

03058  
2  
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Instituto de Ecología UACPyP – CCH

SELECCIÓN DEPENDIENTE DE LA FRECUENCIA EN PLANTAS:  
POLINIZACIÓN POR ENGAÑO EN *BEGONIA GRACILIS* HBK (BEGONIACEAE).

Reyna Amanda Castillo Gámez

TESIS

Para obtener el grado de  
DOCTOR EN ECOLOGIA

México D.F.

Abril de 1999

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

272056



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.

# ÍNDICE

<b>INTRODUCCION GENERAL: ECOLOGIA Y EVOLUCION DE LA POLINIZACION POR ENGAÑO</b>	1
LA POLINIZACION POR ENGAÑO	2
<i>Engaño a polinizadores</i>	2
<i>Polinizadores no selectivos</i>	3
Frecuencia Relativa de las Flores	7
Similitud entre las Flores	9
Capacidades Sensoriales de los Polinizadores	10
LA ESPECIE DE ESTUDIO	12
SITIO DE ESTUDIO	13
LITERATURA CITADA	14
<b>CAPÍTULO UNO: HISTORIA NATURAL Y REPRODUCTIVA DE <i>BEGONIA GRACILIS</i></b>	18
INTRODUCCIÓN	18
MÉTODOS	19
<i>Fenología</i>	19
<i>Biología Floral</i>	19
RESULTADOS	21
<i>Biología Floral</i>	21
<i>Fenología</i>	29
<i>Proporción sexual y abundancia de flores</i>	30
DISCUSIÓN	34
LITERATURA CITADA	38
<b>CAPÍTULO DOS: SELECCIÓN DEPENDIENTE DE LA FRECUENCIA: UN ESTUDIO EXPERIMENTAL CON <i>BEGONIA GRACILIS</i></b>	40
INTRODUCCIÓN	40
MÉTODOS	43
<i>Poblaciones experimentales</i>	43
<i>Tasa de visita de los polinizadores</i>	45
<i>Experimentos con polvos fluorescentes</i>	46
<i>Eficiencia en la producción de frutos</i>	46
RESULTADOS	47
<i>Tasa de visita de los polinizadores</i>	47
<i>Experimentos con polvos fluorescentes</i>	50
<i>Eficiencia en la producción de frutos</i>	52
DISCUSIÓN	55
LITERATURA CITADA	58
APÉNDICE I	61
APÉNDICE II	62
<b>CAPÍTULO TRES: LA IMPORTANCIA DE LA SIMILITUD FLORAL EN LA POLINIZACION POR ENGAÑO: EL CASO DE <i>BEGONIA GRACILIS</i></b>	63
INTRODUCCIÓN	63
MÉTODOS	64
RESULTADOS	68
DISCUSIÓN	82
LITERATURA CITADA	87
<b>DISCUSION Y CONCLUSIONES</b>	90
LITERATURA CITADA	94

## RESUMEN

En este trabajo se estudiaron los aspectos ecológicos y evolutivos del síndrome de polinización por engaño. En el primer capítulo, se describen los diferentes tipos de engaño que ocurren en la polinización de las flores y se discuten cuáles podrían ser los tipos de presiones selectivas involucrados en su evolución. Asimismo, en este capítulo se resaltan los aspectos relevantes de dos de sus componentes básicos, la selección dependiente de la frecuencia (SDF) y la similitud entre las flores, y se propone un modelo de cómo sería el efecto de la SDF sobre la adecuación masculina y femenina por flor en una especie polinizada por engaño. El resto del trabajo está enfocado al análisis de la SDF, las predicciones del modelo, y la similitud floral por medio de observaciones y experimentos con *Begonia gracilis*, una especie aparentemente polinizada por engaño. Las observaciones se llevaron a cabo en una población natural de esta especie en la reserva ecológica de "El Pedregal". Los experimentos consistieron en el establecimiento de poblaciones artificiales en la reserva, donde la proporción de sexos así como la densidad de flores, se mantuvieron constantes a lo largo del período reproductivo de esta especie. Asimismo, se estimó cuantitativamente la variación en la forma y el tamaño de las flores, y se registró la conducta de los polinizadores.

Los resultados señalan de manera consistente que *B. gracilis* es polinizada por engaño. La SDF y el mimetismo intersexual están presentes en esta especie. La variación en la proporción sexual de las poblaciones experimentales, así como la densidad de flores, influyeron de manera significativa sobre los dos componentes de adecuación estimados: la probabilidad de visita a ambos tipos de flor y la producción de frutos. Sin embargo, la acción de la SDF fue más intensa que la de la selección dependiente, lo que significa que la SDF fue el componente más importante en la determinación del éxito reproductivo de *B. gracilis*. La SDF se manifestó principalmente a través de la conducta de los polinizadores. La proporción de flores masculinas y femeninas de una población afectó significativamente al número de visitantes que llegan a una población, y por lo tanto, afectó la probabilidad de visita de las flores. Asimismo, aunque la probabilidad de producir un fruto también fue influenciada por la proporción sexual, el efecto fue relativamente menor.

El análisis del otro componente de la polinización por engaño, el mimetismo floral, mostró que existe una similitud funcional entre las flores femeninas y masculinas de *B. gracilis*, ya que el parecido está basado en aquellos atributos que los polinizadores usan para elegir a las flores. Sin embargo, el mimetismo no opera de la manera en la que se ha sugerido para otras especies, en las cuales las flores sin recompensa visitadas más frecuentemente por los polinizadores son las que imitan o exageran los atributos que los polinizadores utilizan para elegir a las flores con recompensa. El mimetismo en *B. gracilis* está basado en el tamaño relativo del androceo y de los estigmas. Este mimetismo sugiere que el engaño proviene tanto de las flores femeninas como de las masculinas.

No obstante, no se encontró variación entre los individuos en la morfología de las flores, sino que la variación se encuentra dentro de los mismos individuos. Lo anterior sugiere que este mimetismo funcional parece haber alcanzado su límite evolutivo, por lo menos en las poblaciones de "El Pedregal", ya que no existe variación sobre la cual actúe la selección natural. Actualmente se están llevando a cabo experimentos donde se produce variación artificial en la morfología de las flores de *B. gracilis*, con el objeto de determinar el papel del mimetismo funcional en esta especie.

Finalmente, la evidencia sugiere que la polinización por engaño es un sistema ideal para estudiar regímenes complejos de selección. Por un lado, la SDF determinaría la proporción de flores con y sin recompensa en las poblaciones, mientras que el grado de parecido entre los dos tipos de flor, así como la cantidad de recompensa por flor, serían optimizados tanto por selección independiente de la frecuencia como por SDF.

## ABSTRACT

In this study I revised the ecology and evolution of pollination by deceit syndrome. In the first chapter, the different deceit types in the pollination of the flower and the possible selective pressures involved in their evolution were discussed. The two basic components in this pollination syndrome, frequency-dependent selection (FDS) and flower mimicry were discussed, and one model is proposed about the effects of FDS on flower fitness. In the remainder of this work, the FDS and the flower similarity were analyzed through observations and experiments with *Begonia gracilis*, specie apparently pollinated by deceit. The observations were performing in a natural population on the ecological preserve of "El Pedregal". The experiments consisted in the establishment of artificial populations, where the sex ratio and the flower density were maintained constant along reproductive season. Likewise, the quantitative variation in the morphology and size of the flowers and the pollinator behavior were estimated.

The outcomes indicated consistently that *B. gracilis* is pollinated by deceit. The observations and the experiments showed that FDS and the intersexual mimicry are present in this specie. The variation in the sex ratio in experimental populations, as well as flower density, affected significantly the two fitness components estimated: the visitation probability by pollinators and the fruit set. The effect of FDS was stronger than density-dependent selection effect. The effect of FDS was manifested on the pollinator behavior principally. The population sex ratio affected the number of visitors in one population, therefore affecting the visitation probability of one flower. The effect of sex ratio on fruit set probability was relatively minor.

The analysis of floral mimicry showed a functional similarity between rewarding and deceptive flowers of *B. gracilis*. This similarity is based on the attributes used by pollinator to choose the flowers. The mimicry in *B. gracilis* is based on the relative size of androecium and stigmas, and this mimicry suggests that deception to come from rewarding and unrewarding flowers. This mimicry is not similar to those described in other species pollinated by deceit, where pollinator prefers the flowers that imitate or exaggerate the attributes used by pollinators to choose the rewarding flowers. Nevertheless, no significant variation was found in flower morphology among plants. This suggests that functional mimicry maybe reach evolutionary limit, at least in "El Pedregal" populations. Actually, artificial variation on flower morphology of *B. gracilis* is created experimentally to assess the role of functional mimicry in this specie.

Finally, the evidence suggests that pollination by deceit is an ideal system to study complex selective regimens. Frequency-dependent selection should determine the proportion of rewarding and unrewarding flowers in the populations, while the similarity degree between this two-flower type and the reward size per flower should be optimized by frequency-independent selection as FDS.

# INTRODUCCIÓN GENERAL

## ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE LA POLINIZACIÓN POR ENGAÑO

La interacción entre las plantas y sus polinizadores ha sido considerada como el ejemplo clásico de evolución por mutualismo (Faegri y van der Pijl 1979, Boucher 1985). Esta interacción ha favorecido la evolución de caracteres en las plantas que incrementan la probabilidad de atraer a los polinizadores, y por lo tanto, de transferir sus gametos. El ejemplo más generalizado es la presencia de las recompensas para los visitantes de las flores (néctar, polen, agua, aceites, etc.; Faegri y van der Pijl 1979). Por otra parte, existe una gran cantidad de evidencia que demuestra que las capacidades sensoriales, así como la morfología de los polinizadores, han evolucionado de manera paralela a la diversificación de las plantas con flores (Baker 1963, Wyatt 1983, Bawa 1995, Tiffney y Mazer 1995, Barren *et al.* 1996). Esta larga historia evolutiva ha generado niveles de especialización y complejidad sorprendentes, que a su vez han producido la visión generalizada de mutua cooperación entre las plantas con flores y los animales que las polinizan.

No obstante, la interacción entre las flores y sus polinizadores es susceptible de ser invadida por individuos mutantes que disfruten de los beneficios de la interacción pero que no paguen los costos (Soberón y Martínez del Río 1985, Bell 1986). La evolución de las angiospermas presenta numerosos ejemplos que ilustran la aparición de flores (*Cerithe major*, Gilbert *et al.* 1991), individuos (*Prosopis glandulosa*, López-Portillo *et al.* 1993), poblaciones (*Lobelia cardinalis*, Brown y Kodric-Brown 1979), y especies (*Plumeria rubra*, Haber 1984), que han perdido (o disminuido) la capacidad para producir recompensas y cuya polinización depende de la presencia de flores, individuos, poblaciones, o especies que sí las producen (Little 1983, Dafni 1984). La dinámica evolutiva de esta invasión podría modelarse como un fenómeno sujeto a selección dependiente de la frecuencia (SDF). La SDF ocurre cuando la adecuación de un fenotipo/genotipo depende de su frecuencia, así como de la frecuencia de los fenotipos/genotipos alternativos en la población (Maynard Smith 1982, Parker 1984). Esta teoría predice que la estrategia de no producir recompensas sólo sería exitosa si la frecuencia de los individuos que la presentan es menor que la de los individuos que sí ofrecen recompensas. Este fenómeno podría interpretarse como un caso de mimetismo Batesiano (Fig. 1), en el cual la estrategia de producir recompensas funciona como el "modelo" del sistema, y el éxito reproductivo de los que no las producen depende de su parecido con el modelo y de su frecuencia. Esta situación se ha caracterizado en la

literatura como el síndrome de polinización por engaño (Little 1983, Dafni 1984, Willson y Ågren 1989).

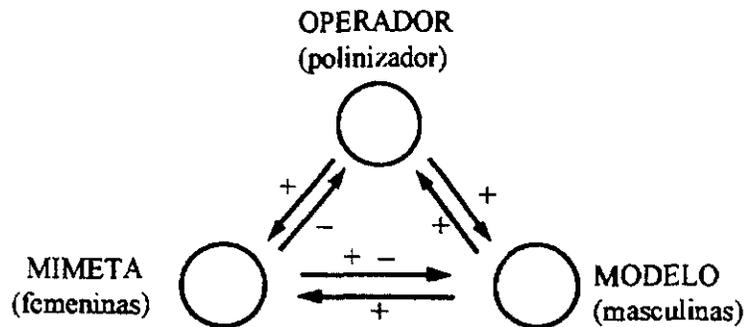


Figura 1. Esquema que ilustra un caso general de mimetismo Batesiano. En un sistema de polinización por engaño, las flores con recompensa corresponden al modelo del sistema, ya que son las únicas que producen recompensas para los polinizadores; las flores femeninas (que no producen recompensas) son el mimeta (imitan al modelo), y dependen de su parecido con las flores masculinas para ser visitadas y fecundadas por los polinizadores. Estos últimos serían los operadores, ya que son los receptores de las señales producidas por ambos tipos de flor y los responsables de su éxito reproductivo. Los signos señalan la cualidad de la interacción entre los participantes del sistema.

## LA POLINIZACIÓN POR ENGAÑO

Este síndrome de polinización ha sido descrito para aquellas especies o conjuntos de especies que presentan polimorfismos en la producción de recompensas. En las especies polinizadas por engaño, un grupo de flores (de la misma o de diferentes especies) no produce recompensas o las produce en menor cantidad, y su polinización depende de las equivocaciones de los polinizadores durante el forrajeo (Baker 1976). Estas equivocaciones pueden ser de dos tipos: a) porque los polinizadores son engañados, y b) porque los polinizadores no discriminan entre los dos tipos de flor.

a) *Engaño a los polinizadores*. En estos casos la selección natural ha favorecido la evolución de una alta similitud entre las flores con y sin recompensa. De esta manera, las flores sin recompensa “engañan” activamente a los visitantes por medio de su parecido con las flores que sí las producen (Little 1983, Dafni 1984). Esta situación está asociada a los casos en los cuales el polimorfismo en la producción de recompensas ocurre entre las flores o los individuos de especies con flores unisexuales (*Carica*, Baker 1976; *Jacaratia*, Bawa 1980; *Ecballium*, Dukas 1987; *Rubus*, Ågren et al. 1986; *Begonia*, Ågren y Schemske 1991). Generalmente son las flores femeninas las que no presentan o

presentan menos recompensas. La pseudocopulación, privativa de algunas especies de orquideas (*i.e.* *Ophrys*, *Drakaea*), es probablemente el mejor ejemplo de engaño activo. La forma de las flores de estas orquideas imita la morfología de las hembras de algunas especies de himenópteros y la polinización ocurre cuando los machos intentan copular con ellas (Nilsson 1992). No obstante, los ejemplos de las orquideas son extraordinarios ya que no están asociados con la presencia de flores unisexuales, y el polimorfismo en la producción de recompensas no existe.

De hecho, son necesarias dos condiciones para la evolución de la polinización por engaño. La primera es simplemente que los costos de producción de las recompensas sean elevados, de tal manera que el no producirlas constituya un ahorro de recursos sustancial. Por ejemplo, la producción de néctar puede constituir hasta el 37% del carbono fijado diariamente por la fotosíntesis en *Asclepias syriaca*, mientras que la alfalfa (*Medicago sativa*) invierte casi dos veces más energía en néctar que en semillas (Southwick 1984). En otro estudio (Pyke 1991) encontró que las plantas que invierten más en la producción de néctar tienen un decremento de 22% en la producción de semillas. La segunda condición para la evolución del engaño es la presencia de un polimorfismo en la producción de recompensas entre las flores de distinto sexo. Sólo cuando existe variación en la recompensa que ofrecen los diferentes tipos de flor, es cuando surgen las presiones de selección que favorecen la evolución de atributos que “engañen” a los polinizadores (*i.e.* la similitud entre las flores). Obviamente, la intensidad de estas presiones dependerá del tipo de polinizadores y de la magnitud de la varianza en la producción de recompensas (Willson y Ågren 1989).

b) *Polinizadores no selectivos*. En estos casos la selección no ha favorecido la evolución del mimetismo entre las flores, y la polinización se realiza a través de polinizadores inexpertos, o bien explotando los sesgos sensoriales instintivos de los polinizadores (Little 1983, Dafni 1984, Lunau 1991, Dukas y Real 1993). Este tipo de polinización se asocia con especies cuyas flores son hermafroditas y en las que el polimorfismo en la producción de recompensas ocurre entre individuos (*Prosopis*, López-Portillo *et al.* 1993) o poblaciones de la misma especie (*Lobelia*, Brown y Kodric-Brown 1979), o bien entre especies (*Asclepias-Lantana-Epidendrum*, Boyden 1980; *Orchis*, Dafni 1983; *Mentzelia-Mohavea*, Little 1983; *Campanula-Cephalanthera*, Nilsson 1983; *Plumeria*, Haber 1984).

