecuencia de visitas de colibríes a <i>J. candicans</i> . Se muestra número de visitas, flores visitadas, tiempo promedio por vista.	46
Cuadro 7. Variables morfométricas de colibríes y de <i>J. candicans</i> en la reserva.....	52

RESUMEN

La interacción colibrí-planta es un mutualismo que implica adaptaciones y/o co-adaptaciones a la planta tener un vector de polen óptimo, y al ave al tener una fuente de néctar óptima. Las plantas utilizadas por colibríes presentan características morfológicas y fisiológicas para facilitar el acceso de las aves al néctar que se han denominado síndrome de polinización por ornitofilia. Debido a que el néctar constituye un recurso alimenticio de alto valor energético, otros animales nectarívoros han desarrollado diversas formas eficientes para evadir las restricciones morfológicas que imponen las flores a visitantes no polinizadores. Estos animales conocidos como robadores de néctar pueden incluir aves Passeriformes, abejas, mariposas, moscas, hormigas, coleópteros, ácaros, e incluso algunas especies de colibríes. Se ha observado ampliamente que el género *Justicia* (Acanthaceae) es polinizado por colibríes. *Justicia candicans* presenta un síndrome de polinización por ornitofilia y se ha observado que es visitada principalmente por colibríes, sin embargo no existen estudios detallados sobre su biología reproductiva, polinización y visitantes florales. Con este propósito se estudió la biología reproductiva y polinización de *J. candicans* en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. Se encontró que las flores presentan un síndrome de polinización ornitófilo, con anthesis diurna, una longevidad de dos días, un sistema de entrecruzamiento autocompatible, hercogamia y un desarrollo homogámico. El néctar es producido y acumulado en la cavidad basal de la corola. La secreción de néctar comienza a las 6:00 h y se prolonga a lo largo del día y la noche. Al comparar las calorías producidas durante las horas de mayor actividad, las flores de *J. candicans* resultaron ser el recurso más utilizado por colibríes en comparación con *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit*. Las flores de *J. candicans* son visitadas por seis especies de colibríes, siete de mariposas (Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae), dos especies de abejas (Apidae), nueve especies de hormigas (Formicidae), crisópodos (Chrysopidea) y por diversos ácaros. De todos estos animales, cuatro especies de colibríes y dos especies de mariposas actúan como polinizadores, siendo los colibríes los más efectivos. Por otro lado las mariposas, abejas, hormigas, crisópodos y ácaros actúan como visitantes ilegítimos y robadores de néctar. Al mismo tiempo se observó que los colibríes que actúan como polinizadores fueron los que presentaron un mejor acople morfológico con *J. candicans*. También se encontró una correlación entre el incremento en la abundancia de colibríes tanto migratorios como residentes y el incremento en la floración de *J. candicans*, por lo que se puede concluir que esta planta tiene una gran importancia para la comunidad de colibríes pues es uno de los pocos recursos disponibles al final de la temporada de lluvias además de formar parte de los corredores de néctar, al mismo tiempo que una gran cantidad de animales dependen de ella.

Palabras clave: Chamela-Cuixmala; Colibríes; *Justicia candicans*; Polinización; Robadores de néctar; Trochilidae.

Summary

The hummingbird- plant interaction is a mutualism that implies adaptations and/ or co-adaptations, for the plant when it gets the best vector pollen, and for the bird when it gets the optimum nectar source. The plants used by hummingbirds has morphologic and physiologic characteristics that ease the birds acces to the nectar, this has been called ornitophilia syndrome. Due to the nectar constitution as a food resource of high energetic level, another nectarivores animals have developed different and efficient forms to avoid morphologic restrictions that visitors non pollenizer flowers impose.

This animals known as nectar stealers may include Passeriforms birds, bees, butterflies, flies, coleopterous, ants, mites and also some hummingbird species. It has been amply observed that the *Justicia* genre (Acanthaceae), is pollinate by hummingbirds.

Justicia candicans presents an ornitophilia pollination syndrome that has been observed as the most visited by hummingbirds, however there is no existence of detailed studies about their reproductive biology, pollination and flower visitors. With this purpose the *J. candicans* reproductive biology and pollination was studied in the Biosphere Chamela-Cuixmala, Jalisco, Reserve. It was found that the flowers presents an ornitophilo pollination syndrome, with diurnal anthesis, a two days lenght of life, an autocompatible intercrossing system, presents hercogamia and homogamic development. The nectar is produced and accumulated in the basal corolla cavity. The nectar discharge starts at 6:00 hours and extend during all day and night. When comparing the calories produced during the major activity, the *J. candicans* flowers resulted the resource most used by the hummingbirds in comparison with *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit*.

The *J. candicans* flowers are visited by six hummingbirds species, seven of butterflies (Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae), two of bees (Apidae), nine of ants (Formicidae), crisopides (Chrysopidea) and different mites. Of all these animals, four hummingbird species and two of butterflies perform as pollenizers, being the hummingbird the most effective. By the other hand the butterflies, bees, crisopides ants, and mites play as illegitimate and nectar stealers visitors.

By the same time it was watched that the hummingbirds that perform as pollenizers were the ones that represented the best morphologic joint with *J. candicans*. Also it was found an interrelationship between the hummingbirds abundance increase, as many migrants as residents, and the *J. candicans* flowers increase, so it can be concluded that this plant has a great importance for the hummingbirds comunity given the fact that is one of the few resources available at he end of the rainy season, as well as being part of the nectar driver, at the same time lots of animals depend on it.

Keywords: Chamela-Cuixmala; Hummingbirds; *Justicia candicans*, pollination, nectar robbers; Trochilidae.

INTRODUCCIÓN

La polinización puede definirse como la transferencia de los granos de polen de las anteras al estigma de una flor (Endress, 1994), lo que permite el intercambio genético entre las plantas de una misma especie (Iñiguez, 1996). Cerca del 90% de las especies de angiospermas son polinizadas por animales (Valiente-Banuet, 2002), de las cuales aproximadamente el 24% de las especies del sotobosque son polinizadas por colibríes en los bosques tropicales (Kress & Beach, 1994).

Los colibríes son aves nectarívoras altamente especializadas desde un punto de vista fisiológico, pero generalistas desde el punto de vista ecológico, ya que visitan diferentes especies de plantas para satisfacer sus requerimientos energéticos (Rodríguez-Flores, 2009).

La interacción colibrí-planta es un mutualismo que implica adaptaciones y/o co-adaptaciones desde el punto de vista de la planta al tener un vector de polen óptimo, y desde el punto de vista del ave al tener una fuente de néctar óptima (Stiles, 2000). Por lo anterior, se ha sugerido que las comunidades de colibríes y flores particulares exhiben patrones de morfología y fenología que reflejan adaptaciones evolutivas relacionadas con interacciones competitivas entre las especies de cada grupo, e interacciones mutualistas estrechas entre las aves y las flores polinizadas por ellas (Gutiérrez, 2008). Además del mutualismo entre colibríes y plantas, existe una alta competencia entre las plantas por los mejores vectores de polen y entre los colibríes por los mejores recursos de néctar (Mitchell *et al.*, 2009).

Las plantas utilizadas por los colibríes presentan un conjunto de características morfológicas y fisiológicas para facilitar el acceso de éstas al néctar y en el proceso asegurar la polinización. A este conjunto de características se le ha llamado síndrome de polinización por ornitofilia (Faegri & Van Der Pijl, 1979). Algunas de estas características son: flores con antesis diurna, coloración roja, corolas tubulares con receptáculos de néctar en la base de tubo, anteras y estigma en la entrada del tubo,

ausencia de olor, gran calidad de néctar con altas concentraciones de azúcar entre 18% y 23% (Faegri & Van Der Pijl, 1979; Cruden *et al.*, 1983).

Sin embargo, debido a que el néctar constituye un recurso alimenticio de alto valor energético, otros animales nectarívoros han desarrollado diversas formas eficientes para evadir las restricciones morfológicas que imponen las flores a visitantes no polinizadores (Stiles, 1981). Estos animales conocidos como robadores de néctar pueden incluir aves, abejas, mariposas, moscas, hormigas, coleópteros, ácaros, e incluso algunas especies de colibríes (Rojas-Nossa, 2007). Debido a que algunos de estos robadores de néctar remueven el néctar de las flores a través de una perforación en la corola (permitiéndoles acceder directamente a la cámara de néctar, Maloof & Inouye, 2000), se ha considerado que estos organismos pueden afectar de manera positiva, negativa o neutra las relaciones entre las plantas y los polinizadores (Arizmendi, 2001). La presencia de dichos robadores puede i) causar daños a las flores, al grado de evitar la futura producción de semillas, ii) disminuir la cantidad de néctar disponible evitando y/o disminuyendo así la visita de los polinizadores, iii) obligar a los polinizadores a visitar diferentes parches en busca de más flores incrementando así las distancias de vuelo y por consiguiente la dispersión del polen, o iv) no dañar los nectarios y partes reproductivas durante el robo, así el polinizador seguirá visitando las flores (Hernández & Toledo, 1979, Arizmendi, 2001).

Entre las aves que realizan movimientos migratorios encontramos a los colibríes quienes al igual que otras especies de aves recorren miles de kilómetros entre sus sitios de reproducción y sus sitios de hibernación (Navarro & Benitez, 2001). Dichos viajes pueden implicar una enorme demanda de energía y así como muchas especies de aves migratorias los colibríes no son fisiológicamente capaces de almacenar suficiente energía para realizar completamente su ruta migratoria por lo que deben realizar frecuentes paradas para reabastecer sus requerimientos energéticos y así completar su migración (Russell *et al.*, 1994).

Dentro de los corredores migratorios encontramos los denominados corredores de néctar que los polinizadores siguen a fin de aprovechar una secuencia de plantas que van floreciendo a lo largo de un gradiente que va orientado de sur a norte en

primavera y de forma contraria durante el otoño. Estas flores brindan néctar que les proporcionan energía que les permite completar su migración. (Chambers *et al.*, 2004)

Familia Acanthaceae y Género *Justicia*

Daniel (1998) reportó que la familia Acanthaceae posee diversos taxones con el síndrome de polinización por ornitofilia, con alrededor de 360 especies en México de las cuales 41 se encuentran en el Estado de Sonora. Igualmente encontró que diversas especies son auto-compatibles, por lo que pueden auto-polinizarse cuando los polinizadores son escasos.

El género *Justicia* es el más grande de la familia Acanthaceae, con cerca de 700 especies a nivel mundial. En México, el género cuenta con al menos 90 especies. El género está compuesto por plantas herbáceas perennes, decumbentes a erectas, arbustos o árboles pequeños. Las características más representativas del género son flores zigomórficas, labio superior de la corola rugulado, androceo de dos estambres de anteras bitecas y sin estaminodios, y cápsulas estipitada con 4(ó menos) semillas (Daniel & Acosta-C 2003).

Respecto a la biología reproductiva de *Justicia candidans*, Freeman, *et al.* (1984) reportaron una concentración de néctar de 16% de fructosa, 16% de glucosa y 68% de sacarosa en California. Arizmendi (1987) encontró que *Justicia mexicana* (*Justicia candidans* [Nees.] L.D. Benson, 1981) posee el síndrome clásico de polinización por ornitofilia, con una producción de 5 μ l de néctar y una concentración del 26% de azúcar, por lo que supone que es polinizada por colibríes. Al mismo tiempo encontró que *Justicia mexicana* es visitada por colibríes como *Chlorostilbon canivetii*, *Amazilia rutila*, *Cynantus latirostris* y el colibrí migratorio *Archilochus colubris*; por insectos como *Trigona fulviventris* (Hymenoptera), mariposas (Pieridae), escarabajos (Curculionidae), moscas (Diptera) y Chinchas (Hemiptera), y arácnidos (Opiliona) durante los meses de octubre, noviembre y febrero en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco. Quintana-Vásquez (2007) estudió la polinización de *Justicia candidans* y encontró, que

tiene una polinización de tipo auto-compatible, una producción de néctar de 4 μ l y 41% de sacarosa y que sus flores son visitadas por *Cynanthus latirostris* y *Apis mellifera* (Hymenoptera), durante los meses de junio a marzo en el estado de Sonora.

Dentro de la ruta migratoria de algunas especies de colibríes se ha observado a *J. candicans* formando parte de los corredores de néctar de especies como *Archilochus colubris*, *Calypte costae*, *Selasphorus rufus* y *S. platycercus* (Arizmendi, 1990; Van Dervender et al., 2004, Quintana-Vásquez, 2007).

Arizmendi (1987) estudió las interacciones entre la comunidad de colibríes y su recurso vegetal dentro de la región de Chamela, en este trabajo menciona una serie de plantas que son de mayor importancia para la comunidad de colibríes, dentro de las cuales se encuentra *J. candicans*, siendo ésta una de las pocas especies que florecen hacia el final de la temporada de lluvias, por otro lado ha sido observada formando parte de los corredores de néctar los cuales son de vital importancia para los colibríes migratorios. Debido a esto en el presente trabajo se estudió su biología reproductiva, producción de néctar, visitantes florales e importancia para los colibríes dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala determinando: i) sus características florales, los patrones de visita y polinización; ii) la biología reproductiva de la especie; iii) la caracterización de néctar; iv) la fenología de la floración para determinar si existe una sincronización entre la floración de *J. candicans* y la llegada de colibríes migratorios.

HIPÓTESIS

- Dadas las características que presentan las flores de *Justicia candidans*, así como los sistemas reproductivos de plantas relacionadas con esta especie, se espera que *J. candidans* sea polinizada principalmente por colibríes y presente un sistema de entre cruzamiento autocompatible.
- Dado que la región de Chamela es un sitio de migración para algunas especies de colibríes y la floración de *J. candidans* ocurre en invierno, se espera que si esta especie de planta es importante para los colibríes su llegada se sincronizará con la floración de ésta.

OBJETIVOS

General

- Determinar los polinizadores de *Justicia candidans* así como caracterizar su biología reproductiva y resaltar la importancia de esta especie de planta para los colibríes dentro de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, Jalisco.

Particulares

- Describir la biología floral de *Justicia candidans*.
- Determinar la fenología de *J. candidans*, así como de otras especies que florecen sincrónicamente con ésta.
- Determinar el volumen y la concentración de néctar en las flores de *J. candidans*.
- Comparar la calidad de los recursos ornitófilos disponibles dentro de la reserva.
- Establecer el sistema reproductivo de *J. candidans*.
- Conocer la gama de visitantes florales (polinizadores, visitantes ilegítimos y los robadores de néctar), la frecuencia de visitas y el periodo de mayor actividad de éstos.
- Evaluar las cargas de polen de los visitantes de *J. candidans*.
- Determinar si la abundancia de colibríes aumenta con la floración de *J. candidans*.
- Determinar si existe un ajuste morfológico entre las especies de colibríes y la corola de *J. candidans*.

MATERIALES Y MÉTODO

Área de estudio

La Estación de Biología Chamela (de ahora en adelante EBCh) forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, se localiza en la costa suroeste de Jalisco, México (19°30'N, 105°03'O), a dos kilómetros al este de la línea costera y seis kilómetros al sureste de la Bahía de Chamela abarcando 3,300 hectáreas (Fig. 1). El clima del área es del tipo AwO(x')i (García, 1973), que se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad que incluye época de secas de enero a junio y una de lluvias de julio a noviembre. El 80% de la precipitación anual se concentra en los meses de julio a noviembre, siendo agosto el mes más lluvioso (Bullock 1988, García 1973). El promedio anual de precipitación es de 748 mm y la temperatura media anual es de 24.9 °C (Bullock 1988).

El tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia, que se distribuye en los lomeríos entre 30 y 300 msnm. Este tipo de selva consta de un estrato arbóreo que alcanza de 5 a 15 m de alto y en él se encuentra una alta densidad de epífitas. Durante el período de sequía, el 95% de las especies pierden las hojas. El estrato arbustivo y el herbáceo sólo se desarrollan en época de lluvias, y tanto la floración como la fructificación se concentran en los meses de junio a julio (Bullock & Solís-Magallanes, 1990).

La selva mediana subperennifolia abarca una menor extensión en la Reserva, se encuentra restringida a los cauces de arroyos, y cuenta con dos estratos arbóreos: uno hasta los 15 m y otro hasta los 40 m. Durante el periodo de sequía, del 50% al 75% de la vegetación pierde las hojas (Lott *et al.* 1987). Este tipo de selva sirve durante la época de secas de refugio a varias especies, debido a que la humedad remanente en el suelo amortigua los efectos de la sequía (Ceballos, 1995). Ambos tipos de selvas están sometidos a las mismas condiciones climatológicas, pero difieren en fenología, edafología y composición florística (Rzedowski 1986).

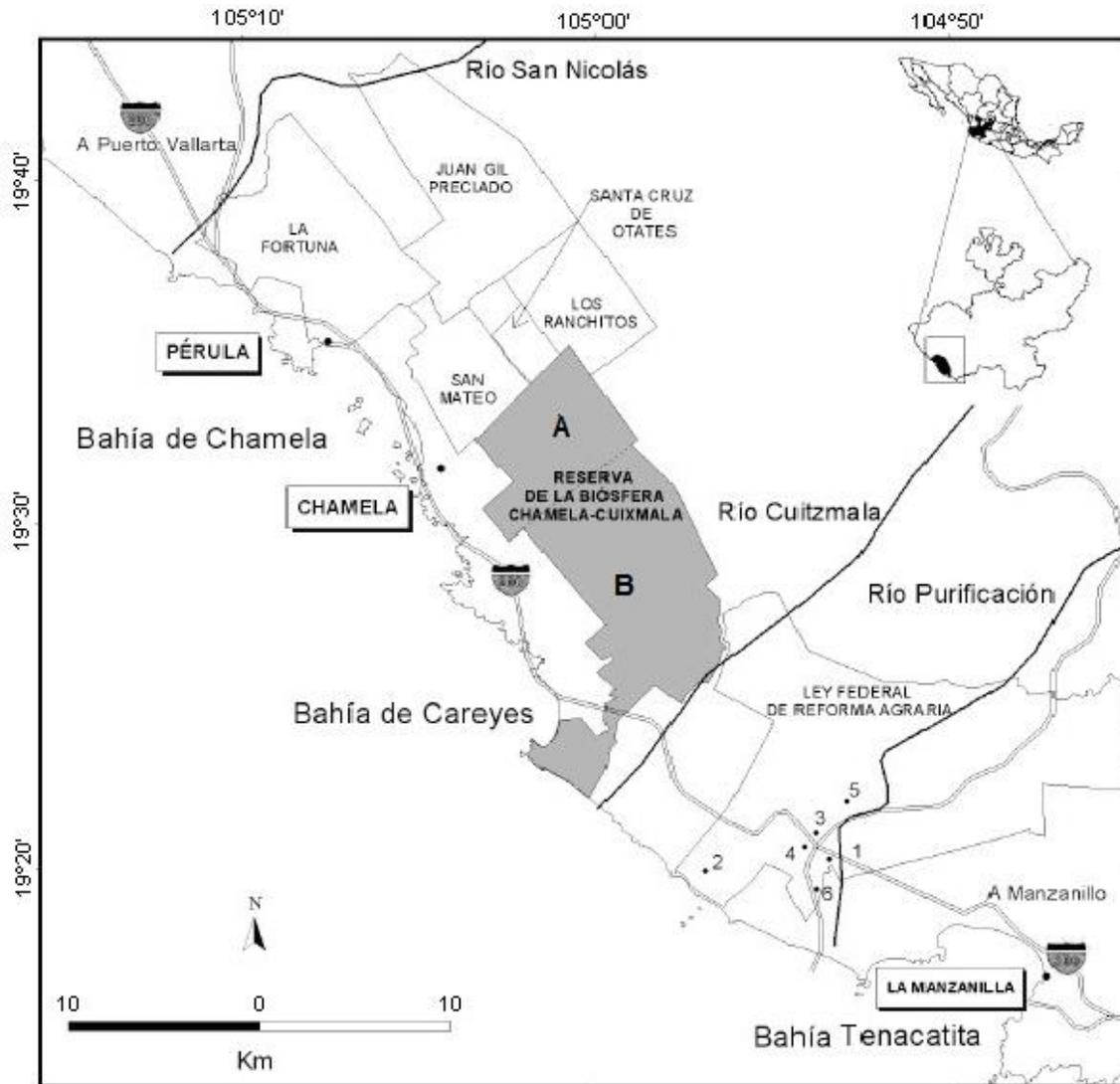


Figura 1. Área de estudio. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. A) Estación de Biología Chamela. B) Área privada correspondiente a la Fundación Ecológica de Cuixmala. Modificado de Centro de Investigaciones en Ecosistemas, 2013.