El énfasis de este trabajo está centrado en aquellas situaciones en las que los polinizadores son engañados activamente por las plantas. La razón de esta elección es que las especies polinizadas por engaño ofrecen la oportunidad de estudiar el efecto de la selección dependiente de la frecuencia y sus

consecuencias sobre la evolución del mimetismo entre las flores con y sin recompensa. Dicho en otras palabras, porque ofrecen la oportunidad de estudiar regímenes complejos de selección.

El síndrome de polinización por engaño ha sido considerado como una novedad evolutiva (van der Pijl 1960, van der Pijl y Dodson 1966, Faegri y van der Pijl 1979) ya que se encuentra asociado a familias de plantas con mecanismos de polinización altamente especializados (*i.e.* Orchidaceae y Asclepiadaceae; Dafni 1984, Nilsson 1992). No obstante, este síndrome de polinización parece ser un fenómeno bastante extendido, sobre todo en especies tropicales (Baker 1976, Renner y Feil 1993, Mayer y Charlesworth, 1991; Schemske *et al.* 1996). Por ejemplo, Renner y Feil (1993) encontraron que en la tercera parte de una muestra de 50 especies dioicas, las flores femeninas no producían recompensas de ningún tipo. Aunque estos datos sugieren que este síndrome de polinización podría ser muy común, la sola presencia de un polimorfismo en la producción de recompensas, o la aparente similitud entre las flores, no necesariamente implican la existencia de este fenómeno (Bierzychudek 1981, Williamson y Black 1981, Willson y Ågren 1989).

El polimorfismo en la producción de recompensas podría originarse como resultado de las diferencias en los factores que limitan el éxito reproductivo entre los sexos. Si la función masculina está limitada principalmente por el éxito en la donación de polen, entonces se esperaría una mayor producción de recompensas en las flores de este sexo. En contraste, si el factor limitante de la función femenina son los recursos consumibles, entonces esperaríamos una menor inversión en recompensas en las flores de este sexo (Cruden y Lyon 1985, Charlesworth y Charlesworth 1987). Estos son los extremos de un continuo, por lo que la inversión en recompensas de cada tipo de flor, debería ser aquella que hiciera máxima la suma de las adecuaciones por ambas vías sexuales (Charnov 1982, Lloyd 1984, Charlesworth y Charlesworth 1987). También se ha planteado que si los visitantes dañan a las flores durante sus actividades de forrajeo, la selección natural podría favorecer una reducción de la oferta de recompensas del sexo que corre más riesgos (Baker 1976, Bawa 1980). En resumen, si la ausencia de recompensa en las flores femeninas incrementa la probabilidad de producir un fruto, o disminuye el riesgo de daño producido por una intensa actividad de los polinizadores, estos argumentos podrían explicar el hecho de que son las flores femeninas las que en general no producen (o producen menos) recompensas.

Aunque el polimorfismo en la producción de recompensas es una precondition necesaria para la evolución de la polinización por engaño, su sola presencia no asegura que una especie tiene este

síndrome de polinización. Supuestamente, en estas especies, la polinización de las flores sin recompensa se debe a su parecido con las flores con recompensa, o a su baja frecuencia. Esta hipótesis se basa en el supuesto de que las flores sin recompensa no ofrecen *ningún* tipo de recompensa a los polinizadores. Sin embargo, algunas especies de plantas ofrecen recompensas no convencionales a sus visitantes. Por ejemplo, las flores femeninas de *Carica papaya* y *Jacaratia dolicaula* no producen néctar, pero se ha observado que varias especies de dípteros y trips (Thysanoptera) toman la savia y el exudado que se produce en los estigmas (Baker 1976, Bawa 1980).

Existen otras situaciones en las que la hipótesis de la polinización por engaño no se sostiene. Por ejemplo, en aquellas especies que aunque tienen flores unisexuales, no requieren de los polinizadores para su fecundación, por lo que no habría ninguna presión de selección para producir recompensas (Williamson y Black 1981). En *Begonia hirsuta* y *B. semiovata* existe autopolinización automática: las flores masculinas están colocadas arriba de las flores femeninas y la distancia entre las anteras y el estigma es muy reducida, de tal forma que el polen cae directamente sobre los estigmas receptivos (Ågren y Schemske 1993). No obstante, esta situación parece haberse derivado de un sistema que originalmente estaba polinizado por engaño, ya que el resto de las especies de este género requieren de visitantes florales para transferir sus gametos.

Por último, la existencia del polimorfismo en la producción de recompensas también podría tener explicaciones no adaptativas. Debido a que la producción de cualquier tipo de recompensa tiene costos asociados (Pleasant y Chaplin 1983, Bell 1985, Southwick 1984, Pyke 1991), ya que en general existe una gran variabilidad ambiental en la disponibilidad de recursos, es probable que la variación en la producción de recompensas sólo sea el reflejo de esta heterogeneidad. Esta situación no permitiría la evolución de la polinización por engaño, ya que el polimorfismo estaría sujeto a las variaciones del ambiente.

Por otra parte, la polinización por engaño no es la única explicación para la evolución del parecido entre las flores. La explicación más parsimoniosa se basa en el hecho de que ambos tipos de flor son homólogos. La semejanza entre las flores femeninas y masculinas de una misma especie podría ser el reflejo de un patrón de desarrollo similar, puesto que ambas se derivan del tipo hermafrodita ancestral de las Angiospermas (Baker 1976, Willson y Ågren 1989). De hecho, se ha mencionado que sólo en aquellos casos en los que el mimetismo ocurre entre estructuras no homólogas, es posible hablar de un verdadero mimetismo (Bawa 1980, Dafni 1984, Willson y Ågren 1989). Este es el caso, por

ejemplo, de las flores femeninas de *Jacaratia dolichaula* en las cuales los lóbulos del estigma son similares a los pétalos de las flores masculinas (Bawa 1980).

En teoría la selección sexual ha favorecido la divergencia de la morfología de las flores de ambos sexos, ya que de esta manera es posible optimizar el diseño para la donación (flores masculinas), o la recepción de polen (flores femeninas; Lloyd y Barrett 1996). Por ejemplo, Willson y Ågren (1989) mostraron que las especies en las que las flores masculinas y femeninas son diferentes, son aquellas en las que ambos tipos de flor producen recompensas para los polinizadores (*i.e. Coccoloba, Cordia, Cucumis, Cucurbita, Salix, Simarouba, Trichilia, Triplaris*). Según esta visión, la polinización por engaño genera presiones de selección convergentes sobre la morfología de las flores de ambos sexos. Por lo tanto, el parecido podría ser el resultado de dos procesos no mutuamente excluyentes: 1) la presión de selección generada por la polinización por engaño ha sido lo suficientemente intensa como para contrarrestar las presiones que producen divergencia; o bien, 2) el parecido entre las flores es el resultado de una convergencia posterior a la separación funcional y morfológica de los sexos (Bawa 1980, Little 1983, Dafni 1984, Willson y Ågren 1989). Esto sugiere que la morfología de las flores de las especies polinizadas por engaño está sujeta a un régimen de selección complejo, ya que la selección sexual favorecería la divergencia mientras que el mimetismo intersexual favorecería la similitud (Bawa 1980). En esta situación, la filogenia de las especies polinizadas por engaño permitiría determinar si el parecido entre las flores femeninas y masculinas es derivado de una ontogenia común o ha evolucionado debido al valor selectivo del parecido.

Recapitulando, la evolución de la polinización por engaño podría describirse como una secuencia de eventos que se originan a partir del surgimiento de un polimorfismo en la producción de recompensas (*independientemente de su origen*). Esta situación generaría las condiciones para que opere la SDF (presencia de diferentes estrategias cuyas adecuaciones dependen de su frecuencia en la población; Parker 1984), lo que a su vez establecería las condiciones en las que una mutación que aumentara el parecido entre las flores con y sin recompensa sería favorecida por la selección. El surgimiento de estas flores “tramposas” generaría presiones de selección sobre las capacidades sensoriales de los polinizadores para discriminar entre los dos tipos de flor. La evolución posterior del mimetismo floral y de las capacidades de los polinizadores, podría modular a su vez el equilibrio en las proporciones sexuales determinado por la SDF.

En esta situación, el éxito de la polinización por engaño dependería de por lo menos tres factores relacionados entre sí: a) de la frecuencia relativa de las flores con y sin recompensa (Dafni 1984, Ågren *et al.* 1986, Williams 1992); b) del grado de similitud entre los dos tipos de flor (Little 1983); y c) de las capacidades sensoriales de los polinizadores (Bell 1986).

### *Frecuencia Relativa de las Flores*

Como todo sistema de mimetismo, la polinización por engaño está sujeta a selección dependiente de la frecuencia. En estos sistemas, las adecuaciones del modelo (flores masculinas) y del mimeta (flores femeninas) dependen de sus frecuencias relativas en la población.

En particular, los sistemas de polinización por engaño deberían estar sujetos a SDF negativa (Ridley 1993). El éxito reproductivo (ER) de las flores sin recompensa debería aumentar conforme disminuye su frecuencia en la población, ya que las poblaciones o parches con una alta proporción de flores con recompensa serían más atractivas para los polinizadores. Por su parte, el ER de las flores masculinas aumentaría conforme se incrementa el sesgo hacia las flores femeninas. Este aumento llegaría a un máximo que está definido por la proporción de flores masculinas y femeninas que determina el umbral en el cual los costos de forrajeo superan a los beneficios que obtendría un polinizador (Fig. 2). A partir de este punto cualquier incremento en la proporción de flores femeninas afectaría de manera negativa a las flores masculinas, ya que los polinizadores deberían discriminar a las poblaciones que ofrecen poca o ninguna recompensa. En teoría, la proporción sexual evolutivamente estable determinada por SDF, sería aquella en la cuál ninguno de los sexos tiene ventajas sobre el otro (Williams 1992). Es decir, la SDF actuaría ajustando los números de flores masculinas y femeninas, mientras que otros atributos como la similitud floral y la cantidad de recompensa por flor, podrían ser optimizados tanto por selección independiente de la frecuencia como por SDF.

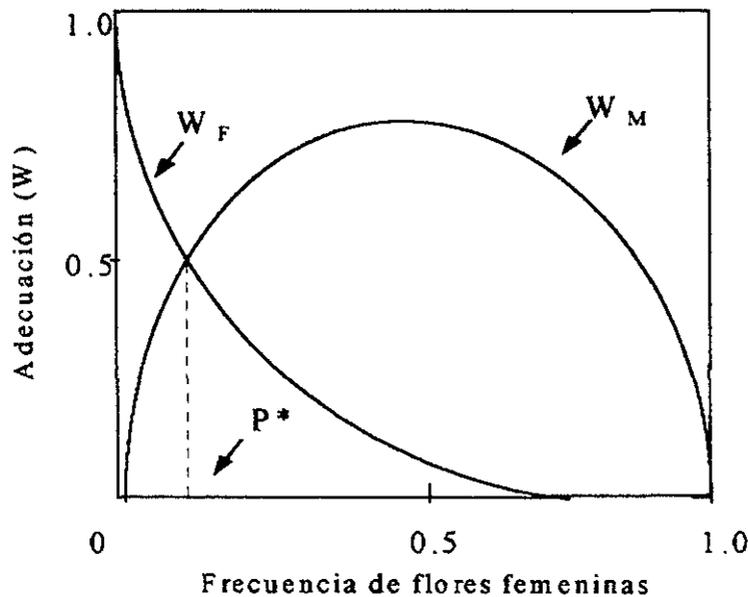


Figura 2. Modelo que presenta el comportamiento de la adecuación (éxito reproductivo) para las flores femeninas ( $W_F$ ) y masculinas ( $W_M$ ) en relación a la frecuencia de ambos sexos en un sistema de polinización por engaño sujeto a selección dependiente de la frecuencia. La adecuación de las flores femeninas disminuye conforme aumenta su frecuencia en la población (SDF negativa). En contraste, la adecuación masculina presenta un comportamiento más complejo: esta sujeta a SDF negativa cuando la población presenta un sesgo hacia la función masculina y SDF positiva cuando hay un exceso de flores femeninas.  $P^*$  señala la proporción sexual en la que ambos tipos de flor tienen el mismo éxito reproductivo.

Dado que la existencia de un polimorfismo en la producción de recompensas establece las condiciones para que actúe la SDF, la polinización por engaño podría funcionar incluso sin la presencia de un mimetismo entre las flores. Esto es, el éxito reproductivo de las flores con y sin recompensa podría depender enteramente de las frecuencias de los dos tipos de flor en la población, sobre todo si los polinizadores no son muy hábiles. No obstante, a pesar de que una gran cantidad de autores ha señalado que la SDF es un fenómeno omnipresente en los sistemas de polinización por engaño (Vogel 1978, Brown y Kodric-Brown 1979, Faegri y van der Pijl 1979, Melampy y Hayworth 1980, Williamson y Black 1981, Ågren *et al.* 1986), existen pocos trabajos que hayan evaluado explícitamente la importancia de este fenómeno sobre la evolución de este síndrome de polinización (ver Ågren *et al.* 1986).

### *Similitud entre las flores*

En un sistema polinizado por engaño la selección natural debería favorecer a las flores femeninas que tuvieran una mayor similitud con las flores masculinas, ya que los polinizadores tenderían a visitar a este tipo de flor más frecuentemente (Little 1983, Willson y Ågren 1989, Ågren y Schemske 1991, Schemske y Ågren 1995). Esto supone que los costos asociados con el mimetismo son menores que los costos asociados con la producción de recompensas (Willson y Ågren 1989). De igual forma, también se favorecería a las flores masculinas que guarden parecido con las flores femeninas, ya que estarían “entrenando” al polinizador. A pesar de su simplicidad, evaluar la validez de esta propuesta ha sido difícil. Esta dificultad surge del problema de definir en que se basa el parecido entre las flores con y sin recompensa. Little (1983) propuso que la estimación debería estar basada en los atributos de las flores que son usados por los polinizadores para tomar “decisiones” durante el forrajeo (Waser 1986, Dukas 1987, Møller 1995). En teoría, los polinizadores deberían realizar decisiones económicas durante su forrajeo, es decir, forrajear de tal manera que el cociente beneficio:costo sea máximo (Pyke 1984, Bell 1985, Ydenberg y Schmid-Hempel 1994). Por lo tanto, los atributos de las flores sobre los cuales basan sus decisiones, deberían ser indicadores “confiables” de la “calidad” de esa flor en términos de la recompensa ofrecida. Aunque muchos autores han mostrado que atributos de las flores tales como el tamaño, el color, el olor, la simetría, son usados por los polinizadores durante su forrajeo (Bawa 1980, Bawa *et al.* 1982, Dukas 1987, Dukas y Real 1993, Gonzalez *et al.* 1995, Møller 1995), en muy pocos casos se ha demostrado que la elección de una flor esté asociada con la cantidad de recompensa (pero ver Bell *et al.* 1984, Gonzalez *et al.* 1995, Møller 1995).

La mayoría de los estudios donde se ha evaluado la similitud floral se han enfocado en el tamaño de las flores y en apreciaciones cualitativas de su parecido (Little 1983, Willson y Ågren 1989, Ågren y Schemske 1991, Schemske y Ågren 1995). Sin embargo, este parecido se puede manifestar de maneras sutiles; por ejemplo, se ha mostrado que las flores femeninas y masculinas de especies polinizadas por engaño (*Echallium* Dukas 1987, *Begonia*, Schemske y Ågren 1995, Schemske *et al.* 1996) son similares en sus propiedades espectrales. Cuando las flores de estas especies son fotografiadas usando luz ultravioleta (UV), ambos tipos de flor se ven con un centro oscuro (absorbe fuertemente la luz UV) que resalta contra el fondo brillante de la corola (refleja la luz UV).

Una situación alternativa ocurre cuando la selección natural ha operado a favor de la divergencia en la forma de las flores de cada sexo. Aún en estos casos las flores femeninas podrían ser polinizadas por engaño si existe suficiente varianza en la forma de las flores masculinas, o en la cantidad de

recompensa que ofrece cada flor (Ackerman 1981, Willson y Ågren 1989). En esta situación los polinizadores no podrían establecer una imagen de búsqueda, ya que no podrían asociar un tipo de flor con la cantidad o la presencia de recompensa, y por lo tanto la selección natural no favorecería conductas de discriminación (Heinrich 1975, Ackerman 1981, Dafni 1983, Pyke 1984, Willson y Ågren 1989).