Especie de estudio

Justicia candicans (Nees) L.D. Benson, 1981. Es una planta arbustiva de hasta 2 m de altura; con hojas de 4 cm a 10 cm de largo, simples, enteras, láminas lanceoladas u ovadas, escasamente pubescentes; acuminadas, acusadas en la base; de 1 a 4 flores en racimos terminales o axilares, corola tubular de 3 cm de largo, corola roja con marcas blanca sobre el labio inferior, dos estambres y pistilo exertos, tecas rojas oscuras, polen amarillo; cápsula con 4 semillas. Se distribuye en matorrales xerófilos, bosque tropical caducifolio, selva baja caducifolia y vegetación secundaria en los estados de Guanajuato, Querétaro, Michoacán, Jalisco, Sinaloa, Sonora (Arizmendi, 1987; Daniel & Acosta-C., 2003). (Fig. 2). En Jalisco florece durante los meses de septiembre a noviembre y de febrero a marzo (Arizmendi, 1987; Tropicos, 2013).

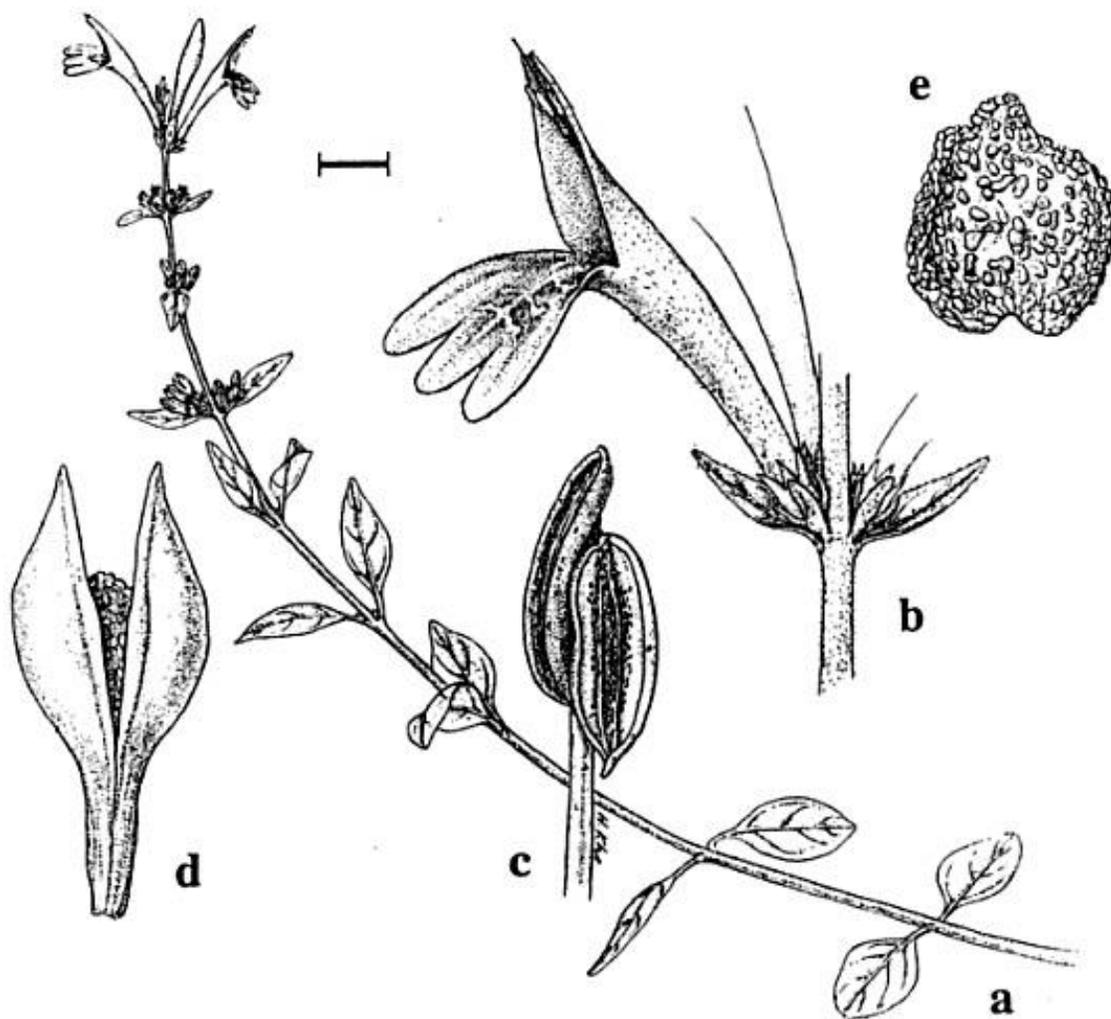


Figura 2. *Justicia candicans*. a) Hábito. b) Nudo de inflorescencia con flor. c) Estambre. d) Cápsula. e) Semilla. Escala: a = 15.0 mm, b = 4.2 mm, c = 0.5 mm, d = 1.5 mm, e = 0.8 mm. Tomado de Daniel (1999).

Fenología de las plantas en la EBCh

Para determinar la fenología de las plantas utilizadas por colibríes dentro de la EBCh se establecieron 35 parcelas fenológicas (radio = 30 m) distanciadas entre sí por 250 m, distribuidas en los diferentes tipos de vegetación presentes en el área estudio: 17 en selva mediana subperenifolia y 18 en selva baja caducifolia, las cuales fueron muestreadas cada diez días entre el 21 de octubre de 2012 y el 9 de diciembre de 2012.

Dentro de cada una de las parcelas fenológicas se contabilizaron todas las flores de las diferentes especies de plantas que presentaron síndrome ornitófilo (corola tubular, colores muy vistosos y la presencia de néctar como recompensa) o que se supiera que son utilizadas por los colibríes.

Densidad poblacional y disponibilidad del recurso floral

Se delimitaron 30 parcelas de 2 x 2 m, las cuales fueron ubicadas en los lugares donde se encontró *Justicia candidans* en floración. Así mismo se determinó el tipo de vegetación en cada una de las parcelas. Para determinar la abundancia se cuantificó el número de individuos en cada una de las parcelas y posteriormente se calculó la densidad. Los tallos que forman grupos densos pueden tener conexiones subterráneas por lo que se les consideró como un individuo. Para calcular la disponibilidad del recurso floral se realizó un total de 16 conteos con intervalos de dos días entre el 17 de octubre y el 9 de diciembre. En cada cuadrante se cuantificó el número de flores, botones y frutos presentes distinguiendo las que presentaran señales de robo.

Biología y morfología floral

Se registró la floración de *Justicia candidans* durante los meses de octubre, noviembre y diciembre mediante observaciones *in situ* dentro del área de estudio. Así mismo se determinó el tiempo que tardan las flores desde la apertura de los botones florales hasta la producción de frutos.

Para determinar el tiempo de maduración de las partes reproductivas se seleccionaron 20 botones florales, los cuales fueron marcados y monitoreados desde su apertura. Las anteras fueron monitoreadas desde la apertura del botón hasta que fue posible apreciar el polen maduro. Una vez que el botón estuvo abierto, se determinó la receptividad del estigma agregando algunas gotas de agua oxigenada sobre él (Kearns & Inouye, 1993) y mediante una lupa (20x) se observó el momento en que el estigma se hace receptivo al producirse un burbujeo al entrar en contacto con el agua oxigenada.

Se determinó el tiempo de vida de las flores de *J. candidans*, excluyendo con bolsas de tul la mayor cantidad de botones florales disponibles (N= 46) para evitar su depredación. A continuación, se observó la hora en la cual ocurrió la antesis y se tomó el tiempo en que las flores tardaron en cerrar.

Se determinó la morfología floral de *J. candidans* tomando las medidas de corola total, corola efectiva, longitud de los estambres, longitud del pistilo, exéresis de los estambres, exéresis del pistilo y la hercogamia (distancia espacial entre sexos) en 30 flores maduras de un total de 15 individuos (Fig. 3).

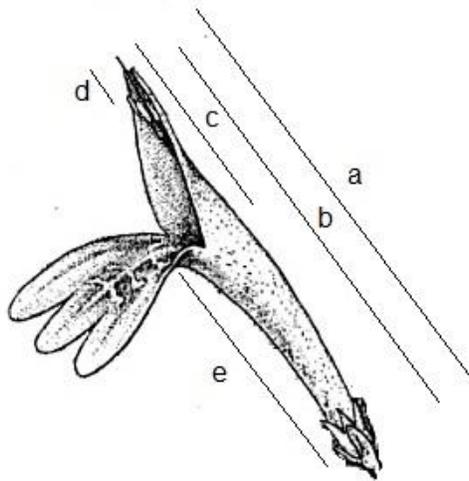


Figura 3. Variables morfológicas de la corola: a) Longitud de los estambres y el pistilo. b) Corola total. c) Exserción de los estambres y el pistilo. d) Hercogamia. e) Corola efectiva. Modificado de Daniel, 1999.

Descripción de polen

Se recolectaron cargas de polen (N= 23) de las anteras de las flores de *Justicia candidans* con gel de fucsina básica según la técnica propuesta por Beattie (1971), con el objetivo de tener una muestra de polen de referencia de la planta. La descripción de las cargas de polen se llevó a cabo con un microscopio óptico (Motic) usando el objetivo 100x. Así mismo, se fotografió el material con una cámara digital de 2.0 mp (Motic), y se tomaron las medidas morfométricas con el software de la misma marca. Los caracteres considerados para la descripción de polen fueron: eje polar, eje ecuatorial y el diámetro del poro. Se describió el tipo de ornamentaciones presentes en los granos con ayuda de manuales palinológicos (Fonnegra, 1989).

Cuantificación de néctar

Para la cuantificación de néctar de *Justicia candidans* se realizó una curva de producción de néctar. Se utilizaron bolsas de tul para excluir 240 botones florales un día antes de su apertura evitando así cualquier tipo de visita una vez abiertas; exceptuando ácaros ya que no se realizaron exclusiones para ellos. Se extrajo el néctar presente en las flores (N= 20) y se cuantificó el volumen (μl) y la concentración ($^{\circ}\text{Brix}$); al mismo tiempo se midió la temperatura y la humedad con ayuda de una estación climatológica de campo (Kestrel 4500) al momento de la extracción del néctar. Este proceso se repitió cada dos horas desde las 6:00 h hasta las 4:00 h abarcando así las 24 horas del día.

La cuantificación del néctar acumulado de *J. candidans* se llevó a cabo excluyendo, de la forma antes mencionada, 20 botones florales un día antes de su apertura para evitar las visitas. Posteriormente, se extrajo el néctar acumulado 12 horas después de su apertura, del mismo modo se tomaron los parámetros ambientales antes mencionados.

Se realizó cosecha en pie de *J. candidans* extrayendo el néctar de 36 flores cada hora, desde las 6:00 h hasta las 19:00 h. Se midió la temperatura y la humedad ambiental a la hora de la extracción del néctar. Del mismo modo se llevó a cabo cosecha en pie de *Ipomoea hederifolia* midiendo el néctar de 25 flores cada hora desde las 6:00 h hasta las 18:00 h; y de *I. quamoclit* en 20 flores cada dos horas desde las 7:00 h hasta las 15:00 h. Se realizó cosecha en pie de *I. hederifolia* e *I. quamoclit*, debido a que son un recurso disponible con síndrome ornitófilo, y así hacer una comparación entre ellas y *J. candidans*.

Para la cuantificación del volumen de néctar producido (independientemente del método) se utilizaron capilares no heparinizados marca Lauka de 75 mm de 1.4-1.6 mm). Así mismo, para la cuantificación de la concentración de néctar se utilizó un refractómetro de campo de 0 a 32 % $^{\circ}\text{Brix}$ (VEE GEE; BTX-1).

La corrección del volumen (μl) se realizó utilizando la siguiente ecuación y para convertir los °Brix en moles (mol) se utilizó la tabla de conversiones tomada de Kearns & Inouye (1993).

$$\frac{\text{mm de néctar en el capilar}}{\text{longitud total del capilar}} (\text{volumen total del capilar})$$

Para determinar el número de calorías se utilizaron los datos de volumen (μl) y calidad de néctar (mol) mediante la siguiente ecuación, según lo propuesto por Stiles (1975).

$$\text{Cal} = (\text{volumen de néctar})(\text{mol})(1.34)$$

Se entiende que 1 molar de solución de sacarosa contiene 1349.6 cal/ml, usando esta conversión solo se introduce un 3 % o 4 % de error en soluciones de glucosa y fructuosa (Kearns & Inouye, 1993).

Sistema reproductivo

Para caracterizar el sistema de reproducción de *Justicia candidans* se utilizaron cinco tratamientos de polinización que se describen a continuación:

1. Auto-polinización: Los botones florales seleccionados de 10 individuos fueron excluidos con bolsas de tul, al día siguiente cada flor fue auto-polinizada con su propio polen y posteriormente excluidas a cualquier visitante (N = 25).
2. Geitonogamia: Los botones florales seleccionados de diez individuos fueron emasculados y excluidos con bolsas de tul, al día siguiente las flores se polinizaron con el polen de otras flores del mismo individuo y nuevamente excluidas. (N = 25).
3. Alogamia ó Polinización cruzada: Los botones florales seleccionados de diez individuos fueron emasculados y excluidos con bolsas de tul, al día siguiente las flores fueron polinizadas con polen de flores de 10 individuos diferentes, inmediatamente las flores polinizadas fueron excluidas (N = 25).
4. Polinización espontánea: Los botones florales seleccionados de diez individuos fueron embolsados y excluidos a cualquier visitante (N = 25).
5. Polinización abierta o control: Las flores seleccionadas de diez individuos permanecieron disponibles a cualquier visitante. Una vez transcurridos 2 días las flores fueron excluidas con bolsas de tul (N = 30).

Estos tratamientos se monitorearon hasta que las flores produjeron frutos o fuesen abortados. Una vez cosechados los frutos, fueron contabilizados así como el número de semillas contenidos en ellos para cada uno de los tratamientos.

Se determinó el fruit-set y el seed-set en cada uno de los tratamientos mediante las siguientes ecuaciones:

$$\text{Fruit set} = \frac{\text{No. de frutos obtenidos}}{\text{No. de flores por tratamiento}}$$

$$\text{Seed set} = \frac{\text{No. de semillas obtenidas por fruto}}{\text{No. de óvulos promedio por flor}}$$

También se obtuvo el éxito reproductivo en cada tratamiento siguiendo la fórmula propuesta por Dafni (1992).

$$\text{Éxito reproductivo} = \left(\frac{\text{No. de frutos obtenidos}}{\text{No. de flores tratadas}} \right) \left(\frac{\text{No. promedio de semillas por fruto}}{\text{No. promedio de óvulos por flor}} \right)$$

Visitantes florales

Para conocer los visitantes florales de *Justicia candicans* se realizaron observaciones focales (60 horas) utilizando binoculares (Vortex 8 x 32 mm). Éstas se llevaron a cabo en un horario de 06:00 h a 11:00 h y de 16:00 h a 19:00 h, debido a que son los periodos de mayor actividad de los colibríes. Para complementar la información sobre los visitantes diurnos se efectuaron observaciones de 11:00 h a 16:00 h ya que es la hora de mayor actividad de los insectos. Para determinar a los visitantes nocturnos y/o crepusculares se realizaron observaciones (22 horas) de 19:00 h a 6:00 h y así registrar sus visitantes durante éste periodo de tiempo. De este modo se pudieron cubrir las 24 horas del día.

Durante las observaciones cada uno de los visitantes fue agrupado en una categoría dependiendo el tipo de actividad que realizó: i) polinizador, si alguna de las partes del visitante entró en contacto con las partes reproductivas de la flor; ii) robador primario, si utilizaba alguna estructura para realizar perforaciones en la base de la corola y extraer néctar; iii) robador secundario, si utilizaba orificios elaborados por algún otro animal para así extraer néctar; y iv) visitante ilegítimo, si al visitar la flor y extraer el néctar éste no hacía contacto con las estructuras reproductivas (Inouye, 1980). Así mismo se discriminó entre visitante diurno y nocturno. En el caso particular de colibríes se consideró el número de flores que visitaron y el tiempo invertido en cada visita. Cada uno de los colibríes observados fue identificado con ayuda de una guía de campo (Howell, 2003). Debido a la gran movilidad que tienen los colibríes, se ha observado que las cargas de polen extraídas de estos son una buena medida para identificar las especies vegetales que visitan aún cuando no es posible observar a los colibríes realizar las visitas directamente (Rodríguez-Flores & Stiles, 2005). La captura de colibríes se llevó a cabo utilizando tres redes de niebla de 6 x 3 m y tres más de 12 x 3 m con una apertura de malla de 25 mm. Las redes fueron colocadas de octubre a diciembre durante 11 días de manera individual y/o formando transectos. Las redes permanecieron abiertas de las 6:00 h a las 12:00 h y de 15:00 h a 16:00 h en los sitios donde se encontró a *J. candicans* en floración (188 horas / red).

A cada uno de los colibríes capturados le fueron tomadas distintas medidas morfológicas: culmen total, ancho de la comisura, alto del pico, largo del ala, largo de la cola y peso (Fig. 4). Al mismo tiempo a cada colibrí capturado se le tomo una carga general de polen (N= 23) siguiendo la metodología propuesta por Beattie (1971). Posteriormente las cargas de polen fueron examinadas con un microscopio óptico (Motic) para determinar la presencia o ausencia de polen de *J. candicans* en los colibríes y así confirmar su papel como polinizadores.

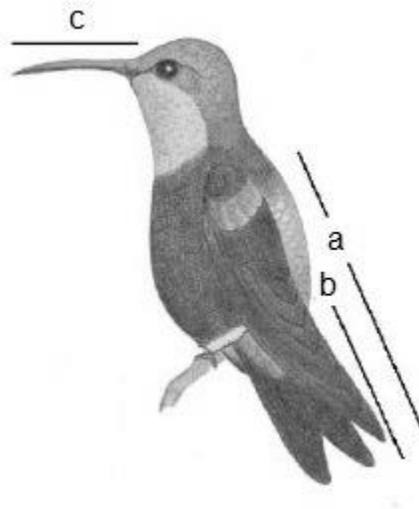


Figura 4. Variables morfológicas consideradas: a) largo del ala, b) largo de la cola y c) culmen total. Tomado de Rodríguez-Flores & Stiles (2005).

La colecta de mariposas se llevó a cabo utilizando una red aérea. Después de observar a una mariposa visitar las flores de *J. candicans* ésta era capturada y sacrificada mediante congelación. Posteriormente fueron montadas en restridores para su identificación mediante guías (García-Robledo *et al.*, 2002) y el sitio web Butterflies of America (2013).

Las abejas fueron colectadas siguiendo la metodología antes descrita y colocadas en alcohol al 70% para su identificación con ayuda de la colección de referencia de la familia Apidae de la EBCh.

En el caso particular de homópteros y hormigas, una vez que éstos fueron observados visitando las flores de *J. candicans*, se colectaron manualmente y se colocaron en alcohol al 70%. Se identificaron con ayuda de la colección de referencia de la familia Membracidae para los homópteros y la familia Formicidae de la EBCh y el sitio web antweb (2013) en el caso de las hormigas.

Las larvas de coleópteros, lepidópteros y crisópidos fueron colectadas manualmente después de ser observadas visitando las flores de *J. candicans* e identificadas con ayuda del personal de la EBCh.

Censos de colibríes

Se realizaron censos de colibríes para documentar si la abundancia de colibríes tanto residentes como migratorios se relacionaba con el periodo de floración de *J. candicans*.

Los censos se realizaron utilizando 35 puntos de conteo (Fig. 5), con un radio fijo de 50 m, separados entre sí por al menos 250 m y durante 10 minutos en cada punto se registró cada uno de los colibríes observados, considerando especie y sexo (cuando fue posible). Se efectuaron seis censos del 21 de octubre al 9 de diciembre. Cada muestreo se llevó a cabo por la mañana durante dos días consecutivos con diez días de separación entre cada muestreo. De este modo se determinó la abundancia de colibríes dentro de la EBCh.