### *Capacidades Sensoriales de los Polinizadores*

La presencia de plantas en las que una proporción de las flores no produce recompensa constituye un desafío para los polinizadores, ya que la selección natural debería favorecer a los individuos que distingan entre las flores con y sin recompensa. La evidencia señala que los polinizadores son capaces de discriminar entre diferentes tipos de flor y que además aprenden durante el proceso (Heinrich 1984, Kaplan y Mulcahy 1971, Dukas y Real 1993, Cresswell y Robertson 1994). Este comportamiento también se ha observado en los visitantes florales de plantas polinizadas por engaño (Ågren *et al.* 1986, Dukas 1987, Ågren y Schemske 1991). No obstante, la intensidad de la selección sobre la conducta de discriminación de los polinizadores dependerá del costo de visitar flores sin recompensa y del costo de aprender y discriminar (Dukas 1987, Schemske *et al.* 1996). Si el costo de las equivocaciones (las visitas a las flores sin recompensa) es reducido en comparación al costo asociado con el aprendizaje y la discriminación, entonces no habría una ventaja en distinguir entre las flores con y sin recompensa, si el costo es mucho más alto que la ganancia esperada (Dukas 1987).

Dado que el éxito reproductivo de una especie polinizada por engaño depende de una discriminación imperfecta por parte de los polinizadores, es probable que el sesgo hacia la producción de flores sin recompensa que se observa en este tipo de especies haya evolucionado como un mecanismo que reduce las ventajas asociadas a la discriminación de las flores por los polinizadores (Williamson 1982). Además, en muchas especies polinizadas por engaño la fecundación de las flores femeninas requiere de muy poca manipulación por parte de los polinizadores. Esto sugiere que el gasto energético y temporal asociado con una equivocación (la visita a una flor sin recompensa) es reducido, lo cual permitiría una proporción de flores femeninas más elevada y disminuiría las ventajas de las conductas de discriminación.

En teoría la selección natural ha favorecido a aquellas plantas cuyas flores femeninas no producen recompensa, ya que los recursos ahorrados podrían invertirse en la producción de más semillas o más polen. Sin embargo, tal y como se mencionó anteriormente, los polinizadores establecen el límite

mínimo de recompensa que puede producir una planta (el producto del número de flores masculinas por la cantidad de recompensa por flor), ya que por abajo de cierto umbral, los polinizadores podrían dejar de forrajear en esa especie.

Por otra parte, el menor tiempo de visita a las flores femeninas implica que la polinización de estas flores debe ser fácil y rápida. Little (1983) propone que la posición del polen sobre el polinizador debería facilitar su transferencia al estigma. De la misma manera, el poco tiempo desperdiciado en las flores femeninas podría explicar el éxito del mimetismo en los casos donde existen pocos polinizadores, o inclusive, donde hay una sola especie de polinizador (Dukas 1987).

De acuerdo a todo lo anteriormente expuesto, la polinización por engaño puede considerarse como un sistema ideal para el estudio de regímenes complejos de selección. Por un lado, la polinización por engaño podría visualizarse como un fenómeno sujeto a selección dependiente de la frecuencia, la cuál determina los números de flores con y sin recompensa. Por otro lado, el nivel de parecido entre los dos tipos de flor así como la cantidad de recompensa que ofrece una flor serían optimizados tanto por selección independiente de la frecuencia como por SDF.

En el presente trabajo se utilizó a la especie *Begonia gracilis* (Begoniaceae) para explorar los planteamientos acerca de la selección actuando en una especie polinizada por engaño. En la literatura de la polinización por engaño frecuentemente se ha sugerido que en el género monoico *Begonia*, las flores femeninas (sin recompensa) atraen a los polinizadores por su parecido con las flores masculinas (con recompensa), y son polinizadas por engaño (van der Pijl 1978, Vogel 1978, Wiens 1978, Faegri y van der Pijl 1979, Ågren y Schemske 1991, Schemske y Ågren 1995). Los estudios en este género acerca de la polinización por engaño se han enfocado en el tamaño de las flores, como una medida del mimetismo intersexual, y en la frecuencia de visitas de los polinizadores a los dos tipos de flor (Ågren y Schemske 1991, Schemske y Ågren 1995, Schemske et al. 1996). No se ha evaluado el papel de la frecuencia relativa de ambos tipos de flor en las poblaciones sobre el éxito reproductivo. Otro detalle importante es la ausencia de una estimación del éxito reproductivo masculino.

Los resultados de este trabajo están estructurados en tres capítulos, en cada uno de los cuales se aborda un punto particular acerca de la ecología y evolución del síndrome de polinización por engaño desarrollados anteriormente.

En el Capítulo Uno se describe la fenología y la biología reproductiva de una población natural de *B. gracilis*. Se llevaron a cabo experimentos de polinización para determinar el período de

receptividad del estigma y la viabilidad del polen. También se realizaron experimentos de polinización para conocer el sistema de compatibilidad genética en esta especie. Se discutió cómo influye la dinámica en la producción de las flores y la longitud de la viabilidad de las flores sobre el éxito reproductivo de los individuos. Asimismo, se exploró con un enfoque correlativo el efecto de la proporción relativa de los sexos y la abundancia de flores sobre el éxito reproductivo femenino.

En el Capítulo Dos se exploró experimentalmente el efecto de la proporción sexual sobre el éxito reproductivo de los sexos, utilizando poblaciones artificiales en las cuales se manipuló la proporción de sexos, así como la densidad de flores. Se estimaron tres medidas del éxito reproductivo de las flores femeninas y dos medidas del éxito reproductivo masculino. La estimación del éxito reproductivo de las flores masculinas constituye otra aportación importante de este trabajo.

En el Capítulo Tres se analizó el grado de parecido entre los sexos por medio de medidas cuantitativas y precisas de la forma y el tamaño de las flores. Asimismo, se analizó la probabilidad de obtener el éxito reproductivo en cada sexo en función de la forma y tamaño de las flores, en conjunto con las condiciones poblacionales (la proporción sexual y la densidad de flores) en las que se encontraban las flores. De esta manera, fue posible determinar la importancia relativa de cada uno de estos factores sobre el éxito reproductivo de los individuos.

## LA ESPECIE DE ESTUDIO

El género monoico *Begonia* (Begoniaceae) presenta alrededor de 600 especies tan sólo en los neotrópicos (Burt-Utley 1985). El género está representado en México y Centroamérica por 144 especies aproximadamente, de las cuales 100 están presentes en México (74 son especies endémicas), mientras que sólo 66 especies (39 endémicas) están reportadas para todo Centroamérica (Burt-Utley 1991).

*Begonia gracilis* H.B.K. es una herbácea perenne polinizada por abejas. Se distribuye desde México hasta Guatemala en las comunidades de matorrales, pastizales y bosques, prefiriendo los lugares húmedos y sombríos, generalmente entre piedras o rocas (Rzedowski y Rzedowski 1985). Las plantas constan de un sólo eje de 68 cm de altura en promedio, que ocasionalmente produce ramas en la base del tallo. Presenta bulbilos en las axilas de la hojas que pueden dar origen a nuevos individuos. Como la amplia mayoría de los integrantes del género, *Begonia gracilis* es una planta cosexual (*sensu* Lloyd 1979) que produce flores unisexuales. Las inflorescencias en general producen una sola flor de cada sexo, ambas de color rosa y sin aroma al olfato humano. Las flores femeninas tienen cinco tépalos,

mientras que las masculinas sólo tienen cuatro. El gineceo está formado por tres estigmas vellosos cuyos lóbulos son bifidos y recurvados y de un llamativo color amarillo. El androceo está constituido por numerosos estambres unidos en la base, de tal manera que las anteras forman una densa cabezuela de un intenso color amarillo. El fruto es una cápsula trilocular, dehiscente. Las semillas son numerosas y diminutas, y se dispersan pasivamente alrededor de la planta. Esto propicia que las plantas crezcan muy juntas, por lo que esta especie suele ser localmente abundante, si bien sus poblaciones son escasas (Rzedowski y Rzedowski 1985).

#### SITIO DEL ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en la Reserva Ecológica de "El Pedregal" ubicada en la Ciudad de México (19°20'33" N y 99°13'45" N, 99°08'26" O y 99°14'37" O, 2 250 m snm), en los terrenos de la Universidad Nacional Autónoma de México.

La reserva está asentada sobre basalto, la topografía es muy irregular y hay muy poco suelo. Por esta razón, la capacidad de retención del agua y, en consecuencia, la disponibilidad de este recurso para las plantas, es mucho más baja que en sitios aledaños (Meave *et al.* 1994). Otras características del suelo, tales como la textura arenoso-limosa y la pobreza en nitrógeno y fósforo (Rzedowski 1954), sugieren un ambiente desfavorable para el crecimiento vegetal, aunque esto puede ser compensado por la existencia de una gran porcentaje de materia orgánica (Meave *et al.* 1994).

La vegetación de la zona es el matorral xerófilo, predominando un estrato herbáceo bien desarrollado, un estrato arbustivo ligeramente menos importante y pocos elementos arbóreos (Rzedowski 1954). Para una descripción más detallada de la vegetación pueden consultarse a Rzedowski (1954) y Alvarez *et al.* (1982).

La zona se caracteriza por una estacionalidad térmica poco marcada, aunque se distingue una época de temperaturas más elevadas de marzo a mayo, antecedida por una época relativamente fría de diciembre a enero. La temperatura media anual es de 15.5 °C con variaciones extremas que van desde los -6 °C hasta los 34 °C. En contraste, el patrón de precipitación presenta una estacionalidad muy marcada; la época de lluvias se inicia en forma moderada en mayo y tiene un máximo entre junio y septiembre. La precipitación pluvial es de 870 mm anuales (Valiente-Banuet y de Luna-García 1990, Meave *et al.* 1994).

LITERATURA CITADA

- Ackerman, J.D. 1981. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): A food-deception system. *Madroño* 28:101-110.
- Ågren, J., T. Elmqvist, and A. Tunlid. 1986. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 70:332-338.
- Ågren, J. and D.W. Schemske, 1991. Pollination by deceit in a neotropical monoecious herb, *Begonia involucrata*. *Biotropica* 23:235-241.
- Ågren, J. and D.W. Schemske, 1993. Outcrossing rate and inbreeding depression in two annual monoecious herb, *Begonia hirsuta* and *B. semiovata*. *Evolution* 47:125-135.
- Alvarez, F.J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar, and A. Valiente-Banuet. 1986. Proyecto para la creación de una reserva en el pedregal de San Angel. Pp. 343-368, en: A. Rojo (compilador) Reserva Ecológica El Pedregal de San Angel. UNAM.
- Baker, H.G. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science* 139:877-883.
- Baker, H.G. 1976. "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. Pp 161-169, en: J. Burley and B.T. Styles (eds.) *Tropical Trees. Variation, breeding and conservation*. Academic Press, New York.
- Barren, S.C.H., L.D. Harder and A.C. Worley. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351:1271-1280.
- Bawa, K.S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31:52-63.
- Bawa, K.S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34:467-474.
- Bawa K.S. 1995. Pollination, seed dispersal and diversification of angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 10:311-312.
- Bawa, K.S., C.J. Webb and A.F. Tuttle. 1982. The adaptive significance of monoecism in *Cnidioscolus urens* (L.) Arthur (Euphorbiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 85:213-223.
- Bell, G. 1985. On the function of the flowers. *Proc. R. Soc. London B* 224: 223-265.
- Bell, G. 1986. The evolution of empty flowers. *J. Theor. Biol.*, 118:253-258.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* 117: 838-840.
- Boucher, D.H. 1985. *The Biology of Mutualism*. Oxford Univ. Press, New York.
- Boyden, T.C. 1980. Floral mimicry by *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae) in Panama. *Evolution* 34:135-136.
- Brown J.H. and A. Kodric-Brown. 1979. Convergence, competition, and mimicry in temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035.
- Burt-Utley, K. 1985. A revision of Central American species of *Begonia* section *Gireoudia* (Begoniaceae). *Tulane Stud. Zool. Bot.* 25:1-131.

- Burt-Utley, K. 1991. New and noteworthy species in *Begonia* section *Gireoudia* (Begoniaceae) from Mexico. *Brittonia* 42:38-46.
- Cresswell J.E. and A.W. Robertson. 1994. Discrimination by pollen-collecting bumblebees among differentially rewarding flowers of an alpine wildflower, *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). *Oikos* 69:304-308.
- Cruden, R.W. and D.L. Lyon. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female function in plants with different mating systems. *Oecologia* 66:299-306.
- Charlesworth, D. and B. Charlesworth. 1987. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution* 41: 948-968.
- Charnov, E. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton Univ. Press, Princeton NJ.
- Dafni, A. 1983. Pollination of *Orchis caspia* —a nectarless plant species which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *J. Ecology* 71:467-474.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:259-278.
- Dukas, R. 1987. Foraging behavior of three bee species in a natural mimicry system: Female flowers which mimic male flowers in *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae). *Oecologia* 74:253-263.
- Dukas, R. and L.A. Real. 1993. Effects of nectar variance on learning in bumble bees. *Anim. Behav.* 45:37-41.
- Faegri, K. and L. van der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. 3a. ed. Pergamon Press, Oxford.
- Gilbert, F.S., N. Haines, and K. Dickson. 1991. Empty flowers. *Funct. Ecol.* 5:29-39.
- Gonzalez, A., C.L. Rowe, P.J. Weeks, D. Whittle, F.S. Gilbert, and C.J. Barnard. 1995. Flower choice by honey bees (*Apis mellifera* L.): sex phase of flowers and preferences among nectar and pollen foragers. *Oecologia* 101:258-264.
- Haber, W.A. 1984. Pollination by deceit in a mass-flowering tropical tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). *Biotropica* 16:269-275.
- Heinrich, B. 1975. Bee flowers: A hypothesis on flower variety and blooming time. *Evolution* 29:325-324.
- Heinrich, B. 1984. Learning in invertebrates. Pp. 135-147, en: P. Marler and H. Terrace (eds.). *The Biology of Learning*. Springer-Verlag, Berlin.
- Kaplan, S.M. and D.L. Mulcahy 1971. Mode of pollination and floral sexuality in *Thalictrum*. *Evolution*, 25:659-688.
- Little, R.J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism, Pp. 294-309, en: C.E. Jones and R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York .
- López-Portillo, J. L.E. Eguiarte and C. Montaña. 1993. Nectarless honey mesquites. *Funct. Ecol.* 7:452-461.

- Lunau, K. 1991. Innate flower recognition in bumblebees (*Bombus terrestris*, *B. leucorum*; Apidae): optical signals from stamens as landing reaction releasers. *Ethology* 88:203-214.
- Lloyd D. G. 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zealand J. Bot.* 14: 595-606.
- Lloyd D.G, 1984. Gender allocation in outcrossing cosexual plants. Pp. 277-300, en: R. Dirzo and J. Sarukhán (eds.). *Perspectives in Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland Mass.
- Lloyd D. G, and S.C.H. Barret (eds.). 1996. *Floral Biology*. Chapman & Hall. New York.
- Mayer, S.S. and D. Charlesworth. 1991. Cryptic dioecy in flowering plants. *Trends Ecol. Evol.*, 6:320-325.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and theory of games*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Meave, J., J. Carabias, V. Arriaga and A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones Fenológicas en el Pedregal de San Angel. Pp. 91-105, en: A. Rojo (compilador) *Reserva Ecológica El Pedregal de San Angel*. UNAM.
- Melampy, M.N. and A.H. Hayworth. 1980. Seed production and pollen vectors in several nectarless plants. *Evolution*, 34:1144-54.
- Møller, A.P. 1995. Bumblebee preference for symmetrical flowers. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 92:2288-92.
- Nilsson, L.A. 1983. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. *Nature* 305:799-800.
- Nilsson, L.A. 1992. Orchid pollination biology. *Trends Ecol. Evol.* 7:255-259.
- Parker, G.A. 1984. Evolutionary Stable Strategies. Pp. 30-61, en: J.R. Krebs and N.B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology*. (2nd ed.) Sinauer Associated, Sunderland Mass.
- Pleasants, J.M. and S.J. Chaplin. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59:232-238.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:523-75.
- Pyke, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350:58-59.
- Renner, S.S. and J.P. Feil. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *Am. J. Bot.* 80:1100-1107.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, New York.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N.* 8:59-129.
- Rzedowski, J. and G.C. Rzedowski. 1985. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Vol. II. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México D.F.
- Schemske, D.W. and J. Ågren. 1995. Deceit pollination and selection on female flowers size in *Begonia involucrata*: an experimental approach. *Evolution* 49:207-214.
- Schemske, D.W., J. Ågren and J. Le Corff. 1996. Deceit pollination in the monoecious, neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). Pp 292-318, en: D.G. Lloyd and S.C.H. Barrett (eds.) *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants*. Chapman and Hall, New York.