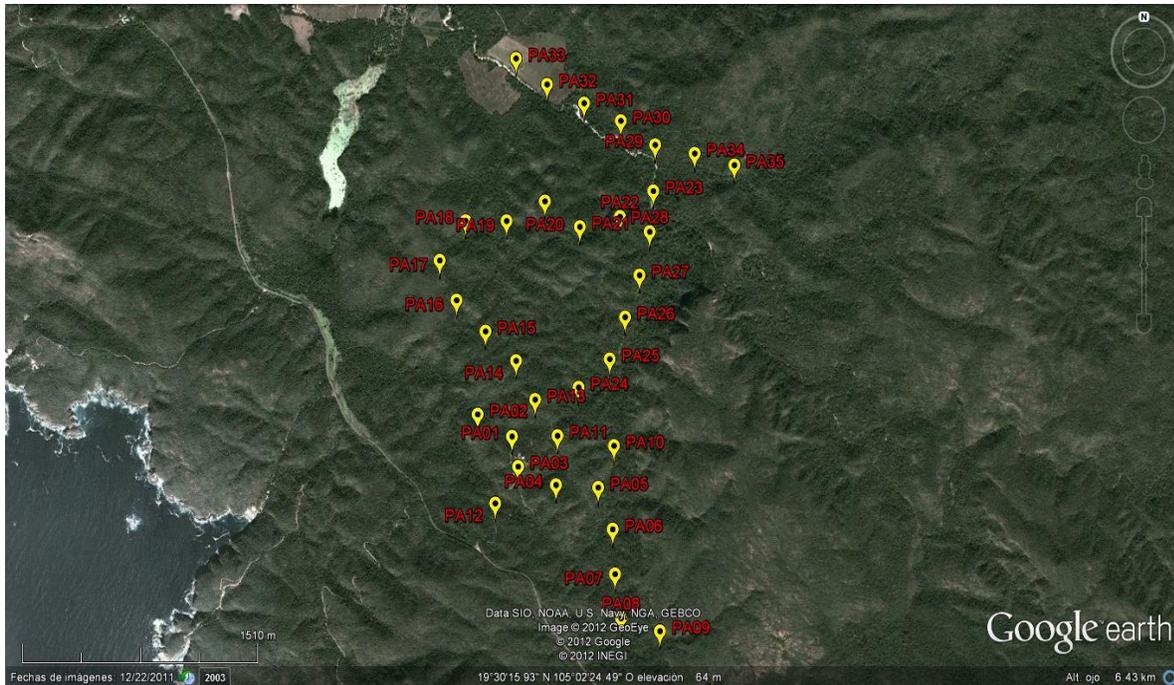


Figura 5. Puntos de contero establecidos en la Estación de Biología Chamela. Mapa elaborado con Google Earth, (2013).

Ensamble morfológico

Se analizó el ensamble morfométrico entre las especies de colibríes observadas y *J. candidans* para lo cual fueron utilizadas las medidas de los colibríes capturados y de flores colectadas. Debido a que la tasa de captura fue muy baja o inexistente para algunas especies, se utilizaron ejemplares de zonas aledañas a la Reserva depositados en la Colección de Aves de la Estación de Biología Chamela, la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología y del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Para calcular la curvatura del pico de cada especie de colibrí se fotografiaron los picos. Con estas fotografías y mediante el programa informático Imagej, es posible aumentar el tamaño de la imagen y calcular sobre ésta la razón del arco/ cuerda del pico (Stiles, 1995). El valor mínimo de este índice es 1 (pico recto), y mientras mayor sea el índice mayor es la curvatura del pico (Rodríguez-Flores & Stiles, 2005). La curvatura de la corola se determinó al fotografiar las flores prensadas con una placa de

vidrio y al igual que con los picos de colibríes se utilizó el programa Imagej para aumentar la imagen y calcular la razón del arco y la corola total (Rodríguez-Flores & Stiles, 2005).

Para evaluar el ajuste morfológico entre el pico de los colibríes y la corola de la flor, se calculó, para cada especie de colibrí, la razón entre la longitud del culmen y la longitud de la corola efectiva, comparando que tan similares son estas medidas. La curvatura del pico/ curvatura de la corola, valores cercanos a 1 indican un mejor acople (Rodríguez-Flores & Stiles, 2005).

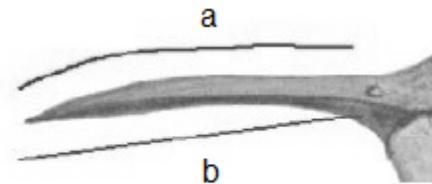


Figura 6. Variables morfométricas consideradas para la curvatura del pico a) Razón del arco. b) Cuerda del pico. Tomado de Rodríguez-Flores & Stiles, (2005).

Análisis estadísticos

Para determinar si el volumen, la concentración de azúcar y la cantidad de calorías en el néctar de *J. candicans* se ven afectados por factores físicos del ambiente como la temperatura y la humedad, se realizó una regresión lineal para cada una de las combinaciones posibles: humedad vs. volumen, humedad vs. porcentaje de azúcar, humedad vs. calorías, temperatura vs. volumen, temperatura vs. porcentaje de azúcar, temperatura vs. calorías.

Debido a que además de *J. candicans* se encontraron *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit*, con síndrome de polinización por ornitofilia se realizó un análisis de covarianza mediante el paquete estadístico GraphPad Prism 5 para determinar si alguna de estas especies presenta una relación entre la cantidad de calorías disponibles en el néctar y el tiempo, y si está relacionada con los horarios de mayor actividad de colibríes.

Para determinar si existió un efecto de los tratamientos en la producción de frutos, se utilizó un modelo lineal generalizado (MLG) con distribución de tipo binomial para datos no agregados y función de enlace logit. Así mismo, para determinar si existió una diferencia en la producción de semillas en los tratamientos de polinización, se utilizó un MLG con distribución de tipo binomial para datos agregados y función de enlace logit. Estos análisis se llevaron a cabo con el programa estadístico R 2.9.1.

Se realizó un análisis de contingencia mediante el el paquete estadístico GraphPad Prism 5 con el fin de determinar si existe un cambio en la composición de las especies de colibríes a lo largo de la floración de *J. candicans*.

La abundancia de colibríes en la EBCh fue determinada mediante el programa Distance 6.0. Se correlacionó la abundancia de los colibríes en la zona de estudio con el número de flores de las dos especies de plantas más importantes para colibríes en la región durante el periodo de muestreo (*J. candicans* e *I. hederifolia*). Se realizó una correlación de Spearman mediante el paquete estadístico GraphPad Prism 5.

RESULTADOS

Fenología de las plantas en la EBCh

Dentro de los 35 parcelas fenológicas realizadas, se registró la presencia de ocho especies de plantas que son utilizadas en menor o mayor intensidad por colibríes: *Justicia candicans* (Acanthaceae), *Tillandsia* sp. (Bromeliaceae) *Ipomoea hederifolia*, *I. quamoclit*, *I. meyeri*, *I. nil*, *I. pedicellaris*, *I. trifida* (Convolvulaceae), siendo el género *Ipomoea* el que presentó la mayor producción de flores decayendo su floración hacia finales de noviembre, contrario con lo sucedido con *J. candicans* quien presenta un incremento en su floración hacia finales de noviembre (Fig. 7).

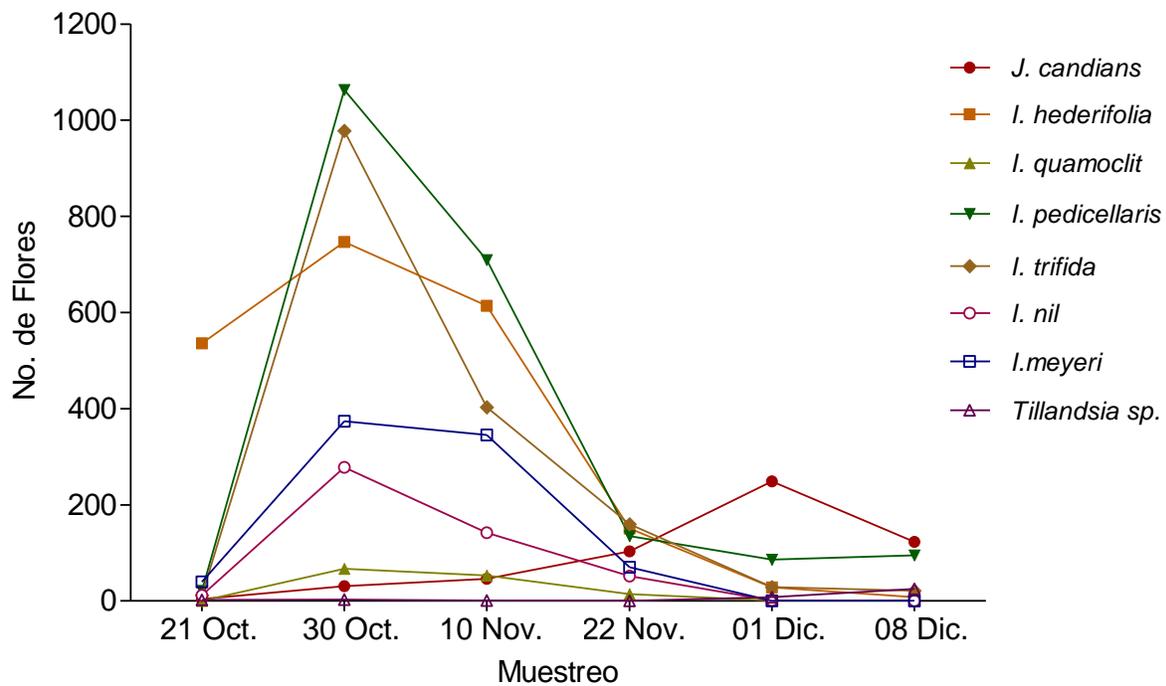


Figura 7. Número total de flores en los 35 parcelas fenológicas.

Densidad poblacional y disponibilidad del recurso floral

La densidad de plantas de *J. candicans* en cada una de las parcelas varió entre 0.25 y 1 plantas / m². La densidad total en las parcelas fue de 0.55 plantas / m² (DS = 0.23).

El periodo de floración de *J. candicans* comenzó en el mes de octubre y finalizó en diciembre siendo el pico de floración a finales de noviembre con 738 flores en 120 m². El número mayor de botones producidos fue a finales de noviembre con 1177 en las 30 parcelas. La mayor producción de frutos se presentó a principios de diciembre con 308 frutos en 120 m² (Fig. 8).

Se encontró que existe una gran diferencia en la densidad de flores de *J. candicans* de acuerdo al tipo de vegetación en que ésta se presente, ya que en la selva baja caducifolia se colocaron 26 cuadrantes (104 m²) con 57 plantas y tuvo una densidad de 40.47 flores / m² a diferencia de la selva mediana subperenifolia que con tan solo 4 cuadrantes (16 m²) con 9 plantas tuvo una densidad de 49.88 flores / m² a lo largo del muestreo.

En los cuadrantes realizados se contabilizaron un total de 5007 flores de las cuales 605 (12 %) presentaron perforaciones realizadas principalmente por abejas, abejorros, hormigas y en menor medida por colibríes; 8712 botones con 548 perforaciones (7 %) llevadas a cabo por abejas y coleópteros y 2277 frutos con 643 que han sido perforados (28 %) por coleópteros (Fig. 8).

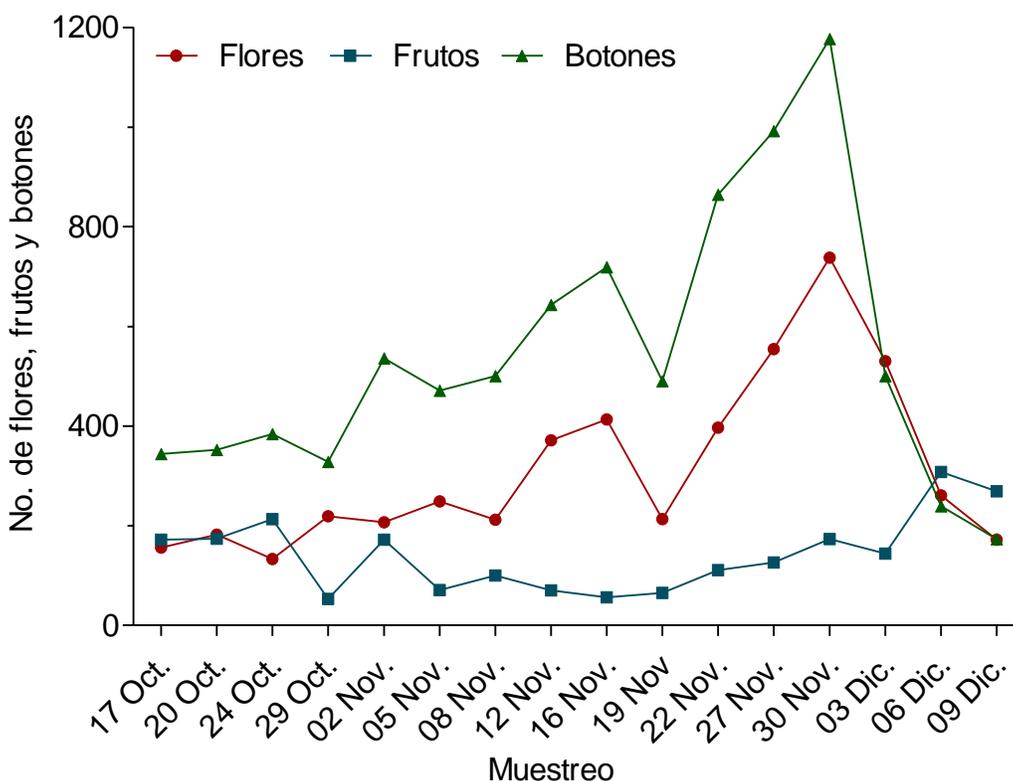


Figura 8. Disponibilidad de flores, frutos y botones de *J. candicans* de octubre a diciembre de 2012. Se observa un pico de floración a finales de noviembre.

Biología y morfología floral

Las flores de *J. candicans* son rojas, tubulares, carentes de olor, con estambres y pistilo exertos. Sus dimensiones florales fueron: corola total = 31.56 mm (DS = 3.05 mm), corola efectiva = 20.56 mm (DS = 2.06 mm), longitud de los estambres = 30.02 mm (DS = 2.75 mm) longitud del pistilo = 32.26 mm (DS = 3.05 mm), la exéresis de los estambres = 9.46 mm (DS = 1.49 mm), exéresis del pistilo = 11.71 mm (DS = 1.54 mm), la hercogamia promedio (separación entre el estigma y los estambres) 2.25 mm (DS = 1.17 mm) lo cual indica una condición de hercogamia de aproximación.

Las flores son casmógamas (polinización en la cual la flor tiene anteras dehiscentes y el polen germina en los tejidos del estigma), con antesis diurna iniciando alrededor de las 05:00 h y culminando aproximadamente a las 06:00 h. Al abrir las flores, el pistilo y las anteras presentan una longitud igual y/o menor respectivamente a

la de la corola total. Conforme ocurre la antesis, el estilo y los filamentos comienzan a crecer de tal modo que el estigma sobrepasa la corola y las anteras quedan apenas por debajo de la corola. Una vez abiertas las flores por completo, los estambres y el pistilo adoptan una posición paralela respecto al tubo de la corola. La apertura de ambas anteras ocurre de manera sincrónica y simultánea desde el inicio de la antesis, ya que al inicio del proceso de apertura, las anteras presentan polen ya disponible. La receptividad del estigma ocurre alrededor de las 05:00 h lo que hace a *J. candicans* homogámica.

El tiempo de vida de las flores de *J. candicans* varía entre 32 horas y 60 horas, el 55 % de las flores tienen una duración de al menos 48 horas. El proceso global comienza a las 06:00 h y culmina dos días después a las 18:00 h. Las flores no muestran cambios físicos evidentes durante el primer día. Al final del segundo día la coloración roja de la corola se torna más oscura, comenzando a perder turgencia, finalmente se marchita y se desprende. El tiempo que tardaron las flores en convertirse en frutos maduros desde la polinización varió entre 15 y 18 días.

Descripción de polen

Los granos de polen de *J. candicans* mostraron ser medianos según el índice de Erdman (1952), no angulares, elípticos, diporados, con margo, eje ecuatorial = 29.48 μm (DS = 2.36 μm), eje polar = 58.02 μm (DS = 2.84 μm), diámetro del poro = 7.67 μm (ds = 0.33 μm), exina muy gruesa, tectados, baculados y gemados (Fig. 9).

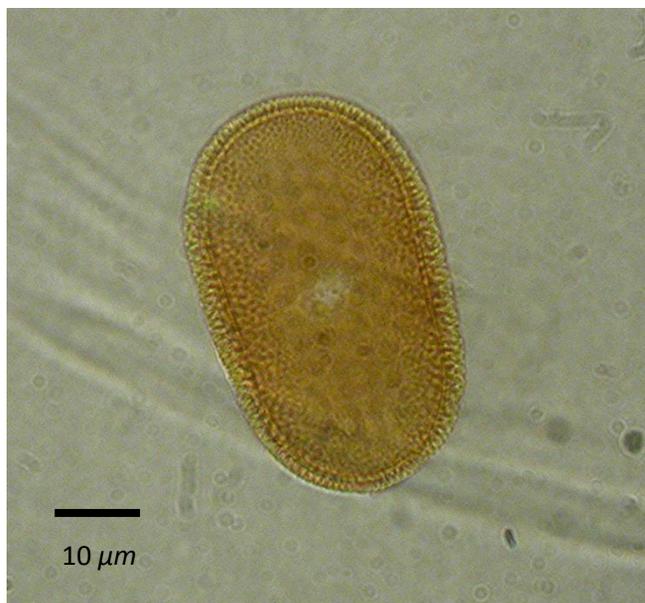


Figura 9. Polen de *J. candidans* sin colorante a 100x. Se aprecia uno de los poros, el margo y la ornamentación (Foto: Robles-Toral).

Producción de néctar

El néctar es producido y acumulado en la cavidad basal de la corola. La secreción del néctar comienza desde el inicio de la antesis y se prolonga a lo largo del día y la noche. El néctar acumulado presentó un volumen total de 6.85 $\mu\text{l}/\text{flor}$ (DS = 1.44 $\mu\text{l}/\text{flor}$), una concentración de azúcares total de 26.92 °Brix (DS = 1.86 °Brix) y una producción total de calorías de 7.41 cal/flor (DS = 2.92 cal/flor).

La tasa de producción de néctar nos muestra que el volumen total de néctar por flor varió entre 1.16 y 15.67 $\mu\text{l}/\text{flor}$, con una media de 6.31 μl (DS = 2.80 μl). La concentración total de néctar por flor fluctuó entre 21.8 y 34 °Brix con promedio de 28.4 °Brix (DS = 2.8 °Brix, Fig. 10); también se observó la presencia de néctar en algunos botones un día antes de la antesis.

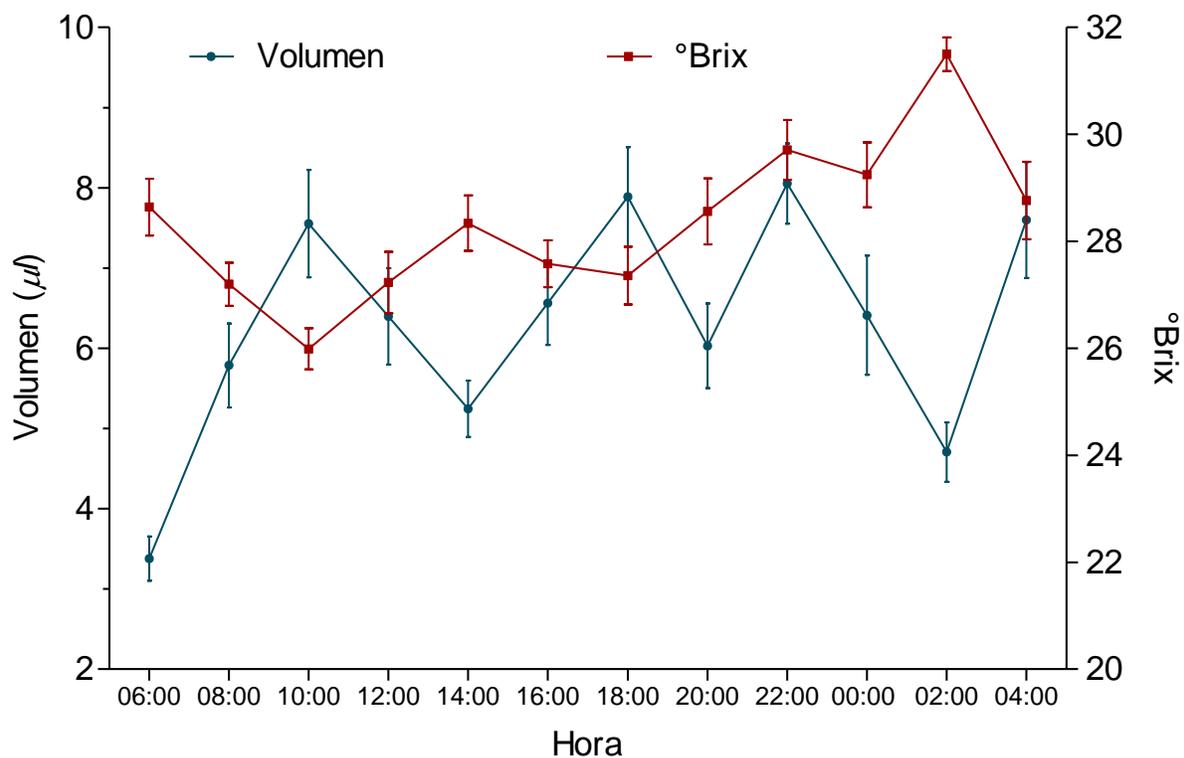


Figura 10. Cuantificación de néctar de *J. candidans*. Se muestra error estándar. (N = 25).

La cantidad de calorías presentes en el néctar por flor varió entre 1.41 y 19.73 cal/flor con una media de 7.90 cal/flor (DS = 3.69 cal/flor). Su producción a lo largo del día presentó picos a las 10:00 h, 18:00 h, 22:00 h y 04:00 h con valores desde 8.62 cal hasta 10.72 cal.; el valor promedio mínimo fue de 4.27 cal a las 06:00 h. Entre las 12:00 h y 16:00 h y las 24:00 h y 04:00 h se observó una disminución considerable en la producción de calorías de 8.62 cal a 6.59 cal y de 10.72 cal a 6.60 cal respectivamente (Fig. 11).

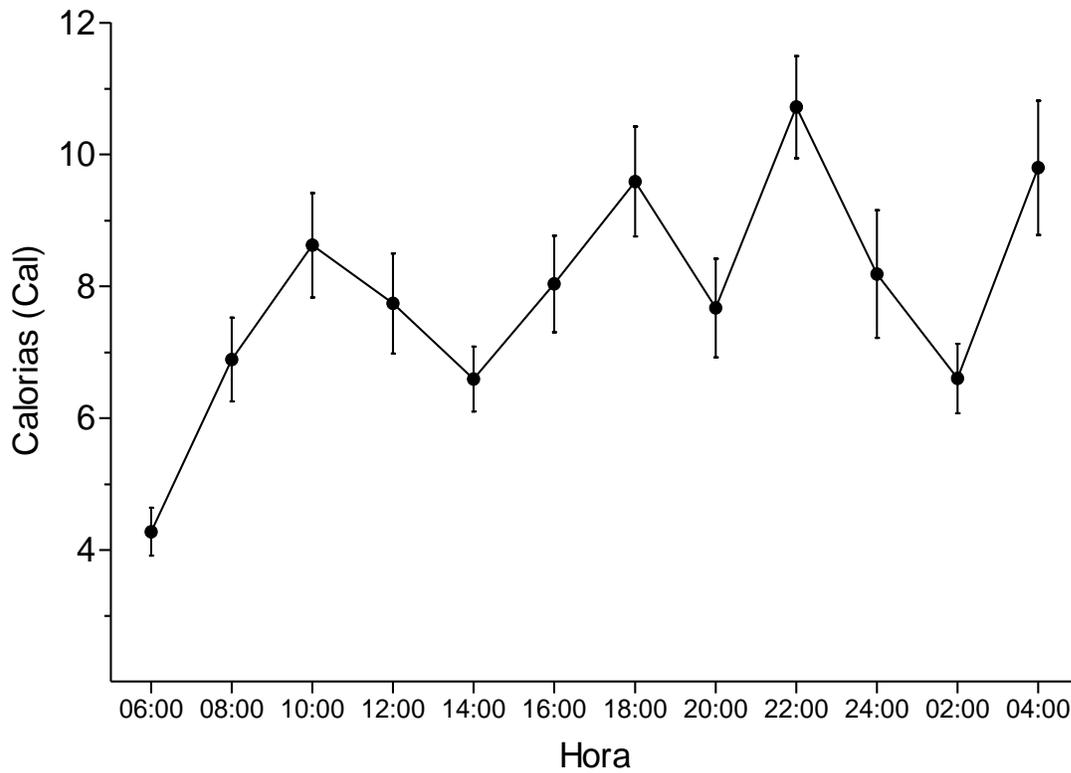


Figura 11. Producción calórica de *J. candidans* durante 24 horas (N = 25). Se muestra el error estándar.

La producción en el volumen, la concentración y la cantidad de calorías no se ven afectadas por los factores físicos del ambiente como la temperatura y la humedad según lo muestra la regresión lineal aplicada para cada una de las variables: humedad vs. volumen ($F_1 = 0.003$, $p = 0.9542$; Fig. 12A), humedad vs. porcentaje de azúcar ($F_1 = 2.226$, $p = 0.1699$; Fig. 12B), humedad vs. calorías ($F_1 = 0.1675$, $p = 0.6919$; Fig. 12C), temperatura vs. volumen ($F_1 = 0.3189$, $p = 0.5847$; Fig. 12D), temperatura vs. porcentaje de azúcar ($F_1 = 4.35$, $p = 0.0636$; Fig. 12E), temperatura vs. calorías ($F_1 = 0.03133$, $p = 0.863$; Fig. 12F).

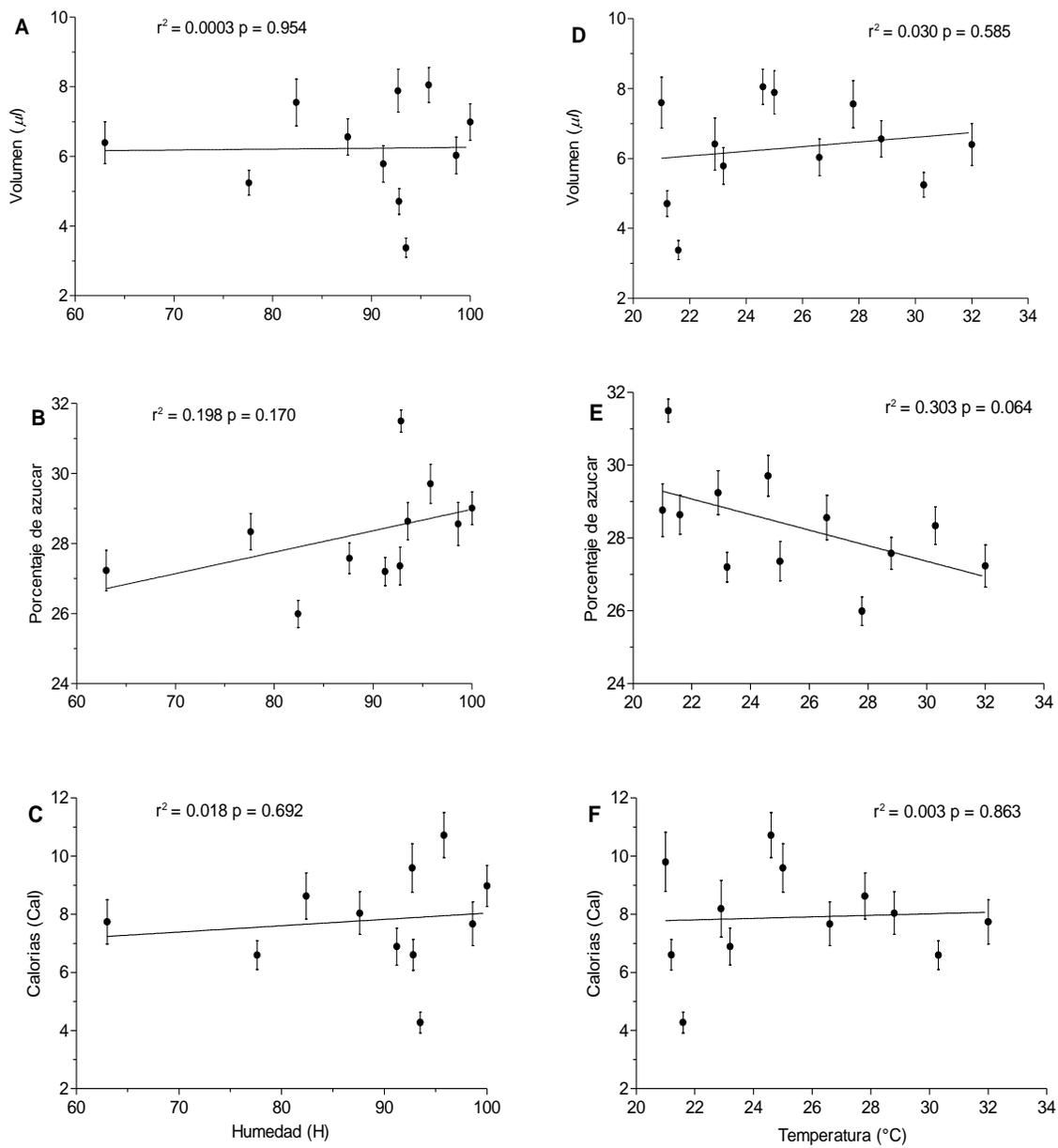


Figura 12. Relación entre el volumen, concentración y calorías producidas por las flores de *J. candidans* vs. temperatura y humedad. Se muestra error estandar.

El volumen de néctar de cosecha en pie de *J. candicans* por flor varió entre 0 y 19.23 $\mu\text{l}/\text{flor}$ con una media de 2.51 $\mu\text{l}/\text{flor}$ (DS = 3.02 $\mu\text{l}/\text{flor}$). Se observó una clara disminución en el volumen al comparar cosecha en pie con la tasa de producción de néctar que tuvo una variación entre 1.16 y 15.67 $\mu\text{l}/\text{flor}$, con una media de 6.31 $\mu\text{l}/\text{flor}$ (DS = 2.80 $\mu\text{l}/\text{flor}$, Fig. 13). Éstos resultados indican que las flores *J. candicans* está siendo utilizada de alguna manera.

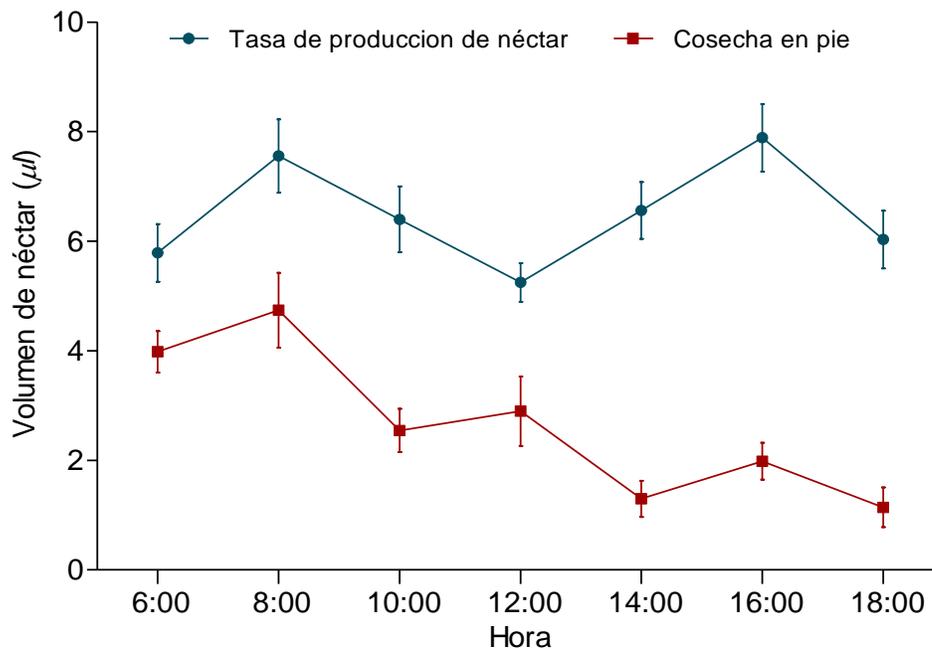


Figura 13. Comparación en la producción de néctar entre cosecha en pie (N = 36) y la tasa de producción de néctar (N = 25) a lo largo del día. Se muestra error estándar.

Al comparar la producción de calorías en la tasa de producción de néctar y la cosecha en pie se observó una clara disminución en las calorías disponibles en la cosecha en pie. Los periodos en que se observó la mayor disminución fué a las 10:00 h, 14:00 h y 18:00 h que coinciden con los periodos de mayor actividad de colibríes e insectos dentro de la EBCh (Fig. 14).

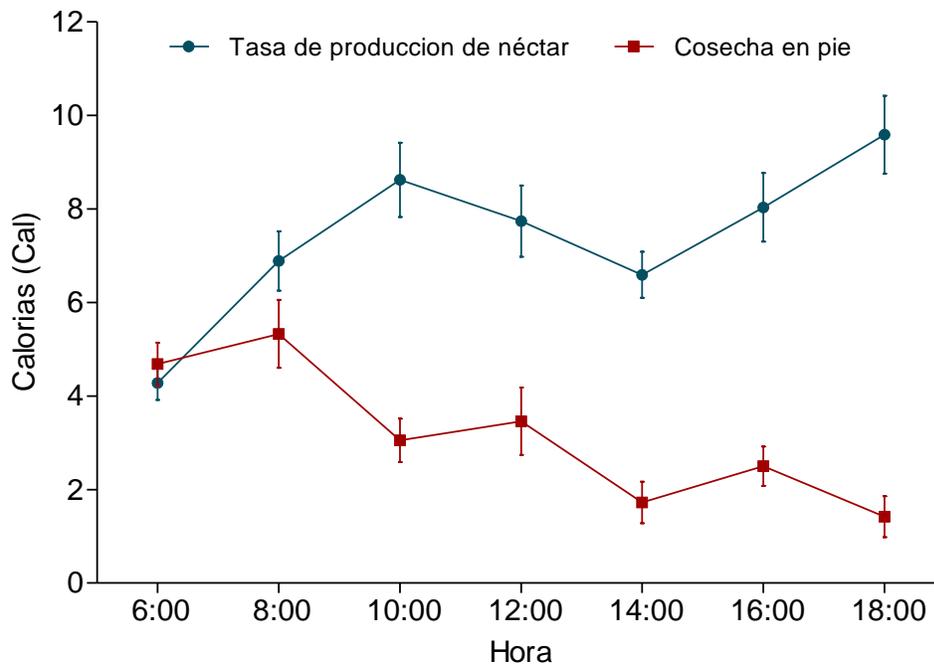


Figura 14. Comparación en la producción de calorías entre cosecha en pie (N = 36) y la tasa de producción de néctar a lo largo del día (N = 25). Se muestra error estándar.

Se compararon las características del néctar en cosecha en pie de las flores con síndrome ornitófilo: *Ipomoea hederifolia*, *I. quamoclit* y *J. candicans* (Anexo I). Se encontró que *I. hederifolia* es la planta que presentó mayor concentración de azúcares y mayor volumen de néctar (Fig. 15 A y B). Con la conjunción de ambos parámetros se calculó el número de calorías producidas por dichas plantas, siendo nuevamente *I. hederifolia* la que presentó el mayor número de calorías por flor (Fig. 15 C).

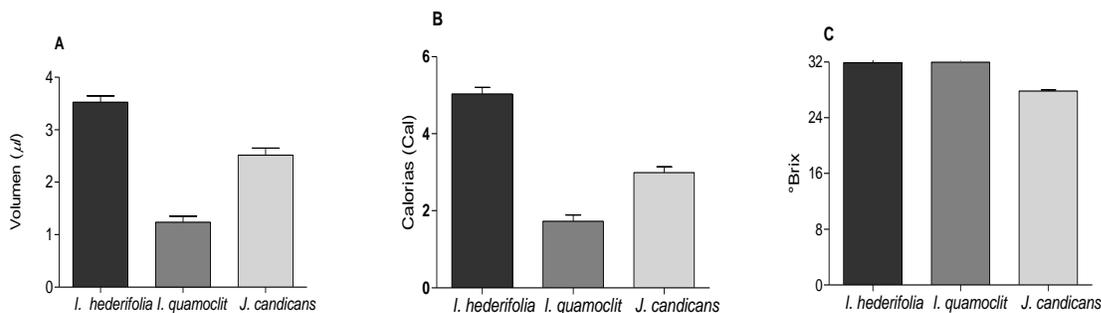


Figura 15. A) Promedio de volumen (μl), B) Promedio de calorías (Cal) y C) Promedio de concentración de azúcares (°Brix) en *I. hederifolia*, *I. quamoclit* y *J. candicans*. Se muestra error estándar.

Al comparar la producción calórica en las flores con síndrome ornitófilo, se encontró que *I. hederifolia* presentó 5.03 cal/flor (DS = 4.05 cal/flor), *I. quamoclit* 1.73 cal/flor (DS =1.84 cal/flor) y *J. candicans* 2.99 cal/flor (DS = 3.48 cal/flor). Estos valores indican que *I. hederifolia* representa el mejor recurso disponible pues produce una gran cantidad de calorías a lo largo del día, seguida por *J. candicans* e *I. quamoclit*. Por otro lado, el análisis de covarianza muestra que tanto *I. hederifolia* ($F_1 = 0.3277$, $p = 0.5976$) como *I. quamoclit* ($F_1 = 0.3079$, $p = 0.6085$) no muestran una relación entre las calorías disponibles con el tiempo ya que sus valores permanecen aparentemente estáticos a lo largo del día, contrario a lo observado con *J. candicans* ($F_1 = 25.72$, $p = 0.0071$) que indica una relación con el tiempo reduciendo el número de calorías a lo largo del día (Fig. 16).

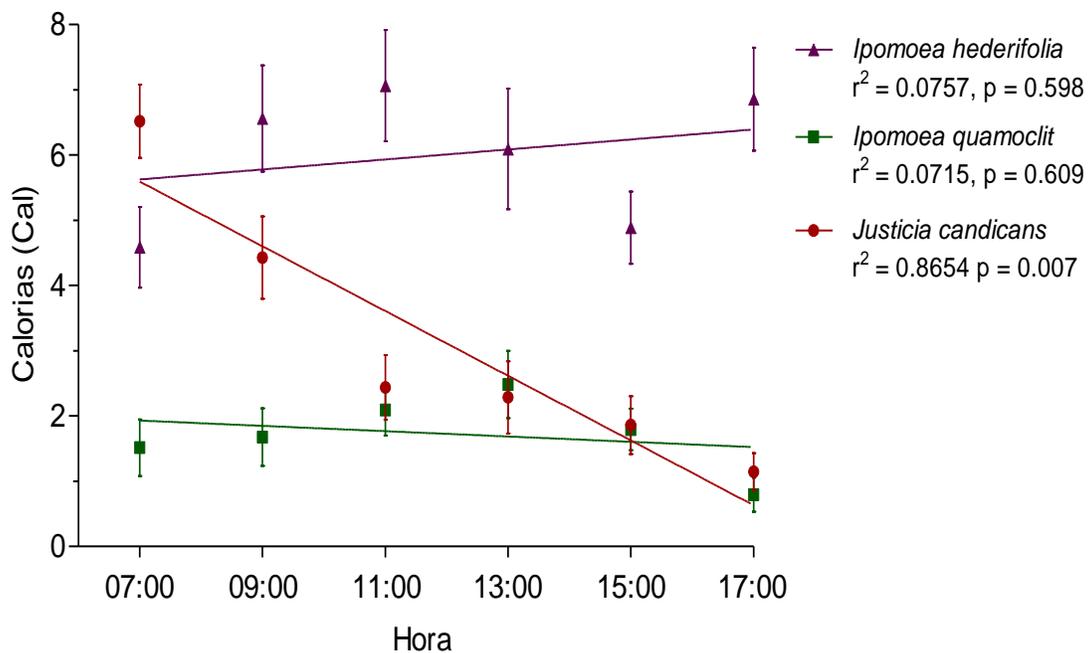


Figura 16. Comparación calórica entre *J. candicans*, *I. hederifolia* e *I. quamoclit*. Se muestra según el análisis de covarianza la relación entre las calorías disponibles y la hora del día así como el error estándar.