- Soberón, J. and C. Martínez del Río. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. Pp 192-216, en: D.H. Boucher (ed.) *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*. Croom Helm, London..
- Southwick, E.E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65:1775-1779.
- Tiffney, B.H. and S.J. Mazer. 1995. Angiosperm growth habits, dispersal and diversification reconsidered. *Evol. Ecol.* 9: 93-117.
- Valiente-Banuet, A. and E. de Luna-García. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. *Acta Bot. Mex.*, 9:13-30.
- van der Pijl, L. 1960. Ecological aspects of flower evolution I. *Evolution* 14:403-416.
- van der Pijl, L. 1978. Reproductive integration and sexual disharmony in floral functions. *Linn. Soc. Symp. Ser.* 6:79-88.
- van der Pijl, L. and C.H. Dodson. 1966. *Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution*. Univ. Miami Press, Coral Gables.
- Vogel, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. Pp. 89-96, en: A.J. Richards (ed.) *The pollination of flowers by insects*. Academic Press, London.
- Waser, D. 1986. Flower constancy: definition, cause and measurement. *Am. Nat.* 127:593-603.
- Wiens, D. 1978. Mimicry in plants. *Evol. Biol.* 11:365-403.
- Williams, G.C. 1992. *Natural Selection: domains, levels, and challenges*. Oxford Univ. Press, New York.
- Williamson G.B. and E.M. Black 1981. Mimicry in hummingbird-pollinated plants?. *Ecology* 62:494-496.
- Willson, M.F. and J. Ågren. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55:23-29.
- Wyatt, 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of the breeding systems. Pp. 51-95, en: L. Real (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando.
- Ydenberg, R. and P. Schmid-Hempel. 1994. Modeling social insect foraging. *Trends Ecol. Evol.* 9:491-493.

# CAPÍTULO UNO

## HISTORIA NATURAL Y REPRODUCTIVA DE *BEGONIA GRACILIS*.

### INTRODUCCIÓN

En teoría, en las plantas polinizadas por engaño, la selección natural ha moldeado la evolución de una serie de atributos que permiten la fecundación de flores que no producen recompensas. En particular, se ha propuesto que la selección favoreció la evolución de un mimetismo Batesiano intersexual, que depende del parecido entre las flores con (masculinas) y sin recompensa (femeninas) y de la proporción de ambos tipos de flor en la población (Little 1983, Dafni 1984, Willson y Ågren 1989).

Debido a que las flores masculinas son las únicas que producen recompensas, un polinizador obtendría un mayor beneficio si forrajeara en sitios donde la proporción sexual estuviera sesgada hacia las flores masculinas, y por lo tanto, se esperaría que prefiriera estos sitios (Sih y Balthus 1987, Sowing 1989, Klinkhamer y de Jong 1990, Fritz y Nilsson 1994, Alexandersson y Ågren 1996). Como consecuencia de esta preferencia, la tasa de visita a las flores femeninas debería aumentar en dichos sitios con respecto a los sitios donde la proporción sexual estuviera sesgada hacia las femeninas. El sesgo en la proporción sexual hacia las flores masculinas favorecería a las flores de ambos sexos (Little 1983, Dafni 1984, Willson y Ågren 1989).

Se esperaría entonces que la selección natural favoreciera a aquellos mecanismos que permitieran que las proporciones sexuales tuvieran un sesgo hacia las flores masculinas, así como a aquellas características que disminuyeran la probabilidad de que los polinizadores discriminen entre las flores con y sin recompensa. En consecuencia, en las plantas polinizadas por engaño se esperaría que atributos como la fenología de la floración, la longevidad de las flores, y la magnitud del despliegue floral, se expresaran de forma tal que las flores masculinas predominaran sobre las femeninas. Este sesgo, a su vez, debería ser de tal magnitud que maximizara el éxito reproductivo de los individuos.

El objetivo de este capítulo fue describir la dinámica de la floración de una población natural de *Begonia gracilis*, y evaluar si tal dinámica se ajusta a lo esperado en una especie polinizada por engaño. Asimismo, usando un enfoque correlativo, se evaluó la influencia de la proporción sexual de la población y de la abundancia de flores sobre el éxito reproductivo femenino de los individuos.

## MÉTODOS

### *Fenología*

De julio a noviembre de 1993 se llevaron a cabo registros periódicos de la fenología de *B. gracilis* en dos sitios con densidades contrastantes. El Sitio 1, de alta densidad, ocupaba un área de 109 m<sup>2</sup>, mientras que el Sitio 2 (baja densidad) media solamente 39 m<sup>2</sup>. Ambos sitios se localizaban dentro de la Reserva Ecológica de “El Pedregal” y estaban separados por una distancia de aproximadamente 25 m.

Se marcaron con etiquetas de aluminio 350 plantas en el Sitio 1 y 200 en el Sitio 2. Se realizaron censos periódicos durante toda la temporada reproductiva, es decir, desde la producción del primer botón floral hasta la maduración del último fruto (agosto 5 a octubre 7 de 1993, respectivamente). Los censos se realizaron cada tercer día (los últimos cuatro censos del Sitio 2 se hicieron cada cinco días), registrando el número de flores masculinas, femeninas y frutos de cada una de las plantas marcadas. Debido a que las plantas de *B. gracilis* generalmente producen una flor masculina y una femenina en cada inflorescencia y producen 12 inflorescencias como máximo, el destino y la longevidad de cada una de las flores puede ser seguido de manera individual. Asimismo, se registró la altura y el número de nudos al inicio y al final de la época reproductiva, lo que permitió estimar el tamaño y el crecimiento de las plantas marcadas.

Con el objeto de estimar la variación en la proporción sexual (# flores masculinas / # flores masculinas + femeninas) y la abundancia de flores de cada sitio, en cada censo se hizo un registro del número de flores masculinas y femeninas presentes en las plantas que no fueron marcadas.

### *Biología Floral*

Dado que uno de los objetivos más importantes de este estudio fue evaluar la influencia de la proporción sexual de la población sobre el éxito reproductivo femenino, fue necesario determinar la proporción sexual que había el día en el que una flor fue fecundada. Las flores de *B. gracilis* pueden durar varios días activas, por lo que existe la incertidumbre de cuándo ocurrió la fecundación. Por esta razón, el análisis de la influencia de la proporción sexual de la población y de la abundancia de flores sobre la producción de frutos se realizó de dos maneras complementarias. Para el primer análisis se estimó la edad de la flor en la que existe la máxima probabilidad de ser fecundada, es decir, la edad de máxima receptividad del estigma. Después, para cada flor femenina se calculó la proporción sexual de la población, así como la abundancia de flores, que habían en el día en que ocurrió su máxima fecundidad.

El segundo análisis se basó en los valores promedio de abundancia y proporción sexual que ocurrieron durante el periodo en que permanecen activas cada una de las flores femeninas.

La edad de la flor a la cual la receptividad del estigma es máxima fue estimada por medio de experimentos de polinización manual. Asimismo, con otro experimento, también se estimó la edad de máxima viabilidad del polen. Durante la temporada de floración de 1994 se eligieron al azar 30 plantas (no marcadas) en el Sitio 1, y cada una de las flores femeninas de estas plantas fue asignada de manera aleatoria a uno de 10 tratamientos. Los tratamientos consistían en la edad a la que las flores serían polinizadas (de uno a diez días de edad). Cada flor fue polinizada con una mezcla de polen procedente de tres individuos distintos elegidos aleatoriamente del resto de las flores presentes en la población. Se polinizaron un total de 16 flores por tratamiento, repartidas en 16 plantas. Para determinar la viabilidad del polen, las flores masculinas de las 30 plantas fueron divididas aleatoriamente en diez grupos (de uno a diez días de edad), y cada flor dentro de cada grupo fue utilizada para polinizar una flor femenina virgen recién abierta. Se polinizaron entre 15 y 18 flores para cada edad del polen repartidas en un mismo número de plantas. En ambos experimentos se contabilizó la proporción de flores de cada tratamiento que produjeron frutos.

Los experimentos de polinización se realizaron de la siguiente manera. Antes de la antesis las flores fueron cubiertas con bolsas de tul para evitar que fueran visitadas por polinizadores. El día de la polinización las bolsas fueron removidas y las anteras de la flor donadora se frotaron contra los lóbulos de los estigmas de la flor receptora empleando unas pinzas. En cada caso se verificó que los estigmas estuvieran saturados de granos de polen. Después de cada polinización, las pinzas se limpiaron con alcohol etílico y agua destilada para evitar la contaminación con polen extraño. Una vez hecho esto, las flores femeninas se embolsaron de nuevo por un periodo de aproximadamente 10 días. En ningún caso, la distancia entre donadores y receptores de polen fue menor de 10 m.

Finalmente se realizó una serie de experimentos de polinización controlada que tuvieron como objetivo determinar la existencia de un sistema de incompatibilidad en esta especie. Durante la floración de 1994 se eligieron al azar otras 36 plantas (no marcadas) del Sitio 1. Cada flor femenina de cada planta fue asignada aleatoriamente a uno de cuatro tratamientos. Este procedimiento garantizó que cada planta tuviera todos los tratamientos. Las polinizaciones se hicieron de la misma manera que en los experimentos de la viabilidad de las flores. Los tratamientos consistieron en: a) Autopolinización: las flores femeninas se polinizaron con polen de la misma planta (N = 55 flores); b) Polinización cruzada: las flores femeninas se polinizaron utilizando el polen de dos plantas diferentes que estuvieran al menos a 10

m de la planta receptora (N = 59). Esto último se hizo para evitar algún posible efecto de la depresión por endogamia, ya que en esta especie la dispersión de las semillas es pasiva y propicia que las plantas emparentadas crezcan muy juntas (< 1 m); c) Apomixis: las flores femeninas se dejaron permanentemente embolsadas y se registró si hubo producción de frutos (N = 55); d) Control: las flores femeninas se mantuvieron expuestas a los polinizadores a través de una ranura practicada en la bolsa de tul (N = 61).

La eficiencia en la producción de frutos por tratamiento (EPF) se calculó como la proporción de flores que produjeron fruto (# frutos / # flores femeninas). Los frutos fueron colectados antes de su dehiscencia con el objeto de estimar la eficiencia en la producción de semillas (EPS: # semillas / # semillas + # óvulos). Las semillas de esta especie son diminutas y muy numerosas, por lo que no es práctico hacer un conteo total. Por esta razón, las estimaciones del número de semillas y óvulos por fruto se hicieron a través de diluciones. El contenido de cada fruto se colocó en una solución de 150 microlitros de glicerol y 50 microlitros de alcohol etílico. Esta suspensión se agitó hasta homogeneizarla y se tomaron cinco alicuotas de dos microlitros cada una. Se contaron todas las semillas y óvulos de cada muestra utilizando un microscopio estereoscópico (10×).

## RESULTADOS

Los resultados de este estudio se dividieron en tres secciones. En la primera se describió la biología floral de esta especie, en la segunda se analizó la fenología de los sitios estudiados, y por último se presentan los resultados del estudio correlativo donde se exploró la relación de la proporción sexual de la población y de la abundancia de flores con el éxito reproductivo femenino (eficiencia en la producción de frutos).

### *Biología Floral*

Las flores masculinas fueron 1.34 veces más longevas que las femeninas (Tabla 1). Sin embargo, este atributo estuvo sujeto a una gran heterogeneidad ambiental, tal como lo mostró la diferencia en la duración de las flores entre los sitios estudiados (Tabla 1). La duración de las flores del Sitio 1 fue 1.6 veces mayor que la de las del Sitio 2, no obstante, en ambos sitios las flores masculinas siempre fueron más longevas que las femeninas (Fig. 1). La mayor longevidad de las flores masculinas produjo un efecto de acumulación temporal de las flores de este sexo. Por esta razón, aún cuando el número total de flores

de cada sexo fuera similar, la dinámica temporal de la proporción sexual de la población tendió a mostrar un sesgo hacia la función masculina.

Tabla 1. Prueba de Kruskal-Wallis que examina la relación del sexo de la flor y del sitio de establecimiento con la longevidad de las flores de *B. gracilis* en la Reserva de "El Pedregal". Sitio 1 = 2379 flores, Sitio 2 = 1816 flores. Flores femeninas = 2379, Flores masculinas = 2821.

Fuente	g.l.	H	P
Sitio	1	360.2	< 0.0001
Sexo	1	148.3	< 0.0001

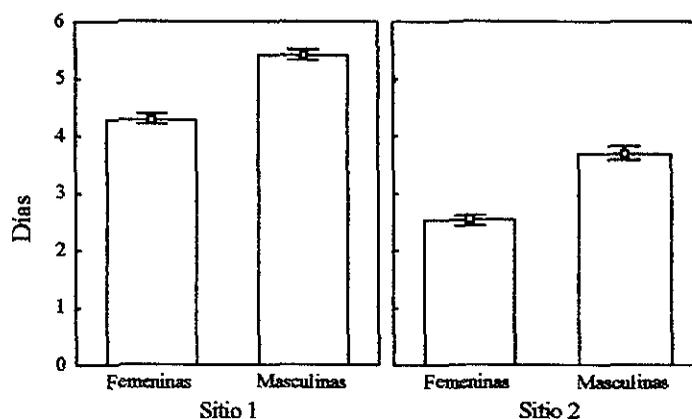


Figura 1. Longevidad (promedio  $\pm$  error estándar) de las flores femeninas y masculinas de *B. gracilis* en los dos sitios durante la floración de 1993 en la Reserva de "El Pedregal". Sitio 1: 1476 y 1908 flores femeninas y masculinas. Sitio 2: 903 y 913 flores femeninas y masculinas.

La alta longevidad de las flores podría funcionar como un mecanismo que asegurara la donación o la recepción de polen en condiciones de baja disponibilidad de visitantes florales (Little 1982, Schemske *et al.* 1996). Esto requeriría de que la flor mantuviera su funcionalidad en términos reproductivos (receptividad de los estigmas y la viabilidad del polen) y no sólo en términos de la atracción de polinizadores. En contraste, podría ser que la alta longevidad de las flores funcionara exclusivamente como un mecanismo de atracción. Esta explicación no requiere de que las flores mantengan su funcionalidad en términos de la reproducción.

La relación de la longevidad de las flores con la receptividad del estigma y la viabilidad del polen, se analizó de manera independiente para cada atributo por medio de regresiones lineales (PROC REG, SAS Inst. 1992). En ambos análisis se usó la edad de la flor como variable independiente, y la eficiencia

en la producción de frutos asociada con la edad de la flor o con la del polen, como la dependiente. La máxima probabilidad de producir un fruto ocurrió cuando las flores femeninas fueron polinizadas el día de su antesis ( $r^2 = 0.64$ ,  $F_{(1,8)} = 14.18$ ,  $P = 0.0055$ ; Fig. 2), y cuando una flor fue fecundada con polen de un día de edad ( $r^2 = 0.87$ ,  $F_{(1,8)} = 56.44$ ,  $P = 0.00007$ ; Fig. 2). Esto indica que independientemente del sexo, la mayor probabilidad de producir un fruto para una flor estuvo asociada al día de su antesis. De hecho, la probabilidad de producir un fruto disminuyó en un 50% si la polinización se realizó en, o se usó el polen de, flores de 10 días de edad.

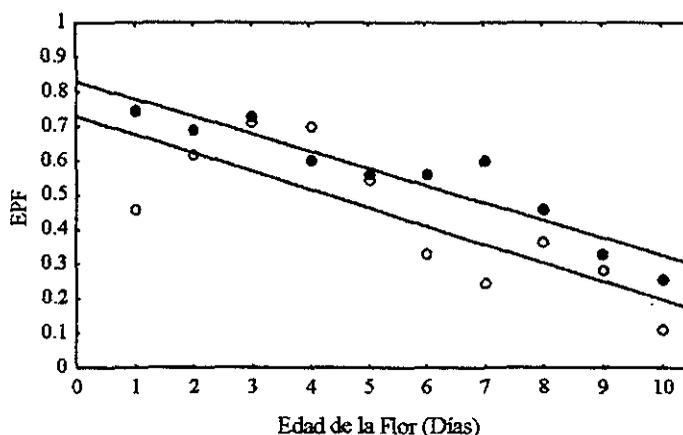


Figura 2. Viabilidad de las flores femeninas (círculos claros) y masculinas (círculos oscuros) de *B. gracilis* durante la floración de 1993 en la Reserva de "El Pedregal". La línea continua representa el modelo ajustado a la receptividad del estigma y la línea punteada el modelo ajustado a la viabilidad del polen.