Sistema reproductivo

Los resultados de los cruzamientos muestran que *J. candidans* presenta un sistema de polinización de entrecruzamiento auto-compatible con altos valores de fruit-set y seed-set en los tratamientos de geitonogamia y alogamia, mismos que presentaron el mayor éxito reproductivo. Por otro lado, se encontraron valores inferiores en fruit-set y seed-set en los tratamientos de autopolinización y polinización espontánea (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número de frutos y promedio de semillas, seed-set, fruit-set, y éxito reproductivo de *J. candidans* por tratamiento.

Tratamiento	Auto-polinizacion	Geitonogamia	Alogamia	Polinizacion espontanea	Control
Flores por tratamiento	25	25	25	25	30
Frutos abortados	7	5	5	15	1
Frutos	18	20	20	10	29
Fruit-set	0.72	0.8	0.8	0.4	0.97
Semillas promedio por fruto	3.5 ± 0.98	3.6 ± 0.5	3.55 ± 0.6	3.7 ± 0.48	3.4 ± 0.62
Seed-set	0.88	0.9	0.89	0.9	0.85
Éxito reproductivo	0.45	0.72	0.71	0.37	0.82

El MLG indica que existe un efecto de los tratamientos de polinización sobre la producción de frutos (devianza = 24.33, g.l. = 4, $p < 0.001$). En cuanto a los tratamientos, se encontró que existe una oportunidad (odds ratio) significativamente mayor en el tratamiento control respecto a los tratamientos de auto-polinización ($\chi^2 = 4.0965$, g.l. = 1, $p = 0.0430$) y polinización espontánea ($\chi^2 = 11.3771$, g.l. = 1, $p < 0.0001$, Fig. 17).

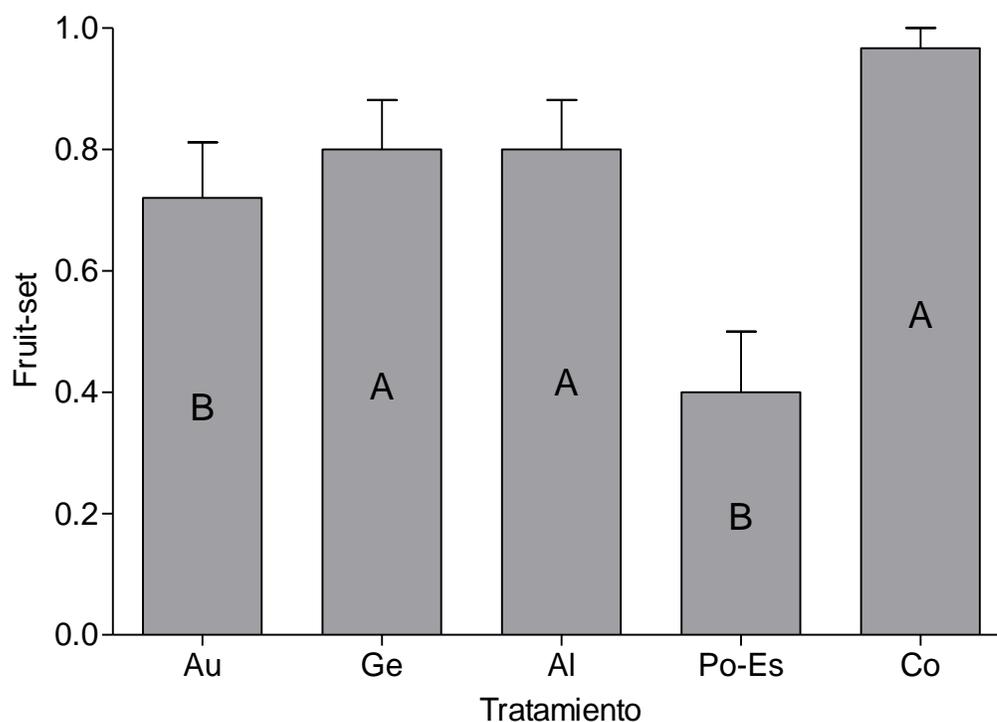


Figura 17. Fruit-set para los diferentes tratamientos aplicados a las flores de *J. candidans*. Au (Auto-polinización), Ge (Geitonogamia), Al (Alogamia), Po-Es (Polinización Espontanea), Co (Control). Se muestra error estándar.

En la producción de semillas, se encontró que los frutos produjeron entre tres y cuatro semillas para todos los tratamientos, por lo que no existió un efecto de los tratamientos sobre el número de semillas producidas por fruto (devianza = 1.958, g.l. = 4, $p = 0.743$).

Visitantes florales

Colibríes

Dentro de la Reserva, las flores de *J. candicans* son visitadas por seis especies: *Amazilia rutila*, *A. violiceps*, *Chlorostilbon auriceps*, *Cyananthus latirostris*, *Archilochus colubris* y *A. alexandri* (Anexo II). En el cuadro 2 se presenta la variedad morfológica de estas especies, las cuales se alimentaron insertando el pico en la corola y extrayendo el néctar, con excepción de *C. auriceps* que visita las flores realizando una perforación en la base de la corola o utilizando una perforación ya existente (Fig. 18). El periodo de mayor actividad de forrajeo de los colibríes fue desde el amanecer hacia el medio día y al atardecer (Cuadro 3).

Cuadro 2. Variables morfométricas de los colibríes encontrados en la Reserva. Am ru (*Amazilia rutila*), Am vi (*Amazilia violiceps*), Ar al (*Archilochus alexandri*), Ar co (*Archilochus colubris*), Ch au (*Chlorostilbon auriceps*), Cy la (*Cyananthus latirostris*) y He co (*Heliomaster constantii*).

Sp. (N)	Culmen total (mm)	Curvatura del pico (mm)	Ancho de la comisura (mm)	Alto del pico (mm)	Largo de la cola (mm)	Largo del ala (mm)	Peso (gr)
Am ru (30)	21.974 ±0.707	1.020 ±0.017	3.086 ±0.405	2.392 ±0.289	35.169 ±2.537	55.125 ±6.071	4.47 ±0.7
Am vi (30)	21.975 ±1.272	1.016 ±0.011	3.019 ±0.305	2.407 ±0.274	32.227 ±2.091	54.909 ±3.062	5.24 ±1.07
Ar al (25)	17.856 ±1.263	1.014 ±0.011	1.797 ±0.276	1.628 ±0.282	25.846 ±2.044	43.742 ±2.907	2.87 ±0.57
Ar co (30)	16.611 ±2.321	1.027 ±0.005	1.792 ±0.288	1.649 ±0.257	26.157 ±2.012	40.647 ±4.486	2.68 ±1.04
Ch au (8)	13.536 ±0.961	1.010 ±0.023	2.104 ±0.298	1.673 ±0.242	34.5 ±4.242	44.125 ±1.959	2.04 ±0.47
Cy la (30)	20.603 ±1.096	1.028 ±0.008	2.967 ±0.392	2.121 ±0.380	30.424 ±4.929	51.377 ±2.934	3.27 ±0.49
He co (30)	33.236 ±1.212	1.013 ±0.008	3.349 ±0.305	2.849 ±0.373	34.317 ±2.824	64.153 ±3.238	6.83 ±0.98

Cuadro 3. Visitantes florales de *J. candicans*, agrupados por categorías, así como el papel como visitante y su hora de visita. Polinizador (P), Robador primario (I), Robador secundario (II), Visitante ilegítimo (⌘). Visitante: Diurno (D), Nocturno (N).

Familia	Especie	Hora de visita	Papel como visitante
Aves			
Throchilidae			
	<i>Amazilia violiceps</i>	(D)	(P)
	<i>Amazilia rutila</i>	(D)	(P)
	<i>Chlorostilbon auriceps</i>	(D)	(I y II)
	<i>Cyananthus latirostris</i>	(D)	(P)
	<i>Archilochus colubris</i>	(D)	(P)
	<i>Archilochus alexandri</i>	(D)	(P)
Mariposas			
Papilionidae			
	<i>Mimoides thymbraeus</i>	(D)	(P)
Pieridae			
	<i>Pyristia proterpia</i>	(D)	(⌘)
	<i>Phoebis sennae</i>	(D)	(P)
	<i>Phoebis philea</i>	(D)	(⌘)
	<i>Pieriballia viardi</i>	(D)	(⌘)
Nymphalidae			
	<i>Myscelia cyananthe</i>	(D)	(⌘)
	<i>Heliconius charitonia</i>	(D)	(⌘)
Abejas			
Apidae			
	<i>Trigona fulviventris</i>	(D)	(I y II)
	<i>Xylocopa</i> sp.	(D)	(I)
Hormigas			
Formicidae			
Pseudo myrmeciane			
	<i>Pseudomyrmex</i> sp. cf. <i>apache</i> Creighton	(D)	(⌘)
	<i>Pseudomyrmex</i> sp. <i>cubanensis</i> Forel	(D)	(⌘)
	<i>Pseudomyrmex</i> sp complejo <i>gracilis</i>	(D)	(⌘)
	<i>Pseudomyrmex</i> sp.	(D)	(⌘)
Myrmicinae			
	<i>Crematogaster</i> sp.	(D)	(⌘)
	<i>Acromyrmex octospinosus</i>	(D)	(I)
	<i>Zacryptocerus multispinus</i>	(D)	(⌘)
	<i>Pheidole</i> sp.	(D)	(⌘)
	<i>Leptothorax</i> sp.	(D y N)	(⌘)
Chrysopidea			
	Crisópidos	(N)	(II)
Ácaros			
	Ácaros	(D y N)	(⌘)

La frecuencia de visita de los colibríes fue de 0.95 colibríes/hora. Durante los muestreos se registraron 44 visitas legítimas: 18 de *Cynanthus latirostris* y 17 de *Amazilia rutila* siendo estas especies los visitantes legítimos más frecuentes de *J. candicans*, seguidos de *Chlorostilbon auriceps* con 13 visitas ilegítimas (Cuadro 4).

Cuadro 4. Especies visitantes y frecuencia de visitas a *J. candicans* registradas en 60 horas de observación.

Especie	No. Visitas	Tasa de visitas (Hrs.)
<i>Amazilia rutila</i>	17	0.2833
<i>Amazilia violiceps</i>	1	0.0167
<i>Archilochus alexandri</i>	2	0.0333
<i>Archilochus colubris</i>	2	0.0333
<i>Cynanthus latirostris</i>	18	0.3
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	13	0.2167
<i>Archilochus sp.</i>	4	0.0667
Total	57	0.95



Archilochus sp.

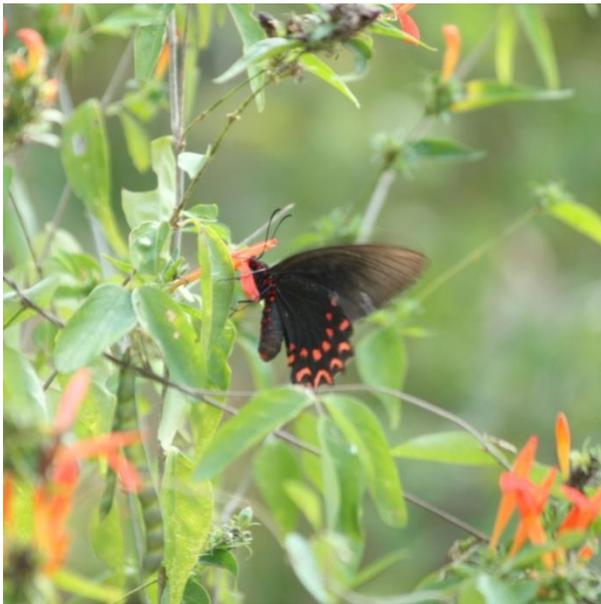


Chlorostilbon auriceps

Figura 18. *Archilochus sp.* y *Chlorostilbon auriceps* visitando flores de *J. candicans* (Fotos: López-Segoviano).

Mariposas

Se identificaron siete especies de mariposas pertenecientes a tres familias; Papilionidae (*Mimoides thymbraeus*), Pieridae (*Pyristia proterpia*, *Phoebis sennae*, *P. philea* y *Pieriballia viardi*) y Nymphalidae (*Myscelia cyananthe*, *Heliconius charithonia*) (Anexo III) que visitan las flores de *J. candicans*. Estas se alimentan al posarse y sujetarse sobre la corola e introduciendo la espiritrompa en la corola de la flor (Fig. 19). Las mariposas tuvieron su mayor actividad después del medio día (Cuadro 3).



Mimoides thymbraeus



Phoebis sennae

Figura 19. *Mimoides thymbraeus* y *Phoebis sennae* visitando flores de *J. candicans* (Fotos: López-Segoviano).

Abejas

Se observaron dos especies de abejas pertenecientes a la familia Apidae que se alimentan del néctar de *J. candicans*: *Trigona fulviventris* que hace perforaciones con la mandíbula en la base de la corola y así puede robar el néctar, y *Xylocopa* sp. quien arranca la corola desde la base con la mandíbula y liba el néctar de la flor. Las abejas inician su actividad al amanecer incrementándose hacia el medio día (Cuadro 3).

Hormigas

Se determinaron nueve especies de hormigas de la familia Formicidae. De la subfamilia Pseudomyrmecinae, cuatro pertenecientes al género *Pseudomyrmex* y cinco especies pertenecientes a la subfamilia Myrmicinae: *Acromyrmex octospinosus*, *Zacryptocerus multispinus*, *Crematogaster* sp., *Pheidole* sp. y *Leptothorax* sp. Estas especies se alimentan principalmente ingresando por la corola y extrayendo el néctar que se acumula en el fondo; en el caso de *A. octospinosus* arranca la corola desde la base con la mandíbula y extrae el néctar de la flor; esta especie también se observó defoliando. Las hormigas fueron observadas alimentándose a lo largo de todo el día, sin embargo *Leptothorax* sp. fue observada alimentándose a lo largo de toda la noche (Cuadro 3).

Crisópidos

Se encontró la presencia de crisópidos de la familia Chrysopidae alimentándose de *J. candicans*. Estos se alimentaron robando el néctar de las flores que presentaban perforaciones en la corola. Su periodo de actividad fue durante la noche (Cuadro 3).

Ácaros

Se observaron pequeños ácaros visitando las flores. Estos ingresan por la corola hasta el fondo de esta donde se alimentan del néctar. Ellos fueron observados a lo largo del día y la noche (Cuadro 3).

Hemípteros

Se encontraron ninfas y adultos de *Enchenopa binotata* (Membracidae) alimentándose en tallos jóvenes y racimos florales. Estos insectos se alimentaron realizando pequeños cortes y alimentándose del floema de la planta.

Otros artrópodos

Se observaron larvas de coleópteros depredando las semillas en los frutos maduros los cuales ingresaron al fruto por la parte superior cuando éste se encontraba inmaduro. Las larvas de lepidópteros ingresaron a los botones haciendo una perforación en la parte superior del botón para así alimentarse de las partes reproductivas inmaduras. También fueron encontradas puestas de chinches en el envés de las hojas y, en los racimos florales, se encontraron algunas arañas que utilizan los racimos para la construcción de telarañas.

Polinización

La polinización de *J. candicans* ocurre de forma diurna. Las flores son polinizadas por cinco especies de colibríes: *Amazilia rutila*, *A. violiceps*, *Cynanthus latirostris*, *Archilochus colubris* y *A. alexandri*, las cuales transportan abundante polen en la frente y pico según lo observado (Cuadro 5). El proceso de alimentación y polinización consiste en la inserción del pico del colibrí en el tubo de la corola cambiando a la flor de su posición original a una posición horizontal respecto al suelo, por medio de este movimiento los estambres y el estigma entran en contacto con la frente del colibrí y de esta manera es como transporta o deposita el polen a las flores. Estas observaciones se complementaron con las cargas de polen obtenidas de los 24 individuos capturados de cuatro especies, de los cuales los más abundantes fueron *A. rutila* con 12 individuos, *C. latirostris* con 9 individuos, y *A. violiceps*, *H. constantii* y *Archilochus* sp. todos ellos con 1 individuo.

Cuadro 5. Polinizadores de *J. candicans*. Se muestra las partes que son utilizadas para el transporte de polen.

Familia	Especie	Ubicación del polen
Aves		
Throchilidae		
	<i>Amazilia violiceps</i>	Frente y pico
	<i>Amazilia rutila</i>	Frente y pico
	<i>Cynanthus latirostris</i>	Frente y pico
	<i>Archilochus colubris</i>	Frente y pico
	<i>Archilochus alexandri</i>	Frente y pico
	<i>Archilochus</i> sp.	Frente y pico
Mariposas		
Papilionidae		
	<i>Mimoides thymbraeus</i>	Cabeza y antenas
	<i>Phoebis sennae</i>	Cabeza y antenas

Mediante las observaciones focales fue posible apreciar que los polinizadores más frecuentes, y quizás más efectivos fueron *A. rutila* (con 95 flores en 17 visitas) y *C. latirostris* (con 88 flores en 18 visitas). Sin embargo *Archilochus* sp. fue el que visitó el mayor número de flores e invirtió el mayor tiempo en sus visitas, en tan solo cuatro visitas, lo que sugiere que es un recurso muy importante para los colibríes migratorios. (Cuadro 6).

Cuadro 6. Frecuencia de visitas de colibríes a *J. candicans*. Se muestra número de visitas, flores visitadas, tiempo promedio por vista.

Especie	No. Visitas	Flores visitadas	Promedio por visita (seg.)
<i>Amazilia rutila</i>	17	95	37.07 ± 22.30
<i>Amazilia violiceps</i>	1	5	38
<i>Archilochus alexandri</i>	2	14	32 ± 29.39
<i>Archilochus colubris</i>	2	15	49.5 ± 10.6
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	13	82	54.42 ± 26.51
<i>Cynanthus latirostris</i>	18	88	38.7 ± 26.32
<i>Archilochus</i> sp.	4	147	138.25 ± 96.23

Dos especies de mariposas *Mimoides thymbraeus* y *Phoebis sennae* polinizan las flores transportando polen en la cabeza y en las antenas según lo observado (Cuadro 4). Este proceso ocurre cuando las mariposas visitan las flores posándose y sujetándose a la corola, insertando su probóscide en el tubo floral para extraer el néctar. Durante su visita, tanto la cabeza como las antenas, entran en contacto con ambos estambres y el estigma de la flor, de este modo es como las mariposas transportan y depositan el polen en las distintas flores. Estas mariposas fueron observadas frecuentemente en parches grandes de *J. candicans* siendo *P. sennae* la especie más abundante sin embargo fue *M. thymbraeus* la que presentó el mayor número de flores visitadas con 45 flores en una sola visita.

Censos de colibríes

Durante los censos de colibríes se registraron siete especies, tres residentes (*Amazilia rutila*, *Cyananthus latirostris* y *Chlorostilbon auriceps*) dos migratorias altitudinales (*Heliomaster constantii* y *A. violiceps*) y dos migratorias latitudinales (*Archilochus colubris* y *A. alexandri*). De las especies registradas, tres presentaron el mayor número de registros: *A. rutila* (36.4 %), *C. latirostris* (36.4 %) y *C. auriceps* (18.8 %; Fig. 20).

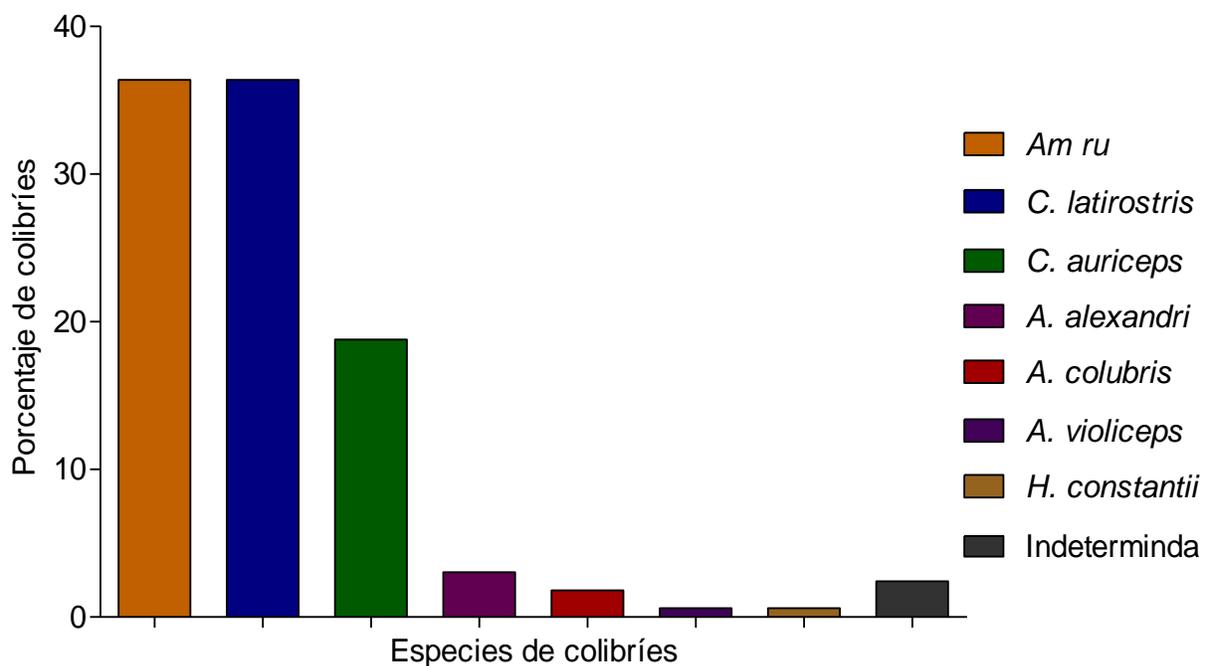


Figura 20. Porcentaje de colibríes registrados durante los censos en la EBCh. Para ver código de especies ver Cuadro 2.

La composición de especies y su abundancia cambió en cada uno de los muestreos. Los colibríes más abundantes (*A. rutila*, *C. latirostris* y *C. auriceps*) se mantuvieron con el mayor número de individuos. El colibrí migratorio *A. alexandri* fue registrado en el primer muestreo del mes de octubre posteriormente *A. colubris* fue observado a partir de diciembre. Los colibríes migratorios altitudinales *H. constantii* y *A. violiceps* fueron registrados en el último muestreo. El análisis de contingencia del acomodo de las especies de colibríes muestra que existe un cambio significativo en la

composición de las especies en los diferentes pulsos de muestreo ($X^2 = 113$, $gl = 35$; $P = 0.0001$; Fig. 21).

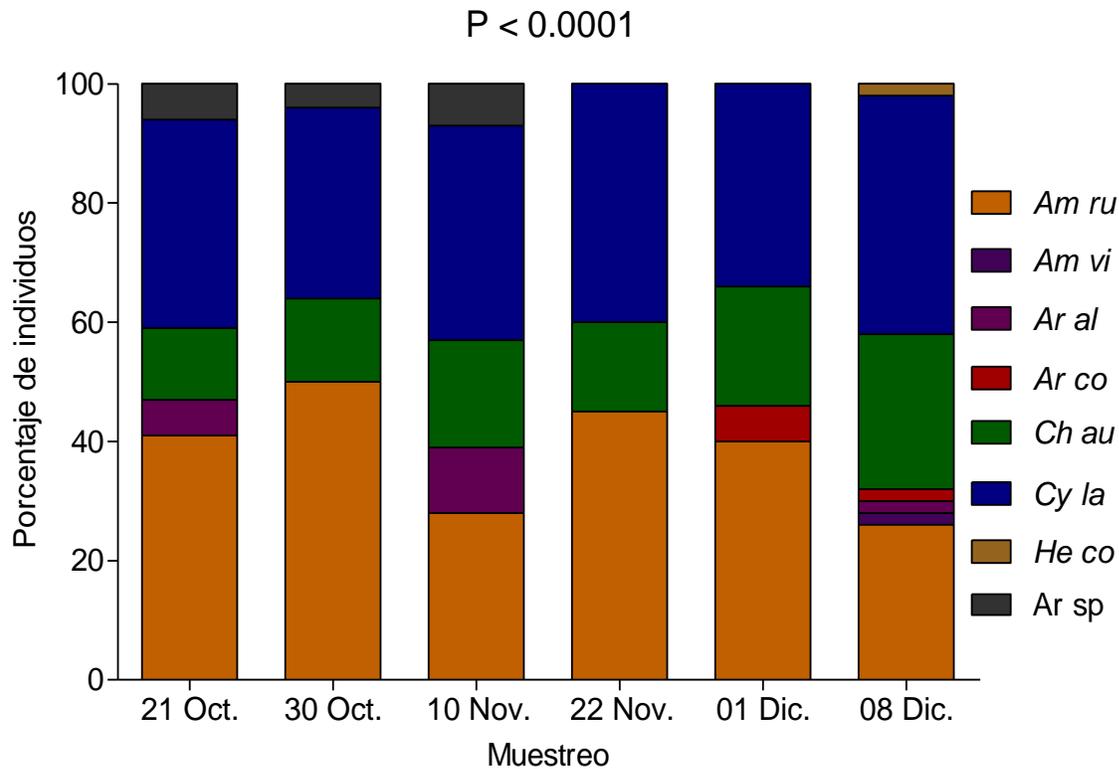


Figura 21. Porcentaje de especies de colibríes registrados en la EBCh, Jalisco en los diferentes periodos de muestreo. Para ver código de especies ver Cuadro 2.

Si bien el número de colibríes en ambos tipos de vegetación fue prácticamente el mismo, la selva baja fue la que presentó el mayor número de especies (6), al contrario de la selva mediana con cinco de las siete especies registradas. Por otra parte *A. rutila* es la especie dominante en la selva mediana, contrario a lo que se observa en la selva baja donde *C. latirostris* es la especie dominante; *C. auriceps* se mostró como la tercera especie más abundante en ambos tipos de vegetación (Fig. 22).

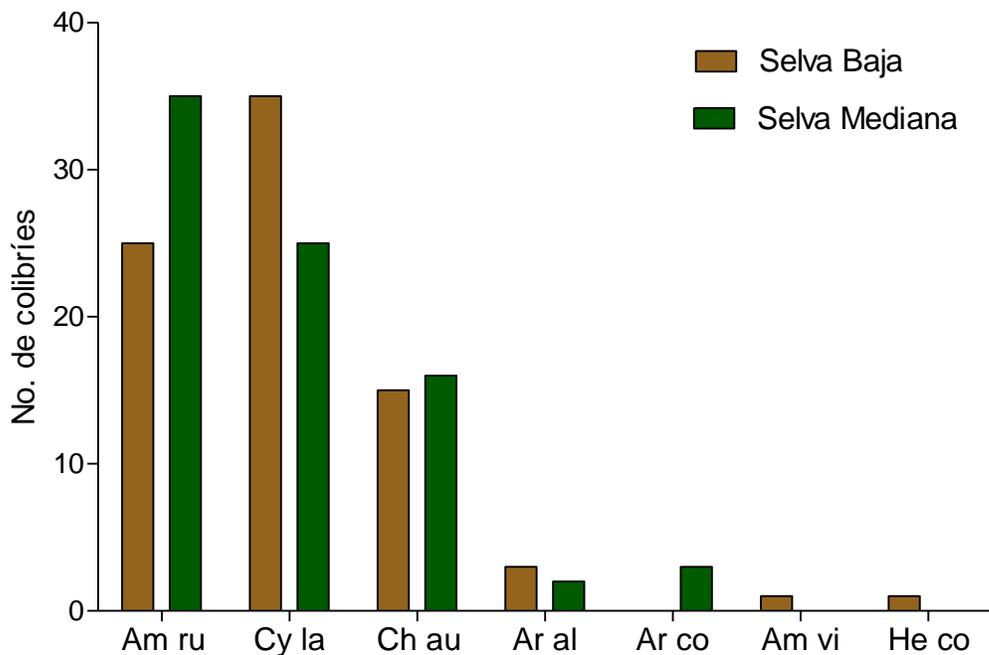


Figura 22. Dominancia de las especies de colibríes según el tipo de vegetación. Para ver código de especies ver Cuadro 2.

En el primer muestreo, la densidad que colibríes fue 2.3 individuos / hectárea llegando hasta 16.4 individuos / hectárea en el último censo. Se encontró que el aumento en la abundancia de colibríes se correlacionó significativamente con el incremento en el número de flores de *J. candicans* según la prueba de Spearman ($r_s = 0.9429$, $p = 0.0167$; Fig. 23A). Por otro lado, se encontró una correlación negativa entre la abundancia de colibríes y el número de flores de *I. hederifolia* ($r_s = -0.8287$, $p = 0.0583$; Fig. 23B).

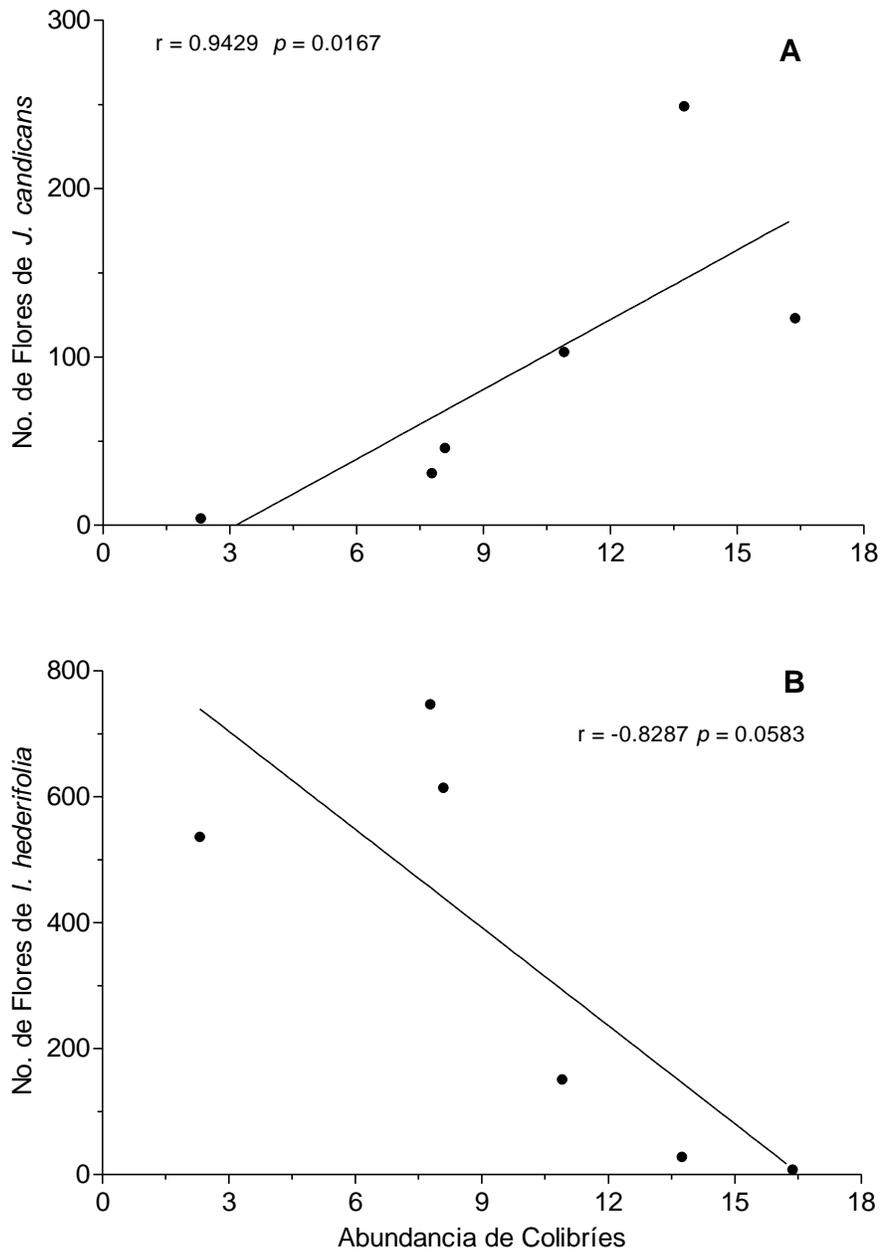


Figura 23. Correlación de Spearman entre el recurso disponible y la abundancia de colibríes por hectárea.

Dentro de las 35 parcelas de fenología se encontraron ocho especies de plantas que son visitadas por colibríes, y se observó que existe un aparente acoplamiento entre la abundancia de colibríes y la cantidad de flores de *J. candicans* (Fig. 24).

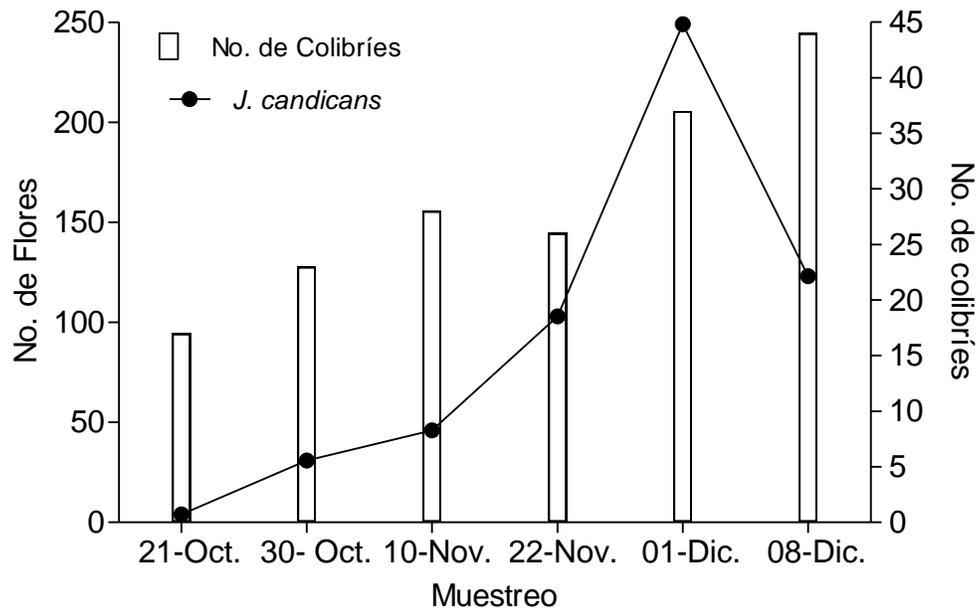


Figura 24. Número total de flores abiertas en las 35 parcelanas fenológicas y el número total de colibríes observados en los 35 puntos focales en el mismo periodo de tiempo.

Ensamble morfológico

Al comparar la longitud de culmen total de los colibríes y la corola efectiva de *J. candicans*, se encontró que *Cynanthus latirostris* presentó el mejor ajuste, seguido de *Amazilia rutila* y *A. violiceps* (Cuadro 7). La curvatura de los picos de los colibríes fue prácticamente de uno para cada una de las especies. Sin embargo *A. rutila*, *A. violiceps* y *C. latirostris* fueron los que presentaron valores más altos, lo cual indica picos ligeramente curvos. En cuanto a la corola de *Justicia candicans*, ésta presentó una curvatura mayor que la curvatura de los picos de todos los colibríes (Cuadro 7).

Cuadro 7. Variables morfométricas de colibríes y de *J. candicans* en la reserva.

<u>Especie</u>	<u>Curvatura del pico</u>	<u>Culmen total (mm)</u>
<i>Amazilia rutila</i>	1.019 ± 0.017	21.974 ± 0.707
<i>Amazilia violiceps</i>	1.016 ± 0.011	21.975 ± 1.272
<i>Archilochus alexandri</i>	1.009 ± 0.011	17.793 ± 1.240
<i>Archilochus colubris</i>	1.006 ± 0.005	16.579 ± 2.315
<i>Cynanthus latirostris</i>	1.023 ± 0.023	20.569 ± 1.143
<i>Heliomaster constantii</i>	1.012 ± 0.008	33.004 ± 1.184
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	1.009 ± 0.008	13.536 ± 0.961

<u>Especie</u>	<u>Curvatura de la corola</u>	<u>Corola efectiva (mm)</u>
<i>Justicia candicans</i>	1.044 ± 0.072	20.555 ± 2.056

La razón entre la curvatura del pico y la curvatura de la corola fue cercana a uno para todas las especies (Fig. 25).

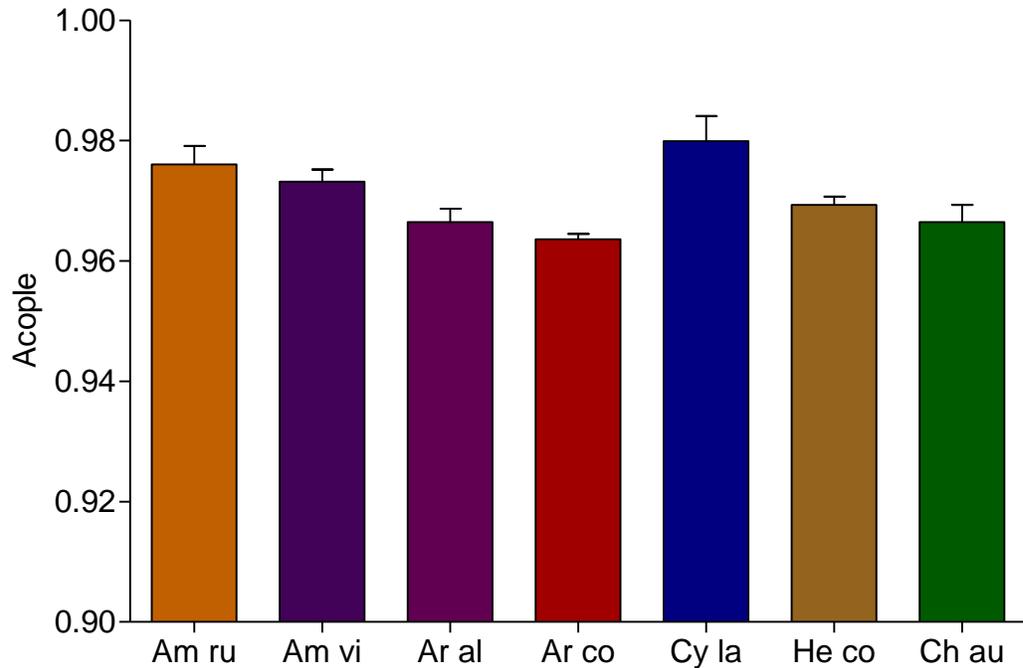


Figura 25. Grado de acople entre colibríes y *J. candicans* dentro de Reserva. Se muestra error estándar. Para ver código de especies ver Cuadro 2.

Cuando se compararon ambos parámetros (culmen total y el grado de ensamblaje) con el número de visitas de cada especie, se encontró que *C. latirostris* y *A. rutila* fueron las especies obtuvieron el mejor ensamble morfológico con *J. candicans*, al mismo tiempo que son las especies que utilizan con mayor intensidad las flores de dicha planta.

DISCUSIÓN

Dentro del periodo de estudio se determinaron ocho especies de plantas que son visitadas en mayor o menor medida por la comunidad de colibríes de las cuales solo tres coinciden con un síndrome clásico de polinización por ornitofilia esto debido a que son generalistas desde el punto de vista fisiológico (Rodríguez-Flores, 2009). Se encontró que *J. candicans* e *I. hederifolia* fueron las especies más utilizadas por la comunidad de colibríes. Al mismo tiempo fue posible observar un cierto grado de estacionalidad en la fenología de su floración. Frecuentemente las plantas que dependen de los mismos polinizadores evitan la competencia intraespecífica floreciendo en diferentes épocas del año (Fleming, 2000).