Los tratamientos de polinización cruzada y autopolinización produjeron el mismo número de frutos por flor (Fig. 3), lo que indica que *B. gracilis* es completamente autocompatible. Las flores femeninas que se mantuvieron embolsadas durante la fase receptiva no produjeron frutos, y por lo tanto, esta especie no se reproduce por apomixis. La comparación de las eficiencias en la producción de frutos entre los tratamientos de polinización manual y el control, sugirió que *B. gracilis* estuvo fuertemente limitada por polen. Los tratamientos de polinización manual tuvieron una probabilidad siete veces más alta de madurar un fruto que los de las flores que fueron polinizadas de manera natural. Este mismo análisis indicó que una parte de la varianza en la producción de frutos se debió a diferencias entre los individuos y no así por el número de flores femeninas producidas (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de varianza de la eficiencia en la producción de frutos en los tratamientos de los experimentos de compatibilidad genética de *B. gracilis*.

FUENTE	g.l.	S.C.	F	P
Tratamiento	2	11.0916	25.55	<0.00001
Individuo	35	13.2016	1.73	0.0267
# Flores femeninas	1	0.00009	0.0004	0.9836

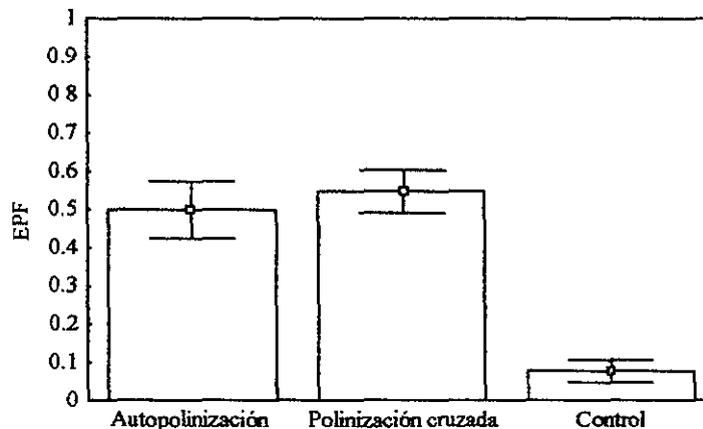


Figura 3. Eficiencia en la producción de frutos por planta (EPF: # frutos / # flores femeninas; promedio  $\pm$  error estándar) en los tratamientos de los experimentos de compatibilidad genética de *B. gracilis*. El tratamiento de apomixis no produjo frutos.

Por otra parte, un análisis de varianza en el que se incluyeron los efectos de la identidad de la planta y del número de óvulos por flor (como una covariable), mostró que no hubo diferencias significativas en el número de semillas por fruto producidas por cada tratamiento (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de varianza de la producción de semillas en los tratamientos en los experimentos de compatibilidad genética de *B. gracilis*.

FUENTE	g.l.	S.C.	F	P
Tratamiento	2	34 949.11	2.89	0.0643
Individuo	34	154 109.28	0.75	0.8109
# Óvulos	1	941 871.52	156.01	<0.00001

La eficiencia en la producción de frutos por planta (# de frutos / # de flores femeninas) en condiciones naturales fue extremadamente baja. En promedio sólo 7.2% de las flores femeninas del Sitio

1, y 8.8% del Sitio 2, lograron producir un fruto maduro. No obstante, se presentó una considerable variación entre individuos: hubo plantas que no produjeron ningún fruto y otras que fueron capaces de producir hasta 10 (Fig. 4).

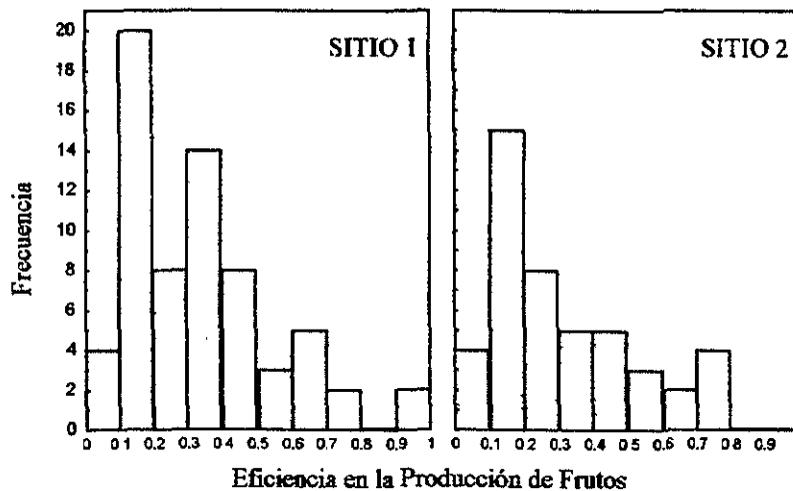


Figura 4. Eficiencia en la producción de frutos (# frutos / # flores femeninas) por planta en *B. gracilis* en cada sitio durante la floración de 1993 en la Reserva de “El Pedregal”. Sitio 1 = 350 plantas, Sitio 2 = 200 plantas.

Tal como mostraron los análisis anteriores, una proporción importante de la varianza en la producción de frutos se debió a diferencias entre las plantas (Tabla 2). Una de las diferencias más evidentes fue la relacionada con el tamaño de los individuos. Por ejemplo, dependiendo de la variable usada para describir la variación en tamaño, fue posible encontrar una diferencia de entre 7 y 25 veces entre las plantas más grandes y las más chicas (Tabla 4). Por esta razón se realizaron una serie de análisis que tuvieron como objetivo evaluar la influencia de la variación en el tamaño sobre un conjunto de variables relacionadas con la expresión sexual y el éxito reproductivo de *B. gracilis*. Debido a que las variables usadas para describir el tamaño estaban altamente correlacionadas entre sí se realizó un análisis de componentes principales (JMP, SAS Inst. 1995). Este análisis redujo el número de variables que describían la variación en el tamaño de los individuos a través de la construcción de una o varias variables (los *scores*) que resultaron de la combinación lineal de las variables originales (Kleinbaum *et al.* 1988).

Tabla 4. Tamaño de las plantas de *B. gracilis*. ALI= altura al inicio de la floración, ALF= altura final, NUI= número de nudos al inicio de la floración, NUF = número de nudos final, CAL= incremento en altura (diferencia entre la altura inicial y la final), CNU= incremento en el número de nudos (diferencia entre el número de nudos inicial y el final). La altura se expresa en cm.

	Promedio	Error Estándar	Desviación Estándar	Mínimo	Máximo	N
ALI	53.8	0.74	14.2	4	99	367
ALF	62.6	1.24	23.07	7	219	345
NUI	12.6	0.23	4.45	1	36	365
NUF	14.2	0.26	4.77	7	45	343
CAL	8.7	0.76	14.13	0	134	345
CNU	1.8	0.11	2.08	0	12	342

Los dos primeros componentes principales explicaron 84% de la variación en tamaño de las plantas, mientras que los cuatro restantes explicaron el 16% remanente. Los valores del primer *eigenvector* fueron todos positivos y de una magnitud comparable (entre 0.32 y 0.47), lo que sugiere que este componente resumió de manera adecuada la variación en el tamaño de las plantas. Debido a que el objetivo fue describir esta variación, se calcularon los *scores* del componente principal uno para cada una de las plantas (JMP, SAS Inst. 1995).

Los *scores* del componente principal uno se usaron para evaluar la relación de la variación en el tamaño de las plantas con el número de flores, la proporción sexual (PS, # flores masculinas / # total de flores) y la eficiencia en la producción de frutos (EPF, # frutos / # flores femeninas) por individuo. Debido a que las distribuciones de estas variables no eran normales, los análisis se hicieron con las variables transformadas (transformación log para el número de flores, y la transformación arcoseno para la proporción sexual y la eficiencia en la producción de frutos). El efecto del tamaño fue evaluado por separado para cada variable, ajustando una función que describiera la relación entre el tamaño y cada una de las variables de respuesta analizadas. Los *scores* del componente principal uno, los *scores* al cuadrado, el sitio, y la interacción entre el sitio y los *scores* fueron incluidas como variables independientes en estos análisis (JMP, SAS Inst. 1995).

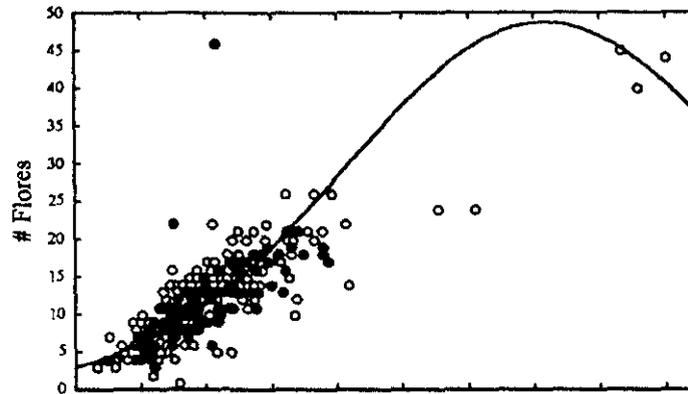
El tamaño se relacionó significativamente con la producción de flores por planta ( $F_{(4, 325)} = 125.29, P < 0.00001$ ) y explicó 61% de la varianza. Las plantas más grandes produjeron más flores ( $\beta = 0.12; F_{(1, 325)} = 139.48, P < 0.00001$ ); sin embargo, tal como lo indicó la significancia del término cuadrático ( $\gamma = -0.006; F_{(1, 325)} = 77.15, P < 0.00001$ ), la tasa de producción de flores disminuyó en las plantas más grandes (Fig. 5a). Ni el sitio ni la interacción entre el sitio y los *scores* tuvieron un efecto

significativo, por lo que la curva que describió la relación entre el tamaño y la producción de flores fue igual en los dos sitios estudiados.

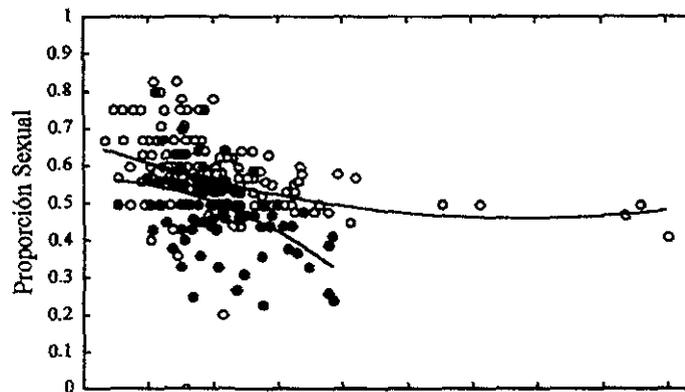
El tamaño también se relacionó con la proporción sexual de las plantas ( $F_{(4, 325)} = 23.2, P < 0.00001$ ), aunque la proporción de la varianza explicada fue relativamente pequeña ( $r^2 = 0.22$ ). Las plantas más grandes produjeron relativamente más flores femeninas, mientras que las pequeñas produjeron principalmente flores masculinas (Fig. 5b). El análisis de varianza mostró que había diferencias muy marcadas entre los sitios. Tanto las pendientes ( $F_{(1, 325)} = 4.24, P = 0.04$ ) como las ordenadas en el origen ( $F_{(1, 325)} = 35.25, P < 0.00001$ ), fueron distintas entre los sitios. La ordenada en el origen del Sitio 1 fue mayor que la del Sitio 2, lo que indica que si comparamos plantas del mismo tamaño, la proporción sexual de las plantas del Sitio 1 sería mayor. En contraste, la pendiente del Sitio 2 fue mayor, por lo que el cambio hacia la función femenina conforme aumenta el tamaño ocurrió más rápidamente en este sitio (cf. Fig. 5b). Además, las plantas grandes del Sitio 1 tendieron a mantenerse en una proporción sexual que osciló alrededor de 0.74, tal como lo indica la significancia del término cuadrático ( $F_{(1, 325)} = 4.67, P = 0.03$ ). Este comportamiento no se observó en las plantas del Sitio 2, las cuales presentaron una tendencia a disminuir su proporción sexual conforme aumentó el tamaño.

Por último, se analizó la relación del tamaño de la planta con el éxito reproductivo femenino (EPF). El modelo de ANDEVA mostró una relación significativa entre la eficiencia en la producción de frutos y el tamaño de las plantas ( $F_{(4, 325)} = 11.5, P < 0.00001$ ). En general, la probabilidad de producir un fruto maduro aumentó conforme las plantas eran más grandes (Fig. 5c). No obstante, la proporción de la varianza explicada fue de sólo 12%, lo que indicó que existen otros factores, probablemente más relevantes, en determinar el éxito reproductivo femenino de *B. gracilis*. Los dos sitios analizados se comportaron de maneras muy distintas, tal como lo indicó la significancia de la interacción entre sitio y tamaño ( $F_{(1, 325)} = 4.32, P = 0.038$ ). La probabilidad de madurar un fruto aumentó monótonicamente en el Sitio 2; en contraste, el ajuste para las plantas del Sitio 1 mostró un fuerte componente cuadrático ( $F_{(1, 325)} = 7.85, P = 0.0054$ ), por lo que su dinámica podría describirse como una de ganancias disminuidas (*diminishing returns*, Charnov 1976). Es decir, la tasa de ganancia (la pendiente de la línea de regresión) disminuyó conforme aumenta el tamaño de las plantas, e incluso, en plantas muy grandes, esta tasa fue negativa (cf. Fig. 5c).

a)



b)



c)

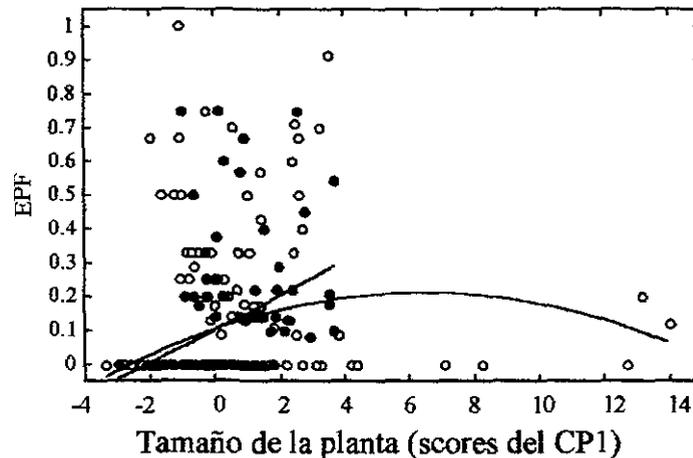


Figura 5. Relación del tamaño de las plantas de *B. gracilis* con: a) la producción total de flores por planta; b) la proporción sexual final ( $\# \text{flores masculinas} / \# \text{flores total}$ ) por planta; y c) la eficiencia en la producción de frutos (EPF:  $\# \text{frutos} / \# \text{flores femeninas}$ ) por planta. Los círculos claros señalan el Sitio 1 y los oscuros señalan el Sitio 2. La línea más larga señala el modelo ajustado al Sitio 1 y la línea más corta el del Sitio 2. En la primera gráfica, ambas líneas están empalmadas.

## fenología

En la sección anterior se mostró que la proporción sexual de las plantas varío en función del tamaño (cf. Fig. 5b). No obstante, en la mayoría de las plantas esta proporción estuvo sesgada hacia la función masculina (promedio  $\pm$  desviación estándar:  $0.6 \pm 0.17$ ; con una gama de variación de 0 - 1). La dinámica temporal en la producción de las flores de cada sexo generó una fuerte protandria a nivel de los individuos y de la población (Fig. 6). Casi todas las plantas empezaron la floración produciendo sólo flores masculinas, y no es hasta una semana después que comenzó la producción de las femeninas. Aunque la proporción sexual tendió a disminuir a lo largo de la temporada, ésta continuó sesgada hacia el sexo masculino durante casi toda la época de floración. El pico de producción de flores ocurrió aproximadamente a la mitad de la época de floración (mediados de septiembre) y fue simultáneo para las flores de ambos sexos (Fig. 7). Sin embargo, el número de flores masculinas fue mayor que el de femeninas, de tal manera que la proporción sexual de la población tenía un sesgo estadísticamente significativo hacia las flores masculinas (Sitio 1:  $\chi^2_{(1)} = 172.5$ ,  $P < 0.0001$ . Sitio 2:  $\chi^2_{(1)} = 24.5$ ,  $P < 0.0001$ ).