Se encontró la presencia de *J. candicans* en los meses de octubre, noviembre y diciembre, su pico de floración hacia el final del mes noviembre señala un desfase en la floración respecto a lo reportado por Arizmendi en 1987 quien ubica a *J. candicans* únicamente para los meses de octubre y noviembre, cabe señalar que 1987 fue un año muy seco. Esto podría explicarse debido a que en 2011 la región de Chamela fue afectada por la presencia del huracán Jova, lo que hizo de 2012 un año muy húmedo ocasionando un crecimiento desmedido en el sotobosque debido a la cantidad de agua almacenada en el suelo, y el incremento en la disponibilidad de nutrientes. Esto se ha demostrado en anteriores trabajos en bosques tropicales que han sido afectados por los huracanes Gilberto y Dean (Sánchez-Sánchez & Islebe, 1999; Islebe *et al.*, 2009). Otro aspecto observado debido al efecto del huracán Jova fue el cambio de dominancia, pues se reporta que en general las *Ipomoeas* presentaron una floración menor que *J. candicans* para el año de 2011 (Vega-Rivera com. pers.) lo cual contrasta con lo observado para el año 2012 en el cual *J. candicans* perdió dominancia frente al género *Ipomoea*. El cambio de dominancia es un fenómeno común frente al efecto de un huracán según lo descrito por Sánchez-Sánchez e Islebe, (1999) quienes reportan un cambio en la dominancia de la vegetación tras el paso del huracán Gilberto en bosques tropicales en México.

Dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, *Justicia candicans* forma parte de la vegetación secundaria, principalmente a lo largo de los bordes de los

caminos, formando parches conspicuos hacia el final de la temporada de lluvias, como lo señala (Arizmendi, 1987). Debido a la estacionalidad de *J. candicans*, ésta representa un recurso de gran importancia para la comunidad de colibríes tanto migratorios como residentes, ya que es uno de los pocos recursos disponibles para éstos al final de la temporada de lluvias dentro de la Reserva, debido a que en dicha temporada la mayor parte de la vegetación se concentra en producir hojas y en la época de secas en la producción de flores (Pennington & Sarukhán 1968, Rzedowski 1986).

Se encontró que el 12% del total de flores contabilizadas presentó robo, lo cual no representa un daño importante para el sistema ya que se necesita un robo de alrededor del 80% del total de flores para que exista un efecto drástico sobre la producción de semillas. Esto se debe a que los polinizadores tienden a evitar las flores que son fuertemente robadas evitando así la transferencia de polen de una flor a otra (Irwin & Brody 2000; Irwin 2003).

Por otro lado, se observó una diferencia en el patrón de floración de *J. candicans* en la selva mediana subperennifolia y en la selva baja caducifolia, ya que la floración se mantuvo por más tiempo en la selva mediana debido a que en ésta existe una mayor retención de humedad por lo que solo alrededor del 50 y 75 % de la vegetación pierde sus hojas en época de sequía (Pennington & Sarukhán 1968, Rzedowski 1986).

En general el síndrome de polinización por ornitofilia es muy parecido al síndrome de polinización por psicofilia (Faegri & Van Der Pijl, 1979). La morfología y biología floral de *J. candicans* presenta características correspondientes principalmente a un síndrome de polinización por ornitofilia (Faegri & Van Der Pijl, 1979; Arizmendi, 1987; Quintana-Vásquez, 2007), sumado a esto, la carencia de aromas en las flores de *J. candicans* apoyan la presencia de un síndrome ornitofilico, ya que la producción de olores fragantes y/o dulces en flores con estas características es una particularidad en un síndrome de polinización por psicofilia (Weberling, 1989). Sus flores presentan un periodo de vida de alrededor de 48 horas lo cual contrasta con lo encontrado por Quintana-Vásquez (2007) quien reporta un periodo de vida de tan solo 17 horas para las flores de *J. candicans* en Sonora.

Se observó una producción promedio de néctar de 6.31 μ l (DS = 2.8) y 28.4 % (DS = 2.8), estas variaciones son una estrategia frecuente en plantas asociadas a polinizadores para promover las visitas de estos y así tener una mayor posibilidad de ser polinizada con polen de otro individuo (Cruden *et al.*, 1983; Stiles, 1981; Bell, 1996). Estos resultados coinciden con lo encontrado por Arizmendi & Ornelas, (1990) quienes reportaron para *J. mexicana* en el bosque tropical de Chamela un promedio de 5 μ l (DS = 2.6) y una concentración de azúcar del 26.9 % (DS = 4.6). Por otro lado, Quintana-Vásquez (2007) reporta un volumen promedio de 4.44 μ l (DS = 0.56) de néctar y un porcentaje de azúcar entre el 34 al 45 % en el estado de Sonora. Así mismo, concuerda con los valores reportados para otras especies del mismo género como *J. aurea* (75 μ l y 20.2 %; McDade & Kinsman, 1980), *J. californica* (46.8 %; Pyke & Waser, 1981), *J. macrantha* (18 μ l y 21 %; Stiles & Freeman, 1983) *Jacobinia* sp. Moric. (*Justicia* L. (34.4 % Pyke & Waser, 1981)) y con otros géneros de la familia Acanthaceae como *Anisacanthus thurberi* (39.2 %; Pyke & Waser, 1981), *Ruellia brevifolia* (5.2 μ l y 30%; Sigrist & Sazima, 2002). La concentración de azúcar en flores visitadas principalmente por colibríes oscila entre 20 y 25 % (Robets, 1996; Kingsolver & Daniel, 1983). Estas concentraciones son similares a las de flores polinizadas por mariposas pero inferiores a las de plantas polinizadas por abejas que por lo general tienen alrededor de 35 % de azúcar (Baker 1975; Pyke & Waser, 1981).

La producción de néctar de *J. candicans*, presenta cuatro picos de producción: dos por el día y dos por la noche. La alta producción de néctar por la mañana se asocia con la alta tasa de visitas de polinizadores según DaCruz *et al.* (2007). Por otro lado la permanecía en la apertura floral y la producción de néctar durante la noche indica una posible polinización por parte de polillas y/o esfíngidos (Knudsen & Tollsten, 1993). Sin embargo, estas no fueron observadas visitando flores de *J. candicans*. Esto se le podría atribuir a que *J. candicans* es una flor sin perfumes por lo que al no secretar aromas crepusculares y/o nocturnos es incapaz de atraer polillas y/o esfíngidos. La secreción de aromas por parte de las flores con un síndrome de polinización por falenofilia y esfingofilia es un elemento de gran importancia en su polinización (Weberling, 1989).

Por otro lado se observó que no existe relación significativa entre el volumen, la concentración de azúcares y las calorías con respecto a la temperatura y la humedad. Sin embargo se observa que existe una pequeña relación aun que no significativa entre la concentración de azúcar y la temperatura incrementando así la concentración conforme disminuye la temperatura, contrario a lo señalado por Ornelas *et al.* (2007) quienes reportan que en diversas flores visitadas por colibríes existe una relación negativa entre la concentración de néctar y la altitud, es decir a mayor altitud menor concentración.

Dentro de la Reserva estudiada, los colibríes se alimentaron principalmente de *Ipomoea hederifolia*, *Ipomoea quamoclit* y *Justicia candicans*, siendo *I. hederifolia* la que ofrece el mayor porcentaje de azúcar, volumen y número de calorías totales en sus flores, seguida por *J. candicans*. Sin embargo se observó que los colibríes prefirieron alimentarse de *J. candicans*. Roubick & Buchman (1984) mencionan que la concentración de néctar puede influir en el número y tipo de visitas que realizan los polinizadores, ya que estos pueden tener una preferencia por un margen específico de concentraciones. La concentración de azúcar en flores visitadas principalmente por colibríes se encuentra entre 20% y 25% (Roberts, 1996). Se ha observado que un néctar con baja concentración de azúcares tiene una menor viscosidad, lo que facilita su obtención a los colibríes en comparación con flores con un néctar más concentrado (Cruden *et al.*, 1983). La concentración óptima de néctar para los colibríes dependerá de su comportamiento de alimentación, características energéticas y dinámica del flujo de néctar (Roberts, 1996).

Los resultados obtenidos indican que *Justicia candicans* presenta un sistema de polinización autocompatible. Esto coincide con lo reportado por Quintana-Vásquez (2007) para *J. candicans* en el estado de Sonora, Wasshausen & Arroyo (1975) para *Justicia stipitata* y por McDade (1985) para varias especies del género *Aphelandra* (Acanthaceae). Este tipo de sistema de reproducción puede ser una forma de garantizar la producción de semillas en entornos en los que los polinizadores son limitados o impredecibles (Quintana-Vásquez, 2007). Los MLG mostraron que la producción de frutos se ve afectada por el modo en que las flores son polinizadas siendo la

polinización cruzada y la geitonogamia los tipos de polinización más efectivos. Así mismo, mostraron que sin importar como fuera polinizada, los frutos siempre producirán de 3 o 4 semillas. Por otro lado, la hercogamia presente en las flores de *J. candicans* es una estrategia para evitar la autopolinización y así promover la polinización cruzada, por otro lado la autopolinización intraflor puede ser facilitada cuando los estambres se encuentran muy próximos al estigma y así asegurar la polinización de la flor cuando los polinizadores escasean (Dafni, 1992; Holsinger, 2000). Esto se vió reflejado en la producción de frutos y semillas en los experimentos de autopolinización manual y polinización espontánea.

Justica candicans es utilizada por al menos 26 diferentes tipos de visitantes florales entre los que se encuentran colibríes, mariposas, abejas, hormigas, homópteros, cripidos y ácaros. Esta variedad de visitantes ha sido observada en otros trabajos con *J. candicans* siendo los colibríes los principales visitantes (Arizmendi, 1987; Arizmendi & Ornelas, 1990 y Quintana Vásquez 2007); para otras plantas del mismo género (Wasshausen & Arroyo, 1975 y Döll *et al.*, 2007) y para otros géneros de la familia Acanthaceae (McDade, 1985 y Holmqvist *et al.*, 2005).

Dentro de la Reserva se encontró a *Amazilia rutila*, *Chlorostilbon auriceps*, *Archilochus colubris* y *Cynanthus latirostris* visitando las flores de *J. candicans* tal como lo reporta Arizmendi (1987) y Arizmendi & Ornelas (1990). Adicionalmente se encontró que es utilizada por *A. violiceps* y el colibrí migratorio *A. alexandri*. *C. auriceps* actúa como robador de néctar ya que remueve el néctar de las flores a través de una perforación en la corola que le permite acceder a la cámara de néctar (Maloof & Inouye, 2000), al mismo tiempo actúa como robador primario y secundario (Inouye, 1980). Al igual que en lo encontrado en otras especies de colibríes (McDade & Kinsman, 1980; Willmer & Corbet, 1981; Colwell, 1973; Martínez del Rio & Eguiarte, 1987) quienes actúan como robadores de néctar. Daniel (1998) menciona que debido a la morfología de las flores de la familia Acanthaceae es común la visita de colibríes.

Arizmendi (1987) reporta diversas mariposas de la familia Pieridae visitando las flores de *J. candicans* al igual que en este trabajo se encontró a *Pyristia proterpia*, *Phoebis philea*, y *Pieriballia viardi* (Pieridae), *Heliconius charithonia* y *Myscelia*

cyananthe (Nymphalidae), quienes actúan como visitantes ilegítimos debido a la forma en que visitan las flores, ya que éstas toman el néctar introduciendo la probósida a través de la apertura distal de la flor, forma para la cual tanto flores como polinizadores parecen estar adaptados (Stiles *et al.* 1992).

Se encontró una gran cantidad de hormigas visitando *J. candicans* (Arizmendi, 1987), sin embargo ninguna resultó capaz de transportar polen, esto debido a que en general las hormigas no son buenos agentes polinizadores pues carecen de pelos diferenciados para el transporte de polen (Delabie *et al.*, 2003). La secreción de antibióticos que bloquean la geminación de polen por parte de la familia Formicidae y la ausencia de alas de las hormigas obreras provoca que la polinización cruzada sea poco probable (Delabie *et al.*, 2003). Las hormigas de la especie *Acromyrmex octospinosus* además de consumir el néctar de las flores de *J. candicans* invierten gran cantidad de su tiempo en la defoliación de la planta. Este comportamiento es característico en especies del género *Acromyrmex* ya que defolian gran cantidad de hojas, utilizando los fragmentos de hoja para el cultivo del hongo simbiótico *Rozites (Leucocoprinus) gongylophora* que es utilizado en gran parte, como alimento y en la crianza de larvas (Delabie *et al.*, 2003). La presencia de hormigas de los géneros *Pseudomyrmex* (Pseudomyrmeciane), *Pheidole*, *Leptothorax*, *Acromyrmex* y *Zacryptocerus* (Myrmeciane) alimentándose de néctar y la presencia de *Enchenopa binotata* (Membracidae) sugieren una posible interacción trofobiótica en la que las hormigas protegen a los homópteros de ataques de parasitoides y depredadores, y eligen el lugar más adecuado para que los homópteros extraigan la savia (Delabie *et al.*, 1994). Los homópteros, a cambio, emiten a través del recto gotas de excreción, conformada por un líquido azucarado denominado ligamasa que es aprovechado por las hormigas (Delabie & Fernández, 2003). De este modo los homópteros sustituyen los pseudonectarios, e indirectamente, su presencia, con la de las hormigas que los cuidan, constituye un medio de defensa para la planta (Delabie *et al.*, 2003). En términos generales, las tres partes obtienen beneficios: las hormigas por que reciben la sustancia azucarada y ganan tiempo en la exploración de los recursos, ya que los homópteros se mantienen en puntos fijos controlados por la colonia de hormigas (Rosengren & Sundström, 1991); los homópteros por ser liberados de sus deyecciones, por recibir protección y transporte

hasta los sitios adecuados para la alimentación y por incrementar su esperanza de vida; y las plantas a pesar del gasto energético evidente con la presencia de los insectos, reciben en compensación la protección de las hormigas contra fitófagos que podrían causar daños mayores (Cushman & Addicott, 1991; Delabie *et al.*, 1994). Las hormigas más comunes que explotan trofobiontes son arborícolas, territoriales, omnívoras, depredadoras, oportunistas o carroñeras. Estas hormigas generalmente pertenecen a las subfamilias Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae y Pseudomyrmecinae (Carroll & Janzen, 1973; Hölldobler & Wilson, 1990; Klein *et al.*, 1992; Gullan, 1997).

La presencia de crisópidos (Chrysopidae) en las flores de *J. candicans* sugieren que posiblemente éstos además de alimentarse del néctar de la planta, se alimentan de los homópteros y ácaros presentes en la planta, al igual que de las excreciones azucaradas de los homópteros y del néctar disponible en las flores a pesar de ser insectos depredadores (Smith, 1922).

J. candicans es visitada por las abejas *Trigona fulviventris* tal como lo menciona Arizmendi (1987) sumando a *Xylocopa* sp. como visitante. Ambas abejas se comportan como robadoras primarias (Inouye, 1980). Esta capacidad esta dada debido a la modificación de sus apéndices bucales que le permiten realizar perforaciones en la base de la corola y así libar el néctar secretado, este comportamiento es mencionado por McDade & Kinsman (1980) y Willmer & Corbet (1981) en flores de otras plantas de la familia Acanthaceae.

La polinización *Justicia candicans* es llevada a cabo principalmente por colibríes, un aspecto común en la familia Acanthaceae (Döll *et al.*, 2007; McDade & Kinsman, 1980; Willmer & Corbet, 1981; McDade, 1985; Holmqvist *et al.*, 2005). Entre los polinizadores pudimos hallar a *Cynanthus latirostris* tal como lo reporta Quintana-Vásquez (2007) en el estado de Sonora, así como por *Amazilia rutila*, *A. violiceps*, *Achilochus alexandri* y *A. colubris*, debido a que todos estos fueron observados transportando polen en mayor o menor medida a través de cargas de polen extraídas de los colibríes o mediante observaciones *in situ*. Entre los colibríes que polinizan *J. candicans* encontramos que *C. latirostris* y *A. rutila* podrían ser los polinizadores más efectivos debido a que ambas especies presentaron el mejor ensamble morfométrico, el

mayor número de visitas, y flores visitadas, así como el mayor número de cargas de polen obtenidas. Amaya-Márquez *et al.* (2001) proponen que los colibríes que utilizaron con mayor intensidad una planta también fueron los más efectivos en el transporte de polen. Por otro lado se observó que *Phoebis sennae* (Pieridae) y *Mimoides thymbraeus* (Papilionidae), pueden ser consideradas polinizadoras de *J. candicans* ya que son capaces de llevar a cabo el transporte de polen en la cabeza y las antenas; actuando como co-polinizadores debido a sus altas tasas de visita. Esta estrategia de las plantas de tener co-polinizadores reduce el riesgo de fallar en la reproducción (Ramírez, 2004). Algunos autores como Tobar-L., (2001) y Holmqvist *et al.* (2005) mencionan el transporte de polen por parte de mariposas en algunas plantas de la familia Acanthaceae siendo muy poco efectivo. Debido a la forma en que las mariposas visitan las flores de *J. candicans* y a su morfología, éstas no son polinizadoras tan efectivas como lo colibríes pues sus piezas bucales extremadamente largas actúan como una estrategia generalista que le permite el acceso al néctar tanto de especies de plantas con flores cortas como largas por lo que no suelen ser consideradas buenos polinizadores (Corbet, 2000).

La composición de especies y abundancia de colibríes dentro de la Reserva tuvo pequeños cambios en cada uno de los muestreos. Los colibríes residentes *A. rutila*, *C. latirostris* y *C. auriceps* permanecieron como las especies más abundantes, estos cambios se debieron en gran medida a la aparición de colibríes migratorios tanto latitudinales (*A. alexandri* y *A. colubris*) como altitudinales (*A. violiceps* y *H. constantii*) en los diferentes muestreos. Al final de la temporada se presentó una reducción en la floración de la mayoría de las especies, lo que ocasionó una mayor agrupación de los colibríes, por lo cual, el cambio en la composición y abundancia se debió a que el gremio de aves nectarívoras responden con facilidad a los cambios en la abundancia del néctar (Arizmendi & Ornelas, 1990). Este cambio se vio representado en el caso de los colibríes migratorios latitudinales principalmente de *A. alexandri* quien redujo su abundancia drásticamente al verse reducida la disponibilidad de flores. Esto debido a que se ha reportado que los colibríes migratorios latitudinales actúan de forma subordinada ante los colibríes residentes lo que los obliga a obtener su alimento de una forma no territorial (Wolf *et al.*, 1976). Por otro lado la aparición de *A. violiceps* y *H.*

constantii hacia el final de la temporada de lluvias pudo deberse a la escases de los recursos. Se ha reportado que cuando el alimento escasea, los colibríes se dirigen o se mueven hacia otros ambientes (Arizmendi & Ornelas, 1990).

Las diferentes especies de colibríes no se distribuyen de la misma manera entre los diferentes hábitats (Arizmendi, 1994). Especies como *A. rutila*, *A. violiceps*, y *H. constantii* fueron más abundantes en la selva baja, mientras que *C. latirostris* y *A. colubris* tuvieron más presenia en la selva mediana. En el caso de *A. alexandri* y *C. auriceps*, estos se presentaron parcialmente de la misma forma en ambos tipos de vegetación. La segregación espacial es uno de los mecanismos que repercute directamente sobre la organización de colibríes (Rodríguez-Folres, 2004).

Debido a esto se realizó una correlación entre el número de flores de *I. hederifolia* y *J. candicans* que eran las plantas más abundantes en la región para establecer si el incremento en la abundancia de especies de colibríes esta correlacionado con el número de flores de estas plantas, encontrando una correlación significativa. Esta relación puede atribuirse en parte al aumento de flores de *J. candicans* hacia e final de la temporada y por otra parte a que especies como *H. constantii* y *A. violiceps* son migratorios altitudinales (Arizmendi *et al.*, 1990) y se desplazan por la reserva en busca de alimento. La variación en la abundancia de las especies es generalmente explicada como una respuesta a la variación en la abundancia y disponibilidad de recursos (Brown, 1995), esto representa una restricción por parte de los colibríes a las áreas de floración de sus plantas (Wolf *et al.* 1976). Este comportamiento se ha observado en *H. constantii* que se desplaza a través de los hábitats siguiendo los parches de floración dentro de la reserva (Arizmendi & Ornelas, 1990).