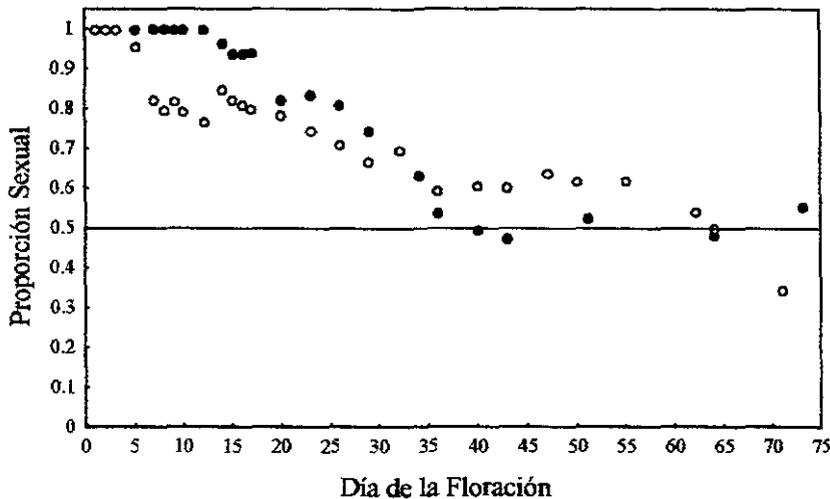


Figura 6. Dinámica temporal de la proporción sexual (# flores masculinas / # flores total) de *B. gracilis* durante la floración de 1993 en el Sitio 1 (círculos claros) y en el Sitio 2 (círculos oscuros). Día 1 = Agosto 5.

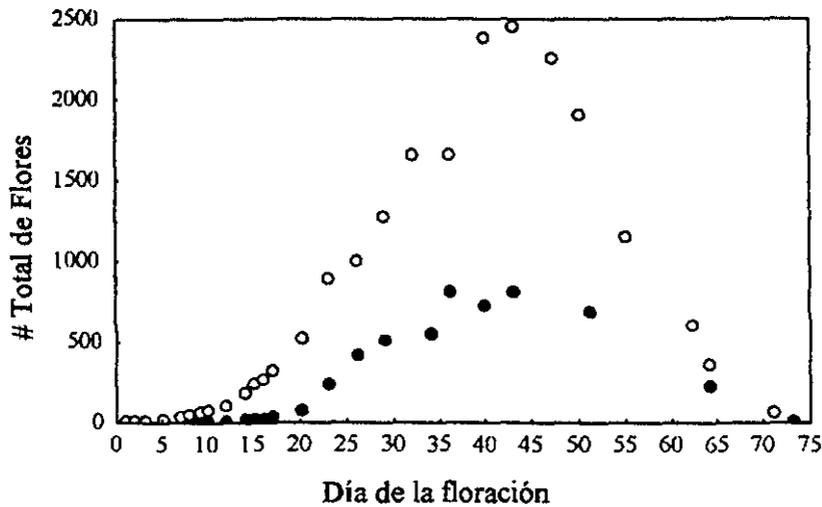


Figura 7. Dinámica temporal de la floración de *B. gracilis* durante la floración de 1993 en el Sitio 1 (círculos claros) y en el Sitio 2 (círculos oscuros). Día 1 = Agosto 5.

### *Proporción sexual y abundancia de flores*

Uno de los objetivos de este capítulo fue el de explorar si la selección dependiente de la frecuencia está actuando sobre el sistema de polinización de *B. gracilis*, es decir, evaluar si el éxito reproductivo de un fenotipo está en función de su frecuencia relativa en la población (Parker 1984). Tal como se mencionó en los métodos, en este trabajo se usaron dos aproximaciones para evaluar la existencia de selección dependiente de la frecuencia. En primer lugar se utilizó un modelo lineal generalizado con suma de cuadrados del tipo III (PROC GLM, SAS Inst., 1992), para ajustar una función que describiera el comportamiento de la variable de respuesta (el éxito reproductivo femenino) en relación a un conjunto de variables continuas (la proporción sexual de la población y la abundancia de flores), así como las modificaciones que sufre esta función por una variable categórica (los sitios). Para cada uno de los censos y sitios se calculó la proporción sexual de la población ( $\# \text{ flores masculinas} / \# \text{ flores totales}$ ), la abundancia total de flores, y la eficiencia en la producción de frutos de las flores femeninas cuya antesis ocurrió el día del censo ( $\# \text{ frutos} / \# \text{ flores femeninas}$ , transformada al arcoseno).

Los resultados de este análisis deben interpretarse con precaución, ya que independientemente de que una flor femenina puede vivir un promedio de 4 días (con una variación de 1 a 20 días), en este análisis cada una de las flores femeninas fue asignada al censo más cercano al día de su antesis. Dado que la probabilidad de madurar un fruto sólo disminuye en un 50% al cabo de diez días (Fig. 2), esta

suposición podría subestimar la variación en la proporción sexual y la abundancia de flores de la población a la que estuvo sujeta una flor durante su periodo de receptividad. Por esta razón, se realizó un segundo análisis basado en un modelo de regresión logística. Este método está diseñado para analizar la relación entre un conjunto de variables independientes continuas, y una o varias variables dependientes que tienen una escala ordinal (*logistic regression*, PROC CATMOD, SAS Inst. 1992). Este procedimiento calcula una función de respuesta que está basada en los *logits* de la variable dependiente:  $\log(1/(1+(1/Y)))$ .

La variable de respuesta que se usó en este análisis fue binaria, ya que a cada flor femenina se le asignó un valor de 1 si ésta produjo un fruto, o un valor de 0 si no lo hizo. Las variables independientes fueron la proporción sexual promedio y la abundancia de flores promedio, calculadas para el periodo de actividad de cada una de las flores femeninas de los dos sitios. El procedimiento utilizado estimó los parámetros de un modelo que describió la probabilidad de que una flor produjera o no un fruto, en función de la variación en la proporción sexual de la población y de la abundancia de flores. El análisis de varianza del modelo, así como la estimación de los parámetros de la regresión logística, se hicieron por medio del algoritmo de máxima verosimilitud del procedimiento CATMOD en SAS (SAS Inst. 1992).

El análisis basado en las fechas de anthesis de las flores femeninas explicó 39.3% de la varianza en el éxito reproductivo por flor. Los únicos términos estadísticamente significativos fueron la proporción sexual y su término cuadrático (Tabla 5). Por lo tanto, la variación en el éxito reproductivo por flor no dependió de las diferencias entre los sitios, ni de la abundancia de flores. Tal como indica el término cuadrático, existió una proporción sexual que hizo máximo el éxito reproductivo por flor (Fig. 8). El éxito reproductivo por flor aumentó monotónicamente conforme se incrementó la proporción de flores masculinas en la población y alcanzó su valor máximo cuando el sesgo hacia la función masculina fue de alrededor de 0.65. Las proporciones sexuales mayores de este valor produjeron una disminución en la EPF.

Tabla 5. Análisis de varianza del modelo de regresión lineal que examina la relación de la proporción sexual (PS), de la abundancia de flores (Ab) y del sitio de establecimiento, así como sus interacciones, con el éxito reproductivo femenino (la eficiencia en la producción de frutos) de *B. gracilis*.  $r^2 = 0.49$ .

FUENTE	g.l.	S.C.	F	P
Sitio	1	0.002543	0.15	0.7011
Proporción Sexual (PS)	1	0.092498	5.46	0.0263
Abundancia (Ab)	1	0.019477	1.15	0.2921
PS*PS	1	0.076555	4.52	0.0418
Sitio x PS	1	0.007617	0.45	0.5076
Sitio x Ab	1	0.003184	0.19	0.6677

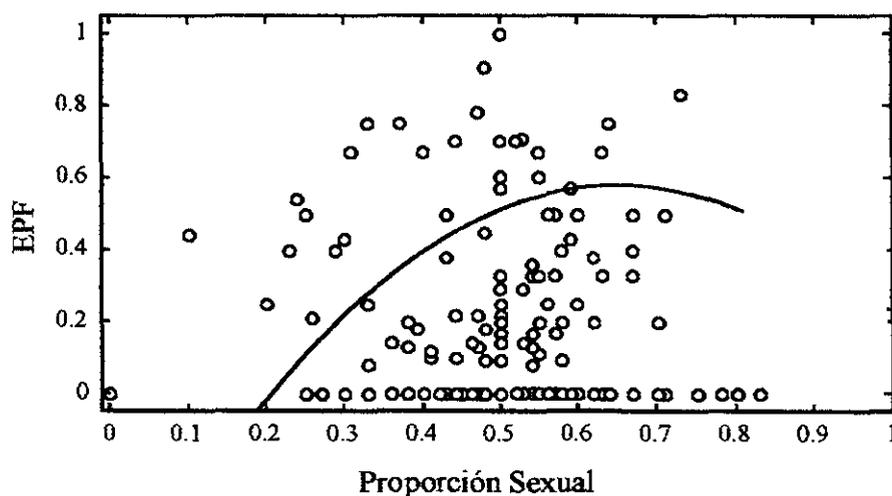


Figura 8. Modelo ajustado a la eficiencia en la producción de frutos (EPF: # frutos / # flores femeninas) con relación a la proporción sexual (# flores masculinas / # flores total) en *B. gracilis*.  
 $EPF = -0.66 + 3.82*PS - 2.93*PS^2$ .

Los resultados del segundo análisis, usando un modelo de regresión logística, concuerdan en lo general con los del primero. No obstante, el análisis de varianza de máxima verosimilitud indicó que la probabilidad de producir un fruto estuvo asociado a la variación en la proporción sexual de la población, a la abundancia de flores, y al sitio (Tabla 6). El término de bondad de ajuste (*likelihood ratio*) no fue significativo ( $\chi^2_{(126)} = 124.01$ ,  $P = 0.5333$ ), lo que indica que el modelo es apropiado para describir la relación entre las variables estudiadas (SAS/STAT User's guide, SAS Inst. 1992). Las superficies de respuesta fueron estimadas a partir del modelo de regresión logística, retransformando los *logits* a valores de probabilidad por medio de (SAS SAS/STAT User's guide, SAS Inst. 1992):

$$\text{Sitio 1: } P = (1/(1+(1/\exp^{(-4.621+0.0015*AB+3.35*PS)})))$$

$$\text{Sitio 2: } P = (1/(1+(1/\exp^{(-5.062+0.0015*AB+3.35*PS)})))$$

Tabla 6. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación de la proporción sexual, de la abundancia de flores y del sitio de establecimiento, con el éxito reproductivo femenino (la eficiencia en la producción de frutos) de *B. gracilis*.

FUENTE	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	78.41	< 0.00001
Abundancia	1	8.16	0.0043
Proporción Sexual	1	20.43	< 0.00001
Sitio	1	16.75	< 0.00001

Ambas superficies indicaron que la máxima probabilidad de producir un fruto ocurrió cuando las flores femeninas estaban en una situación de alta abundancia de flores y había un fuerte sesgo hacia las flores masculinas (Fig. 9). Las pendientes de regresión sugirieron que los cambios en la proporción sexual de la población ( $\beta = 3.35$ ) tienen una influencia más severa que el de la abundancia de flores ( $\beta = 0.0015$ ).

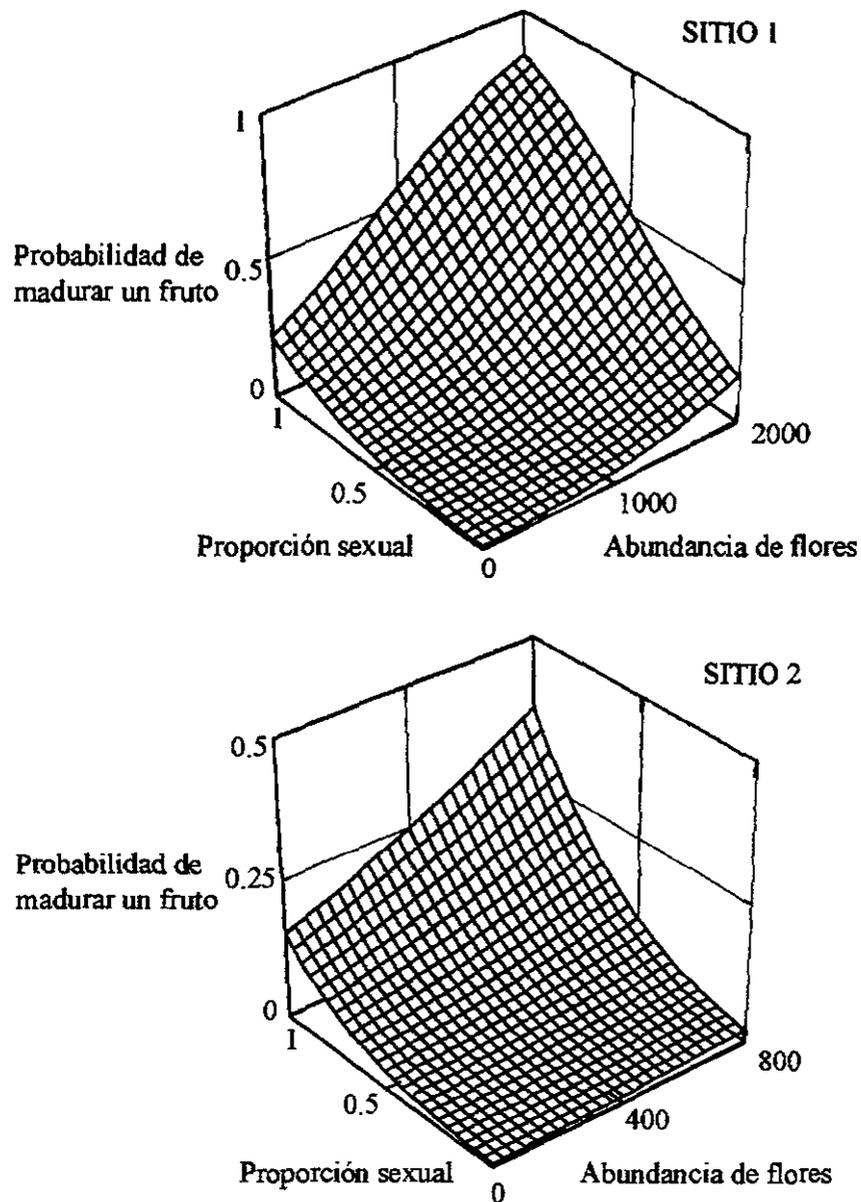


Figura 9. Superficies de respuesta que representan la relación de la probabilidad de madurar un fruto con la proporción sexual (# flores masculinas / # flores total) y la abundancia de flores en cada sitio. Los valores de la proporción sexual cercanos a 0 y 1 son extrapolaciones.

#### DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio sugieren que la biología reproductiva de *Begonia gracilis* se ajusta a lo que se esperaría de una especie polinizada por engaño (Little 1983, Dafni 1984). La dinámica temporal de la producción de las flores de cada sexo, así como su longevidad y viabilidad, favorecieron el

mantenimiento de una proporción sexual de la población sesgada hacia el sexo masculino durante la primera mitad de la temporada.

La evolución de este sesgo podría explicarse si existiera una relación entre una alta proporción de flores masculinas en la población y el éxito reproductivo de los individuos. Si los polinizadores son capaces de discriminar entre poblaciones que difieren en la cantidad de recompensa, entonces esperaríamos que las poblaciones con una alta proporción de flores masculinas, y por lo tanto con una mayor cantidad de recompensa, fueran favorecidas por los visitantes florales (Sih y Balthus 1987, Sowing 1989, Klinkhamer y de Jong 1990, Fritz y Nilsson 1994, Alexandersson y Ågren 1996). Estas poblaciones deberían atraer más polinizadores, y en consecuencia, la tasa de visita por flor debería también aumentar (Ågren *et al.* 1986, Willson y Ågren 1991, Schemske y Ågren 1995). El resultado final de este sesgo sería un aumento en el éxito reproductivo femenino de los individuos establecidos en poblaciones sesgadas hacia las flores masculinas. Los resultados de los análisis de regresión apoyan esta predicción, ya que la probabilidad de producir frutos aumentó significativamente cuando la proporción sexual de la población tenía un sesgo moderado hacia la función masculina.