Los colibríes que fueron observados polinizando a *Justicia candicans* como *C. latirostris*, *Amazilia rutila*, *A. violiceps*, *Archilochus colubris* y *A. alexandri* fueron los que presentaron picos con una longitud similar a la corola efectiva, al mismo tiempo éstos presentaron un pico con una curvatura menor a la curvatura de la corola. Este tipo de ensamble se ha observado en comunidades de colibríes ermitaños que suelen visitar corolas efectivas de igual o mayor tamaño a la longitud del pico al igual que corolas con

curvaturas similares o mayores a la de su pico (Rodríguez-Flores & Stiles, 2005). Se ha planteado que las dimensiones morfológicas son las que establecen el espectro de plantas accesibles para cada especie de colibrí dentro de una comunidad (Wolf et al., 1976), debido a esto, la gama de recursos florales accesible esta directamente relacionada con características morfológicas específicas. Por otro lado se ha observado que colibríes morfológicamente parecidos tienen requerimientos energéticos parecidos, lo que incrementa la similitud en el uso de los recursos (Rodríguez-Flores, 2004).

Se ha sugerido que la variación en el largo del pico de los colibríes de pico recto puede ser un factor importante en la coexistencia de la comunidad de colibríes, así como la repartición de los recursos (Gutierrez & Rojas-Nossa, 2001). Stiles (1981) reporta el robo de néctar por parte de especies pequeñas de colibríes quienes perforan la corola de flores más grandes, esto es similar a lo observado con *C. auriceps* quien presenta un pico mucho más corto que la corola efectiva, por lo que este perfora la corola de *J. candidans* para poder acceder al néctar. Por otro lado, el haber observado a *H. constantii* alimentarse de insectos en lugar de visitar las flores de *J. candidans* pudo haberse debido a dos razones, la primera a que el gran tamaño de su pico actuó como una limitante para poder visitar las flores, ya que se ha visto que a pesar que los colibríes explotan una gran cantidad de espectros florales, tienen cierta preferencia por una forma o longitud particular de la corola (Stiles, 1978). Estas preferencias están dadas por que las tasas de extracción de néctar dependen de la morfología de la corola y de la forma del pico (Wolf et al., 1976) y a que debido a su gran tamaño corporal el néctar de *J. candidans* no es lo suficientemente bueno para satisfacer sus requerimientos energéticos y optó por incluir insectos en su dieta. Este cambio en la dieta se ha observado en colibríes grandes como una estrategia para satisfacer sus requerimientos energéticos cuando la cantidad de néctar ofrecido por las plantas no es suficiente (Rodríguez-Flores, 2004). Se ha reportado que en épocas de escasez de néctar, los colibríes suelen optar por incluir insectos en sus dietas (Rodríguez-Flores, 2004). Cabe resaltar que *H. constantii* fue observado hacia el final de la temporada de floración de *J. candidans* y de muchas especies más, lo que podría explicar por que *H. constantii* no fue observado alimentándose de flores de ninguna especie.

De acuerdo a la fenología presentada por *J. candicans* dentro de la Reserva, y a que es visitada por los colibríes migratorios como *Archilochus colubris* y *A. alexandri*, se puede suponer que *J. candicans* es un recurso importante para los colibríes migratorios ya que se ha reportado que es visitada por otras especies migratorias como *Calypte costae*, *Selasphorus platysercus* y *S. rufo* en el desierto de Sonora durante su periodo de migración (Van Dervender et al., 2004, Quintana-Vásquez, 2007). Debido a esto, es posible que *J. candicans* forma parte de los corredores de néctar para colibríes.

CONCLUSIONES

Dentro de la Estacion de Biología Chamela la coposición de plantas que son polinizadas y utilizadas por colibríes hacia el final de la temporada de lluvias incluye ocho especies representadas en tres familias. De esas plantas al menos tres son polinizadas principalmente por colibríes.

Justicia candicans presenta un síndrome de polinización típico para colibríes, así mismo posee un sistema de entrecruzamiento auto-compatible, siendo la polinización cruzada la forma más efectiva de reproducción, sin embargo, le es posible autopolinizarse cuando existe una escasez de polinizadores como es el caso de la Reserva donde los colibríes son escasos.

La producción de néctar (volumen, concentración y calorías) varía a lo largo del día y estas variaciones parecen estar relacionadas con los periodos de mayor actividad de los colibríes. Por otro lado el patrón de producción de néctar por la noche puede estar relacionado con los horarios de mayor actividad de insectos crepusculares y/o nocturnos. Al mismo tiempo las variaciones entre flores en la producción de néctar es una estrategia de las plantas para obligar a los polinizadores a visitar un mayor número de flores y así promover la polinización cruzada asegurando así un mayor éxito reproductivo.

La gran diversidad de organismos que visitan las flores de *J. candicans* se debe a que ésta es una especie que florece hacia el final de la temporada de lluvias, tiempo en el cual la mayoría de los recursos florales, y por consiguiente de néctar, no se encuentran disponibles, por tal motivo una gran variedad de colibríes, mariposas, hormigas, abejas y crisópodos dependen de ella para su alimentación, adoptando así diversas formas para obtener el recurso.

Debido a la morfología de la planta que limita el acceso a muchos de sus visitantes, tanto a la recompensa como a las partes reproductivas, la polinización de *J. candicans* es llevada a cabo principalmente por los colibríes *Amazilia rutila*, *A. violiceps*, *Cyananthus latirostris*, *Archilochus colubris* y *A. alexandri*. Sin embargo, es polinizada en

menor medida por mariposas como *Phoebis sennae* y *Mimoides thymbraeus*, (copolinizadores), ya que es una estrategia de la planta para asegurar la reproducción.

Dentro de los colibríes que polinizan *J. candicans*, *A. rutila* y *C. latirostris* son las especies más efectivas debido a que son las especies que invierten el mayor tiempo en el forrajeo, así como al gran número de flores que visitan promoviendo así la polinización cruzada. Al mismo tiempo son las especies que obtuvieron el mejor ensamble morfológico con *J. candicans*.

La abundancia de colibríes residentes como migratorios, se encuentra correlacionada con el aumento paulatino en la floración de *J. candicans*. Con los resultados obtenidos podemos concluir que *J. candicans* representa un recurso de gran importancia para la comunidad de colibríes hacia el final de la temporada de lluvias, ya que a pesar de existir otros tipos de recursos y de gran calidad, estos prefirieron alimentarse de las flores de *J. candicans*.

LITERATURA CITADA

- Amaya-Marquez, M., Stiles F.G., Rangel, J.O. 2001. Interaccion planta-colibrí en amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia* 21:201-322.
- Antweb.org. The California Academy of Sciences. [20 de mayo 2013] <http://www.antweb.org/>
- Arizmendi, M.C. 1987. Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Arizmendi, M.C., H. Berlanga, L. Márquez, L. Navarajo y F. Ornelas. 1991. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. *Cuadernos del Instituto de Biología* 4. UNAM. México.
- Arizmendi, M.C. & J.F. Ornelas. 1990. Hummingbird and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180.
- Arizmendi, M.C. 1994. Interacciones ecologicas multiples: El caso del sistema mutualista colibríes-plantas el el ladrón de nectar *Diglossa baritula* (Passerimormes: Aves) Tesis que para obtener el titulo de Doctor en Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Arizmendi, M.C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds en a Highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79: 997-1006.
- Baker, E.W. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7(1): 37-41.
- Beattie, A.J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pacific Entomologist* 47:48.
- Bell, G. 1996. The evolution of empty flowers. *Jornal Theor. Biol.* 118: 253-258.
- Brown, J. 1995. Macroecology. The University of Chicago, Chicago and Londres, EEUU.
- Bullock, S.H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela. *Folia entomológica Mexicana*, 77: 6-17.
- Bullock, S.H. & A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy tres of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.
- Butterflies of America. Butterflies of America Foundation. [20 de mayo 2013] <http://butterfliesofamerica.com/>
- Carroll, C.R. & D.H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 23-257.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forest. Pp. 195-220, in *Tropical deciduous forests* (Bullock, S., E. Medina y H. Mooney, Eds.) Cambridge University Press, Cambridge.

- Chambers, N., Gray, Y. & Buchmann, S. 2004. Polinizadores del desierto sonorense. Arizona Sonora Desert Museum Press.
- Corbet, S.A. 2000. Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96: 289-298.
- Colwell, R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *The American Naturalist* 107: 737-760.
- Cruden, R.D., S.M. Hermann & S. Peterson. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En B. Bently & E. Thomas (Eds.). *The biology of nectaries* 80-125.
- Cushman, J.H. & J.F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms, pp. 92-103 en C.R. Huxley & D.F. Culter, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- DaCruz D.D., Righetti V.H. & VanSluys. 2007. The effect of hummingbird Flower Mites on nectar availability of two sympatric *Heliconia* species in a Brazilian Atlantic forest. *Annals of Botany*: 1-8.
- Dafni. 1992. *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 250 pp.
- Daniel, T.F. 1998. Acanthaceae de México: diversidad y distribución. In: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, editors. *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Daniel, T.F. 1999. Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlan. Fascículo 23. ACANTHACEAE A.L. Juss. Department of Botany. California Academy of Sciences.
- Daniel, T.F. & S. Acosta-C. 2003. Familia Acanthaceae. Flora del Bajío y Regiones Adyacentes. Fascículo 117. Instituto de Ecología, A.C. Pátzcuaro Michoacán.
- Delabie, J.H.C., A.M. da Encarnação & C.I. Mauricio. 1994. Relations between the Little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, and its associated mealybug, *Planococcus citri*, in Brazilian cocoa farms, pp. 91-103 en D.F. Williams, ed., *Exotic ants: biology, impact and control of introduced species*. Wetview Press, Boulder, Colorado, U.S.A.
- Delabie, J.H.C., M. Ospina & G. Zabala. 2003. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción, pp. 167-180 en F. Fernández, ed., *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos. Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Delabie, J.H.C. & F. Fernández. 2003. Relaciones entre hormigas y "homópteros" (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha), pp. 181-200 en F. Fernández, ed., *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos. Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

- Döll, S., I. Hansen, A.N. Schmidt-Lebuhn & M. Kessler. 2007. Pollination ecology of *Justicia rusbyi* (Acanthaceae), a common understory plant in a tropical mountain forest in eastern Bolivia. *Plant Species Biology* 22: 211–216.
- Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Oxford.
- Erdtman, G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almqvist and Wiksell. Stockholm. 539 pp.
- Faegri, K. & L. Van Der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. (eds.) Pergamon Press: Oxford.
- Fleming, T.H. 2000. Pollination of cacti in the Sonora Desert *American Scientist* 88: 432-439.
- Fonnegra, R. 1989. Introducción a la palinología: Métodos de estudio palinológico. Medellín. Universidad de Antioquia. 120 pp.
- Freeman C.E., W.H. Reid, J.E. Becvar & R. Scogin. 1984. Similarity and apparent convergence in the nectar-sugar composition of some hummingbird-pollinated flowers. *Botanical Gazette* 145: 132–135.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM.
- García-Robledo C.A., L.M. Constantino, M.D. Heredia & G. Kattan. 2002. Mariposas communes de la Cordillera Central de Colombia. Feriva. Colombia.
- GraphPad Prism. 2007. GraphPad Software. San Diego California, USA.
- Gullan, P.J. 1997. Relationships with ants, pp. 351-377 en Y. Ben-Dov & C. J. Hodgson, eds., *Soft scale insects their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Gutiérrez, Z.A. & S.V. Rojas-Nossa. 2001. *Dinámica anual de la interacción colibrí-flora en ecosistemas altoandinos del volcan Galeras, sur de Colombia*. Tesis de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Gutiérrez Z.A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* 7:17-42.
- Hernández, H.M. & V.M. Toledo. 1979. The role of nectar robbers and pollinators in the reproduction of *Erythrina leptorrhiza*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 512-520.
- Holmqvist, J.P.-H., M. Mariette & T.F. Daniel. 2005. Wing Pollination by bees In *Mexacanthus* (Acanthaceae). *Acta Botánica Mexicana* (71).
- Holsinger K.R. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy Sciences USA* 97: 7037-7042.

- Howell, S.N.G. 2003. Hummingbirds of North America. The Photographic Guide. Princeton University Press.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. *The ants*. 732pp. The Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Inouye, D.W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251-1253.
- Iñiguez, L.I. 1996. Sistema de robo de néctar en *Vitex mollis*. Sobre las interacciones entre los animales y las plantas, especialmente en polinización de la estación biológica, Chamela, Jalisco, México. 103-107 pp.
- Irwin, R.E. & A.K. Brody. 2000. Consequences of nectar robbing for realized male function in a hummingbird-pollinated plant. *Ecology* 81: 2637-2643.
- Irwin, R.E. 2003. Impact of the nectar robbing on estimates of pollen flow: conceptual predictions and empirical outcomes. *Ecology*. 84: 485-495.
- Islebe G.A., N.Torrescano-Valle, M. Valdez-Hernández, M. Tuz-Novelo & H. Weissenberger. 2009. Efectos del impacto del huracán Dean en la vegetación del sureste de Quintana Roo, México. *Foresta Veracruzana* 11(1):1-6.
- Kearns, A.C. & D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination Biologists. University Press of Colorado, USA.
- Kingsolver, J.G. & T.L. Daniel. 1923. Mechanical determinants of nectar feeding strategy in hummingbirds: Energetics, tongue morphology, and Licking behavior. *Oecologia* 60: 214-226.
- Klein, R.W., D. Kovac, A. Schellerich & U. Machwitz. 1992. Mealybug-carrying by swarming Queens of a Southeast Asian bamboo-inhabiting ant. *Naturwissenschaften* 79: 422-423
- Knudsen, J.T. & L. Tollsten. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113(3): 263-284.
- Kress, W.J. & Beach, J.H. 1994. Flowering plant reproductive at La Selva Biological Station. en McDade L.A., Bawa, K.S., Hespeneide, H. & Hartshorn, G (eds.). La selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. University of Chicago Press
- Lott, E.J., S.H. Bullock & J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.
- Maloof, J.E. & D.W. Inouye. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651-2661.
- Martínez del Río, C. & L. Eguiarte. 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: Comparisons among hummingbirds and perching birds. *The Condor* 89:357-363.

- McDade, L.A., & S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two Neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution* 34:944-958.
- McDade, L.A. 1985. Breeding Systems of Central American Aphelandra (Acanthaceae). *American Journal of Botany* 72(10): 1515-1521.
- Mitchell, R.J., R.J. Flanagan, B.J. Brown, N.W. Waser & J.D. Karron. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103: 1365-1378.
- Navarro, A., Benitez, H. 2001. El dominio del aire. Colección la Ciencia desde México núm 148 Fondo de cultura económica. México, D.F.
- Ornelas, J.F., M. Ordano, A.J. De-Nova, M.E. Quintero, T. Garland Jr. 2007. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. *Journal of Evolutionary Biology* 20(5): 1904-1917.
- Pennington, T.D. & J. Sarukhán. 1968. Árboles tropicales de México. I. N. I. F., México.
- Pyke, G.H. & N.M. Waser. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeaters flowers. *Biotropica* 13:260-270.
- Quintana-Vásquez, M.A. 2007. Notes on the pollination biology of *Justicia candidans* (Acanthaceae) in central Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 52(2): 302-333.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment of statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ramírez, N. 2004. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variation in time and space. *Bot. J. Linn. Soc.* 145: 1-16.
- Rasband W. 1997-2008. ImageJ 1.34s National Institutes of Health USA.
- Roberts W.M. 1996. Hummingbirds' nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. *Anim Behav* 52: 361-370.
- Rodríguez-Flores, C. 2004. Organización de la comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae: Phaethorninae) y sus flores en bosques de tierra firme del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas, Colombia). Tesis de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Rodríguez-Flores C.I. 2009. Dinámica de las estrategias de forrajeo en colibríes (Aves: Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco, México). Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México.
- Rodríguez-Flores C.I. & F.G. Stiles. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana*. 3: 7-27.

- Rojas-Nossa, S.V., 2007. Estrategias de extracción de néctar por picaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) y sus efectos sobre la polinización de las plantas de los altos Andes. *Ornitología Colombiana*. 5: 21-39.
- Rosengren, R. & L. Sundström. 1991. The interaction between red Wood ants, Cinra aphids, and pines. A ghost of mutualism past?. 80-91 pp. en C.R. Huxley & D.F. Culter, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Roubik, D.W. 1982. The ecological impact of nectar robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology* 63: 354-360.
- Roubick, D.W. & S.L. Buchman. 1984. Nectar selection by melipona and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by colonies in tropical forest. *Oecologia* 61:1-10.
- Russell, R.W., F.L. Carpenter, M.A. Hixon & D.C. Paton. 1994. The impact of variation in stopover habitat quality on migrant Rufous Hummingbird. *Conservation Biology* 8:484-490.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- Sánchez-Sánchez, O. & Islebe, G.A. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest. *Global Ecology and Biogeography* 8: 29-38.
- Sigrist, M.R. & M. Sazima 2002. "Ruellia brevifolia (Pohl) Ezcurra (Acanthaceae): fenología da floração, biologia da polinização e reprodução." *Revista Brasil. Bot.* 25: 35-42.
- Smith, R.C. 1922. The Biology of the Chrysopidae. NY. Agr. Expt. Sta. Mem. 58: 1232-1372.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rica Heliconia species. *Ecology* 56:285-301.
- Stiles, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of birds pollination. *American Zoologist* 18: 715-727.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- Stiles, F.G. & C.E. Freeman. 1983. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25:191-205.
- Stiles, F.G., A.V. Ayala & M. Girón. 1992. Polinización de las flores de *Brachyotum* (Melastomataceae) por dos especies de *Diglossa* (Emberizidae). *Caldasia* 17: 47-54.
- Stiles, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97:853-878.
- Stiles, F.G. 2000. Evaluando la disponibilidad y el uso de los recursos florales para los colibríes. En: J. Aguirre (ed.). Memorias del 1er. Congreso Colombiano de Botánica. Abril 26/30/1999. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá, Colombia.

- Thomas L., S.T. Buckland, K.P. Burnham, D.R. Anderson, J.L. Laake, D.L. Borchers & S. Strindberg. 2002. Distance sampling. Volumen 1, 544-552 en *Encyclopedia of Environmetrics* (El-Shaarawi A.H. & W.W. Piegorisch) John Wiley & Sons, LTD, Chichester, 2002.
- Tobar-L.D., J.O. Rangel-Ch. & M.G. Andrade-C. "Las cargas polínicas en las mariposas (Lpidoptera: Rophalocera) de la parte alta de la cuenca del río Roble-Quindío Colombia. *Caldasia* 23(2): 549-557.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. [20 de mayo 2013] <http://www.tropicos.org/>
- Valiente-Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 99-104.
- Van Devender, T.R., W.A. Calder, K. Krebbs, A.L. Reina, S.M. Russell & R.O. Russell. 2004. Hummingbird plants and potential nectar corridors of the Rufous Hummingbird in Sonora, Mexico. . 96-121pp. en Nabha, G.P. ed. *Conserving migratory pollinators and nectar corridors in Western North America*. Arizona Sonora Desert Museum Press.
- Wasshausen, D. & M. T.K. de Arroyo 1975. A new species of *Justicia* (Acanthaceae) from Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Ciencias Nat.* 22: 407-414.
- Weberling, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Willmer, P.G. & S.A. Corbet. 1981. Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers. *Oecologia* (Berl.) 51: 67-78.
- Wolf, L., F.G. Stiles & F.R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, Highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45: 349-379

ANEXOS

ANEXO I. Especies ornitófilas



Ipomoea hederifolia. ¹



Ipomoea quamoclit. ²



Justicia candicans. ³

Fotos:
1 y 2 E. Senties
3 Robles-Toral

ANEXO II. Colibríes



Cyanthus latirostris.¹



Chlorostilbon auriceps.²



Archilochus colubris.³



Archilochus alexandri.⁴



Amazilia rutila.⁵



Amazilia violiceps.⁶



*Heliomaster constantii*⁷

- Foto:
1 Seabamirum
2 Emily Hoyer
3 Jerry Green
4 Jim Burns
5 Jorge Chinchilla
6 Therogüewoman
7Chris West

ANEXO III. Mariposas



Mimoides thymbraeus
(Papilionidae).



Pyristia proterpia
(Pieridae).



Phoebis sennae
(Pieridae).



Phoebis philea
(Pieridae).

Fotos: Robles-Toral



Pieriballia viardi
(Pieridae).



Pieriballia viardi
(Pieridae).



Heliconius charithonia
(Nymphalidae).



Myscelia cyananthe
(Nymphalidae).

Fotos: Robles-Toral