Tal como lo indicaron los experimentos de polinización controlada, *B. gracilis* requiere del servicio de los polinizadores para producir frutos. Por lo tanto, la observación de que la máxima probabilidad de madurar un fruto estuvo asociada con una proporción sexual de 0.65, indicó que la polinización fue más eficiente en estas condiciones. Es decir, apoyó la hipótesis de que esta especie está polinizada por engaño y sujeta al efecto de la SDF (Dafni y Ivri 1981, Little 1983, Ågren *et al.* 1986). Sin embargo, la evidencia derivada de estas observaciones no fue concluyente, ya que este resultado podría ser la consecuencia de dos fenómenos distintos: la limitación por polinizadores o la limitación por polen (Zimmerman 1980, Young y Young 1992). El fracaso en la producción de un fruto se debe, en primera instancia, a la falta de polen compatible sobre el estigma. Esta ausencia, como ya dijimos, podría deberse a que la flor no fue visitada, por lo que la fecundidad estaría limitada por el servicio de los polinizadores. Si el número de polinizadores, y por lo tanto la tasa de visita por flor, disminuyen en las poblaciones sesgadas hacia las flores femeninas, entonces estamos hablando de limitación por polinizadores. En contraste, podría ocurrir que hubiera suficientes polinizadores, pero dado el sesgo hacia las flores femeninas, no hubiera suficiente polen en la población para fecundar todos los óvulos disponibles. En este caso diríamos que la fecundidad está limitada por polen.

Debido a que la hipótesis de polinización por engaño predice que las poblaciones sesgadas hacia la función femenina deberían experimentar una limitación por polinizadores (Dafni y Ivri 1981, Little

1983, Ågren *et al.* 1986), es muy importante distinguir entre las dos explicaciones anteriores. Sólo en el caso de que la fecundidad esté limitada por polinizadores podríamos hablar de polinización por engaño. Desafortunadamente la evidencia disponible no permitió hacer una distinción tajante entre estas explicaciones, ya que sería necesario contar con datos sobre la frecuencia de visitas por flor, así como de sus consecuencias sobre el éxito reproductivo de los individuos (Young y Young 1992). No obstante, los resultados de los experimentos de polinización mostraron que los tratamientos de polinización manual produjeron 7 veces más frutos que el control. Debido a que estos experimentos se realizaron cuando la proporción sexual de la población tenía un fuerte sesgo hacia las flores masculinas, la menor producción de frutos en el tratamiento control no se debió a la falta de polen, sino a la escasez de polinizadores. Resultados similares obtenidos en otras especies han sido interpretados como evidencia de una limitación por polinizadores (Bierzychudek 1981). En el caso de *B. gracilis*, este resultado indicó que la fecundidad de esta especie estuvo fuertemente limitada por el servicio de los polinizadores, y por lo tanto apoya la hipótesis de la polinización por engaño.

Los análisis de regresión también mostraron que en las proporciones sexuales por arriba de 0.65 el éxito reproductivo tiende a disminuir. Este resultado es interesante, ya que sugiere que la presencia de polinizadores no es el único factor involucrado en determinar el éxito reproductivo femenino. En estas condiciones debería existir suficiente polen y un servicio adecuado de los polinizadores, sin embargo, el hecho es que hay una disminución en la producción de frutos. La explicación de esta disminución podría estar relacionada con la conducta de forrajeo de los polinizadores. Por ejemplo, en *Begonia sousae* se ha demostrado que los polinizadores tienden a discriminar a las flores femeninas cuando la proporción sexual de la población está sesgada hacia la función femenina (Jiménez-Ambríz y Domínguez, en prep.). La intensidad de la discriminación disminuye conforme la proporción sexual de la población aumenta, de tal manera que en las proporciones sesgadas hacia las flores masculinas, las flores femeninas son visitadas de acuerdo a su proporción en la población. Si este mecanismo opera en *B. gracilis*, la disminución en el éxito reproductivo femenino podría deberse, simplemente, a que una alta proporción de flores masculinas genera que la probabilidad de polinización de una flor femenina sea muy baja, ya que los polinizadores las visitarían de acuerdo a su proporción en la población.

En resumen, los resultados de este trabajo indicaron que el éxito reproductivo femenino de *B. gracilis* depende de la proporción sexual de la población, lo que significa que esta especie está sujeta a selección dependiente de la frecuencia (Maynard-Smith 1982, Parker 1984). Una proporción sexual con un sesgo moderado hacia las flores masculinas hace que el éxito reproductivo sea máximo, y cualquier

desviación con respecto a este valor produce una disminución en la probabilidad de producir frutos. No obstante, las razones de la disminución en ambos lados de la curva no son las mismas. Las proporciones sesgadas hacia la función femenina producen una limitación de polinizadores, ya que los polinizadores tienden a evitar estos sitios, mientras que los sesgos hacia las flores masculinas reducen la probabilidad de visita a las flores femeninas, puesto que los polinizadores la visitan de acuerdo a frecuencia relativa en la población.

Además del efecto de la selección dependiente de la frecuencia, el éxito reproductivo de los individuos de *B. gracilis* estuvo asociado con el tamaño de las plantas. Las plantas más grandes produjeron más flores, de las cuales una mayor proporción son femeninas, que su vez tuvieron mayores probabilidades de madurar frutos. No obstante, la relación con el tamaño sólo explicó 12% de la variación en el éxito reproductivo, mientras que el efecto de la proporción sexual de la población explicó casi 40%. Lo anterior sugiere que el efecto de la selección dependiente de la frecuencia fue más intenso que el de la variación en el tamaño de las plantas. No obstante, dado que esta comparación se realizó a partir de análisis independientes, la conclusión anterior debería tomarse con cautela.

Por otra parte, es interesante notar que la ventaja asociada con el tamaño mostró una dinámica de ganancias disminuidas (Charnov 1976). Este resultado sugiere que además de las limitaciones impuestas por el sistema de polinización (*i.e.*, limitación por polinizadores), la fecundidad de los individuos de *B. gracilis* estuvo limitada por recursos. Esta interpretación coincidió con los resultados de los experimentos de polinización, ya que la máxima eficiencia en la producción de frutos fue de sólo 57.6%, aún cuando los estigmas fueron saturados con polen compatible. Es decir, incluso en aquellas situaciones donde no hubo limitación por polen, la eficiencia en la polinización estuvo lejos del máximo posible. No obstante, es posible también que la depresión de la fecundidad sea debido a problemas de endogamia, dado que las plantas emparentadas crecen muy cercanas unas de otras (< 1 m).

La biología floral de *B. gracilis* parece estar adaptada a una fuerte incertidumbre con respecto al servicio de los polinizadores. La baja eficiencia en la producción de frutos observada en este estudio (7.2%), así como la fuerte limitación por polinizadores inferida de los experimentos de polinización manual, apoyan esta idea. El hecho de que las flores presentaron una larga longevidad, y que tanto los estigmas como el polen mantuvieron una alta viabilidad a lo largo de la vida de la flor, sugieren que las visitas de los polinizadores ocurren de manera muy esporádica. Observaciones preliminares de la frecuencia de visitantes florales apoyaron esta sugerencia. Además, tal como se ha sugerido para otras especies, la evolución de la autocompatibilidad es generalmente uno de los resultados de la falta de

polinizadores o de la deficiencia en sus servicios (Schemske y Lande 1985, Yahara 1992, Uyenoyama *et al.* 1993). La evidencia disponible no permitió determinar si estos atributos son la causa o la consecuencia de la evolución de la polinización por engaño.

#### LITERATURA CITADA

- Ågren, J., T. Elmqvist, and A. Tunlid. 1986. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 70:332-338.
- Alexandersson R. and J. Ågren. 1996. Population size, pollinator visitation and fruit production in the deceptive orchid *Calypso bulbosa*. *Oecologia* 107:533-540.
- Baker, H.G. 1976. "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. Pp. 161-169, en: J. Burley and B.T. Styles (eds.) *Tropical Trees. Variation, Breeding and Conservation*. Academic Press, New York.
- Bawa, K.S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34:467-474.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* 117: 838-840.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoret. Pop. Biol.* 9:129-136.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:259-278.
- Dafni, A. and Y. Ivri 1981. Deceptive pollination syndrome in some orchids in Israel. *Acta Bot. Neerl.* 29:55 (Abstract).
- Fritz, A-L. and L.A. Nilsson. 1994. How pollinator-mediated mating varies with population size in plants. *Oecologia* 100:451-462.
- JMP Statistics and Graphic Guide 1995. Version 3.1. SAS Institute Inc. Cary NC.
- Kleinbaum, D.G., L.L. Kupper, and K.E. Muller. 1988. *Applied Regression Analysis and Other Multivariate Methods*. PWS-Kent Publishing, Boston.
- Klinkhamer, P.G.L. and T.J. de Jong. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57:399-405.
- Little, R.J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. Pp. 294-309, en: C.E. Jones and R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Lloyd, D.G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *Am. Nat.* 113:67-79.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and theory of games*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Parker, G.A. 1984. Evolutionary Stable Strategies. Pp. 30-61, en: J.R. Krebs and N.B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology*. 2a Ed. Sinauer, UK.

- Rzedowski, J. and G.C. Rzedowski. 1985. Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, D.F.
- SAS Institute Inc. 1992. SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition, Cary NC.
- Shi, A., and M.S. Balthus 1987. Patch size, pollinator behaviour, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68:1679-1690.
- Schemske, D.W. and R. Lande. 1985. The evolution of self-pollination and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* 39:41-52.
- Schemske, D.W. and J. Ågren. 1995. Deceit pollination and selection on female flowers size in *Begonia involucrata*: an experimental approach. *Evolution* 49:207-214.
- Schemske, D.W., J Ågren and J. Le Corff. 1996. Deceit pollination in the monoecious, neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). Pp 292-318, en: D.G. Lloyd and S.C.H. Barret (eds.) *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants*. Chapman and Hall, New York.
- Sowing, P. 1989. Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinators communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia* 78:550-558.
- Uyenoyama, M.K., K.E. Holsinger and D.M. Waller. 1993. Ecological and genetic factors directing the evolution of self-fertilization. Pp 327-381 en: D. Futuyma and J. Antonovics (eds.) *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Vol. 9. Oxford Univ. Press, New York.
- Yahara, T. 1992. Graphical analysis of mating systems evolution in plants. *Evolution* 46:557-561.
- Young, H.J. and T.P. Young 1992. Alternative outcomes of natural and experimental high pollen loads. *Ecology* 73:639-647
- Willson, M.F. and J. Ågren. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55:23-29.
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology* 61:497-501.

## CAPÍTULO DOS

### SELECCIÓN DEPENDIENTE DE LA FRECUENCIA: UN ESTUDIO EXPERIMENTAL CON *BEGONIA GRACILIS*.

#### INTRODUCCIÓN

La polinización por engaño ha evolucionado en algunas especies de plantas con flores unisexuales (monoicas y dioicas) en las cuales sólo las flores de un sexo producen recompensas para los polinizadores. Generalmente son las flores masculinas las únicas que ofrecen recompensa a los polinizadores, por lo que se ha propuesto que la polinización de las flores femeninas depende de su parecido con las flores masculinas (Little 1983, Willson y Ågren 1989, Ågren y Schemske 1991, Schemske y Ågren 1995). Este fenómeno se ha descrito como mimetismo intersexual en el cual la selección natural ha favorecido a aquellas plantas cuyas flores femeninas asemejan los atributos de las flores masculinas.

Como todo sistema de mimetismo, la polinización por engaño está sujeta al efecto de la selección dependiente de la frecuencia (SDF). En estos sistemas, las adecuaciones del modelo (las flores masculinas) y del mimeta (las flores femeninas) dependen de sus frecuencias relativas en la población (Parker 1984). Sin embargo, las especies polinizadas por engaño (en las que existe un polimorfismo en la producción de recompensas asociado al sexo de las flores) enfrentan una situación más complicada que la que ocurre en los complejos miméticos clásicos (i.e., mariposas del género *Papilio*; Clark *et al.* 1968). En las especies polinizadas por engaño se combinan los efectos de la SDF que actúa sobre las proporciones sexuales, con los de la SDF que actúan sobre la proporción de modelos y mimetas, ya que un sexo está asociado con el modelo y el otro con el mimeta.

La teoría del forrajeo óptimo predice que los polinizadores deberían maximizar el cociente entre los beneficios y los costos (B/C; Pyke 1984, Bell 1985, Ydenberg y Schmid-Hempel 1994) y por lo tanto, elegir las poblaciones sesgadas hacia la función masculina ya que es ahí donde este cociente se hace máximo. No obstante, es muy probable que la proporción sexual que hace máximo el cociente B/C para los polinizadores (una población fuertemente sesgada a la función masculina), no sea la misma que hace máxima la adecuación de las plantas. Fisher (1930) demostró que la proporción sexual evolutivamente estable es aquella en la que el éxito reproductivo de los machos es igual al de las hembras. Esta igualdad ocurre generalmente cuando la proporción de machos y hembras es de 1:1 (Fisher 1930). Sin embargo, es probable que en las especies polinizadas por engaño la proporción en el

equilibrio no sea 1:1, ya que los polinizadores deberían favorecer a las plantas de poblaciones sesgadas hacia las flores que producen recompensa (masculinas).

Estas ideas pueden resumirse en un modelo gráfico que relaciona las curvas de adecuación de las flores masculinas y femeninas en función de la variación en la proporción sexual de la población (Fig. 1). En un sistema de polinización por engaño se esperaría que el éxito reproductivo de las flores femeninas (sin recompensa) disminuyera de manera monótonica conforme aumenta su proporción en la población (SDF negativa). Las poblaciones sesgadas hacia las flores femeninas son poco atractivas para los polinizadores, ya que la probabilidad de encontrar flores con recompensa es muy baja. Por esta razón, la selección natural debería favorecer a aquellos polinizadores que tuvieran la capacidad de discriminar en contra de estas poblaciones, y en particular, en contra de las flores femeninas.

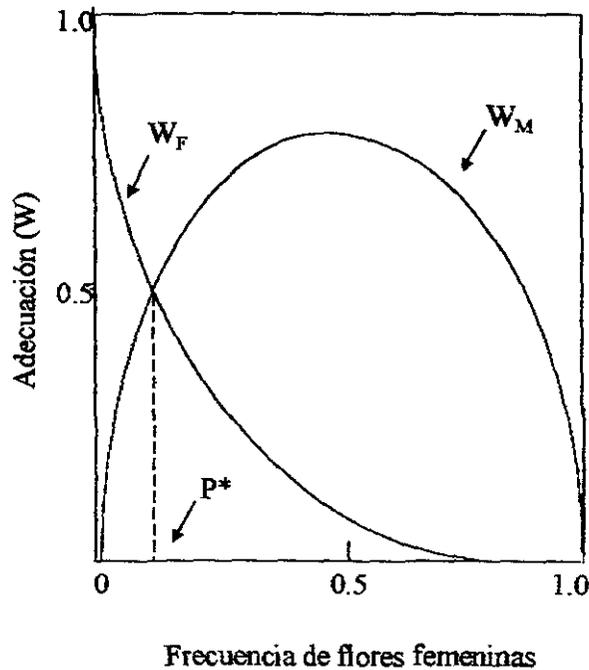


Figura 1. Modelo que presenta el comportamiento de la adecuación (éxito reproductivo por flor) para las flores femeninas ( $W_F$ ) y masculinas ( $W_M$ ) con relación a la frecuencia de ambos sexos en un sistema de polinización por engaño sujeto a selección dependiente de la frecuencia (SDF). En este modelo la adecuación de las flores femeninas disminuye conforme aumenta su frecuencia en la población (SDF negativa). En contraste, la adecuación masculina presenta un comportamiento más complejo: está sujeta a SDF negativa cuando la población presenta un sesgo hacia la función masculina y SDF positiva cuando hay un exceso de flores femeninas.  $P^*$  señala la proporción sexual en la que ambos tipos de flor tienen el mismo éxito reproductivo.

En contraste, la curva que describe el éxito reproductivo de las flores masculinas es más complicada, ya que podría describirse como un polinomio de segundo grado (cf. Fig. 1). Es decir, el éxito reproductivo de las flores masculinas estaría sujeto a SDF negativa en las poblaciones con exceso de machos (parte izquierda de la Fig. 1), y a SDF positiva en las poblaciones sesgadas a las hembras (parte derecha de la Fig. 1). En una población donde predominen las flores masculinas debería existir una fuerte competencia entre ellas por el acceso a las hembras, y cualquier incremento en la proporción de flores femeninas aumentaría el éxito reproductivo de los machos. Sin embargo, esta tendencia debería alcanzar un máximo que está definido por la proporción sexual en la cual el forrajeo deja de ser redituable para los polinizadores. A partir de ese punto cualquier incremento en la proporción de hembras afectaría de manera negativa a los dos tipos de flor, ya que los polinizadores deberían discriminar a las poblaciones que ofrecen poca o ninguna recompensa (las que están sesgadas hacia las flores femeninas, cf. Fig. 1).

La relación entre la proporción sexual y el éxito reproductivo descrita anteriormente podría modificarse en función de la densidad de flores presentes en la población. Dado que una alta densidad de flores (espacial o temporal) atrae más polinizadores (Silander 1978, Augspurger 1980, Feinsinger *et al.* 1991, Allison 1990, Kunin 1993, Fritz y Nilsson 1994, Domínguez y Dirzo 1995), una población con una proporción sexual sesgada a la función femenina debería recibir más visitas si la densidad de flores es más alta que la de una población equivalente que tuviera una baja densidad. Esta diferencia en las tasas de visita entre las poblaciones debería reflejarse en el éxito reproductivo (Feinsinger *et al.* 1991, Kunin 1993). Por lo tanto una alta densidad de flores debería disminuir los efectos negativos de una proporción sexual sesgada a las flores femeninas.

Estas predicciones se evaluaron experimentalmente a través del establecimiento de poblaciones artificiales en las que se varió la proporción de flores con y sin recompensa (proporción sexual), así como la densidad de flores. Dado que una población densa en la que la proporción sexual está sesgada hacia la función masculina ofrece las mejores condiciones para los polinizadores, se esperaría que atrajera un número relativamente alto de polinizadores. Además, si el número de visitas está relacionado con la probabilidad de donar y recibir polen, entonces los individuos de estas poblaciones deberían tener un éxito reproductivo relativamente alto. En contraste, se esperaría que los individuos de una población con baja densidad y una proporción sexual sesgada a la función femenina tuvieran un bajo éxito reproductivo (ver Tabla 1).

Tabla 1. Predicciones del comportamiento del éxito reproductivo de *B. gracilis* con relación a la proporción sexual y la densidad de flores en las poblaciones experimentales. El número de (+) y (-) indica el éxito reproductivo esperado en una situación dada.

DENSIDAD		PROPORCIÓN SEXUAL		
		Sesgado a las flores masculinas (3:1)	Proporciones iguales (1:1)	Sesgado a las flores femeninas (1:3)
Alta	(80/m <sup>2</sup> )	+++	++	--
Baja	(40/m <sup>2</sup> )	++	+	--

## MÉTODOS

*Poblaciones experimentales.* El efecto conjunto de la variación en la proporción sexual y la densidad de flores fue evaluado a través del establecimiento de seis poblaciones experimentales de *Begonia gracilis*. Estas poblaciones se manipularon de tal manera que la proporción de flores con y sin recompensa (proporción sexual), así como la densidad total de flores, se mantuvieran constantes a lo largo del estudio. Durante la primera semana de Julio de 1994 se colectaron 500 individuos de *B. gracilis* de las poblaciones silvestres de la reserva de "El Pedregal". La colecta se realizó antes de la época de floración, en el momento en el que los tallos comenzaban a emerger de los bulbos. Cada individuo se colocó en una maceta con tierra de jardinería y se mantuvo en condiciones de invernadero durante dos semanas. Posteriormente, todos los individuos se trasladaron a la reserva de "El Pedregal", y se mantuvieron ahí hasta la siguiente temporada reproductiva.

El experimento consistió en un diseño factorial de 3×2. La proporción sexual y la densidad floral de la población fueron los efectos principales en este diseño. Se usaron tres niveles de proporción sexual: sesgada a las flores masculinas (en una proporción 3:1), proporciones iguales de masculinas y femeninas (1:1), y sesgada a las femeninas (1:3). Estas proporciones se combinaron con dos niveles de densidad: alta (80 flores/m<sup>2</sup>) y baja (40 flores/m<sup>2</sup>; Tabla 2). Las proporciones sexuales y las densidades usadas en este diseño se determinaron a partir de un análisis de la variación existente en las poblaciones naturales de esta especie, por lo que estos experimentos simulan condiciones que existen en el campo. A lo largo de este trabajo se hará referencia a las poblaciones con la siguiente nomenclatura:

- A3:1 Alta densidad sesgada a las flores masculinas
- A1:1 Alta densidad proporciones iguales
- A1:3 Alta densidad sesgada a las flores femeninas
- B3:1 Baja densidad sesgada a las flores masculinas
- B1:1 Baja densidad proporciones iguales
- B1:3 Baja densidad sesgada a las flores femeninas

Tabla 2. Proporciones sexuales y densidades de flores empleados en las poblaciones experimentales de *B. gracilis*. Cada tratamiento incluyó una sola réplica (ver más adelante). Los valores de densidad de flores se expresan en m<sup>2</sup>, aunque en las celdas se presentan para 2 m<sup>2</sup>, que era el área de cada población experimental. (M = masculinas, F = femeninas).

DENSIDAD	PROPORCIÓN SEXUAL		
	Sesgado a las flores masculinas (3:1)	Proporciones iguales (1:1)	Sesgado a las flores femeninas (1:3)
Alta (80/m <sup>2</sup> )	120 M : 40 F	80 M : 80 F	40 M : 120 F
Baja (40/m <sup>2</sup> )	60 M : 20 F	40 M : 40 F	20 M : 60 F

Cada población experimental consistió en un área de forma rectangular de 2x1 m. En el centro del rectángulo había 40 plantas focales, en las cuales estuvieron centradas las estimaciones de la producción de frutos (Fig. 2), y que no sufrieron ninguna manipulación posterior. Alrededor de las plantas focales había un conjunto de plantas periféricas que fueron usadas para mantener constante la proporción sexual y la densidad de flores asignada a cada tratamiento (población). Cada población fue censada diariamente, temprano en la mañana (antes del periodo de mayor actividad de los polinizadores), de tal manera que cualquier desviación en la proporción sexual o en la densidad podía ser compensada mediante el corte de flores en las plantas periféricas, y/o la remoción o adición de macetas de estas mismas plantas. Este diseño permitió controlar los parámetros de interés y evitar la manipulación de las plantas focales. La asignación de las plantas a los tratamientos y a la categoría de focales o periféricas, se realizó de manera aleatoria.

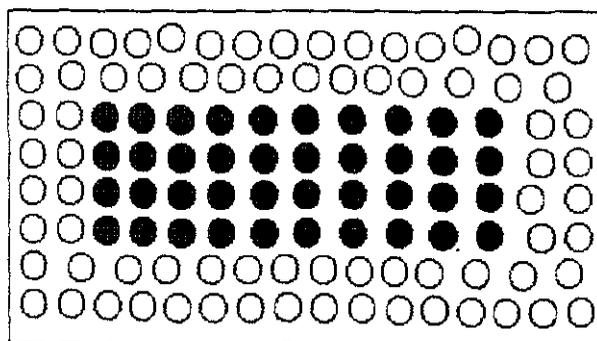


Figura 2. Esquema de una población experimental de *B. gracilis* de las seis establecidas en la Reserva Ecológica de "El Pedregal" en 1995. El rectángulo medía 2 x 1 m. Los círculos oscuros representan a las plantas focales en las que estuvieron centrada las mediciones (N = 40 plantas por población). Los círculos claros eran las plantas periféricas que servían para ajustar la proporción de sexos y la densidad de flores experimentales.

Dentro de la reserva del Pedregal se eligieron seis sitios experimentales y cada población fue asignada de manera aleatoria a uno de estos sitios. La distancia entre cada uno de los sitios, o entre cualquiera de estos y una población natural de *B. gracilis*, nunca fue menor a 500 m.

Dado que el diseño empleado en este experimento no tiene réplicas para los tratamientos, el efecto de la población podría estar confundido con el efecto del sitio en el cual se estableció cada una de las poblaciones. Con el objeto de reducir esta fuente de confusión, la ubicación de cada una de las seis poblaciones experimentales se cambió aleatoriamente a lo largo del periodo de estudio. Los cambios de ubicación se repitieron en dos ocasiones, así que cada población ocupó tres sitios distintos por un periodo de 10 días cada uno. Este diseño disminuyó la probabilidad de que los resultados fueran atribuibles a las características particulares de los sitios experimentales.

Todas las plantas de las seis poblaciones fueron marcadas en el primer nudo que produjo flores con una etiqueta de aluminio. Dado que en general se produce sólo una flor masculina y una femenina en cada nudo, fue posible seguir el destino de cada una de las flores de manera individual. Las plantas focales se censaron cada tercer día, registrando el número y posición de las flores femeninas y masculinas, así como el número de frutos producidos.

#### *Tasa de Visita de los Polinizadores*

La tasa de visita de los polinizadores se evaluó a partir de 12 censos de los visitantes florales en cada una de las seis poblaciones, cubriendo así el 24% del periodo de floración de 1995. Con el objeto de reducir el tiempo dedicado a los censos en un día dado, la mitad de las poblaciones eran censadas en un día y la otra mitad al siguiente. El orden en que se censaron las poblaciones se determinó al principio de cada día de manera aleatoria. En cada censo participaron dos observadores ubicados en los extremos opuestos de la población, de tal manera que pudieran observar todo el área ocupada por las plantas. Cada censo duró una hora, y para cada una de las plantas en cada población se anotó el número de visitas a las flores, el sexo de la flor visitada, y la especie del visitante floral. Estos datos se usaron para calcular la tasa de visita por flor en cada censo en cada una de las poblaciones experimentales ( $\# \text{ total de visitas} / \# \text{ total de flores}$ ), considerando tanto las visitas a las plantas focales como a las plantas periféricas.

### *Experimentos con polvos fluorescentes*

Con el objeto de evaluar el efecto de la proporción sexual, la densidad de flores, y el sexo de las flores, sobre el número de polinizadores que visitan una población, se realizaron experimentos con polvos fluorescentes. Estos polvos han sido ampliamente usados como análogos del polen ya que permiten determinar cuáles y cuántas flores son visitadas por los polinizadores (Kearns y Inouye 1993). Un insecto que visita una flor marcada deja un rastro de polvo fluorescente en cada una de las flores que visita después de esta, por lo que es posible tener una estimación del número de visitas que recibieron las flores de cada sexo en cada población.

En estos experimentos se utilizaron las seis poblaciones experimentales mas seis poblaciones naturales en las que se manipuló la proporción sexual y la densidad de flores. Cada una de las poblaciones naturales consistía en un parche de plantas al que se le añadían macetas con plantas de *B. gracilis* hasta ajustar la proporción sexual y la densidad de flores. La manipulación de las poblaciones naturales produjo una réplica para cada uno de los tratamientos descritos anteriormente.

En cada una de las 12 poblaciones se eligieron cuatro plantas de manera aleatoria, y en cada planta se eligió una flor masculina que fue marcada con un color determinado de polvo fluorescente. El polvo se aplicó temprano en la mañana cubriendo por completo el androceo de la flor. Durante la aplicación nos aseguramos de no derramar polvo sobre otras partes de la flor, o sobre otras flores.

Las poblaciones se visitaron durante las cuatro noches siguientes, y en cada noche se revisaron todas las flores abiertas con una lámpara de luz ultravioleta (Leuchtturm L85) en busca de marcas de polvo fluorescente. En cada censo se anotó el número total de flores que presentaron rastros de polvo fluorescente, así como la identidad de la planta y la posición de la flor. Con esto ultimo se evitó que una flor marcada con polvo fluorescente fuera contada más de una vez.

Al final del periodo de cuatro días se marcaron otras cuatro flores masculinas de cada población, utilizando un color diferente, y las flores anteriormente marcadas fueron removidas. Este procedimiento se repitió cuatro veces en cada población, por lo que se marcaron 192 flores masculinas de 48 plantas en 12 poblaciones.

### *Eficiencia en la Producción de Frutos*

La eficiencia en la producción de frutos (EPF) se estimó para cada una de las plantas focales de las seis poblaciones experimentales. La EPF de cada planta se definió como:

$$\# \text{ frutos maduros} / \# \text{ flores femeninas.}$$

## RESULTADOS

En la tabla 3 se muestran los valores promedio de la proporción sexual y de la densidad de flores mantenidos en las seis poblaciones experimentales a lo largo del estudio. En todos los casos la variación fue muy reducida, lo que indica que la manipulación fue apropiada y que las poblaciones conservaron las características del tratamiento asignado (la proporción sexual y la densidad de flores experimental).

Tabla 3. Promedio  $\pm$  1 intervalo de confianza al 0.05 de la variación temporal en la proporción de sexos y la densidad de flores en las poblaciones experimentales. 3:1= 0.75 (sesgado a las flores masculinas), 1:1= 0.5 (proporciones iguales) y 1:3= 0.25 (sesgado a las flores femeninas). Densidad alta (A) = 160 flores y densidad Baja (B) = 80 flores.

POBLACIÓN	Proporción Sexual	Densidad de Flores
A3:1	0.76 $\pm$ 0.0209	153 $\pm$ 6.18
A1:1	0.50 $\pm$ 0.0074	148 $\pm$ 7.49
A1:3	0.24 $\pm$ 0.0132	153 $\pm$ 3.74
B3:1	0.75 $\pm$ 0.0264	78 $\pm$ 5.20
B1:1	0.50 $\pm$ 0.0139	73 $\pm$ 4.24
B1:3	0.27 $\pm$ 0.0222	79 $\pm$ 2.39

### *Tasa de Visita de los Polinizadores*

Las flores de *B. gracilis* fueron visitadas por tres grupos de animales: abejas (*Apis mellifera* y varias especies de Halictidae), moscas (Syrphidae y una especie no identificada), y mariposas (varias especies de Lycaenidae). Aparentemente las abejas son los polinizadores más importantes de esta especie, ya que constituyen cerca del 88% de todas las visitas. *Apis mellifera* fue la única especie que se pudo identificar en el campo, y fue también el visitante más importante de las flores masculinas en las poblaciones experimentales. En contraste, los halictidos fueron los principales visitantes de las flores femeninas en todas las poblaciones, así como de las flores masculinas en la población B1:3 en la cual no se observó ninguna visita de *A. mellifera* (Fig. 3). Es probable, que los principales responsables del flujo de polen, así como de la polinización de las flores femeninas de esta especie, sean los halictidos.

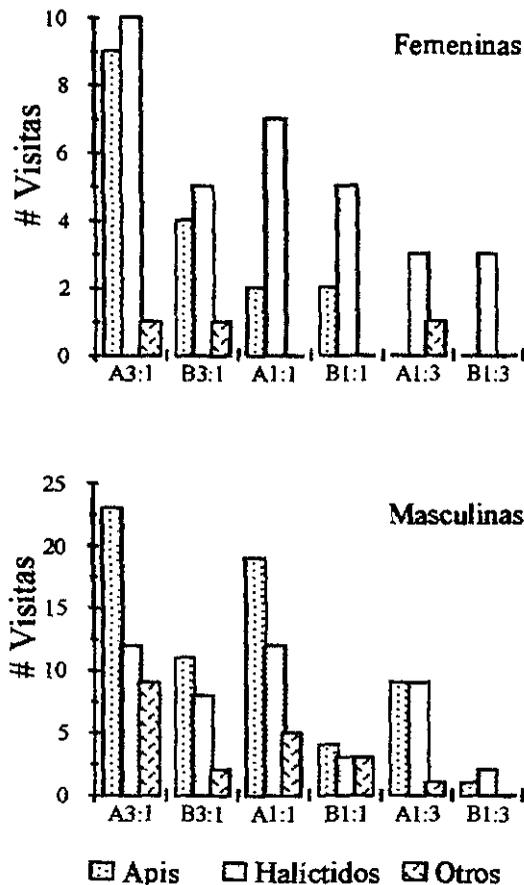


Figura 3. Visitantes de las flores femeninas y masculinas de *B. gracilis* registrados durante la floración de 1995 en cada población experimental. Las gráficas presentan diferente escala.

El efecto de la proporción sexual y de la densidad de flores sobre la tasa de visita por polinizadores se analizó con un modelo lineal generalizado (PROC GLM, SAS Inst. 1992). La variable de respuesta fue la tasa de visita por flor (# de visitas / # de flores) en cada día de censo en cada población experimental. En el cálculo de la tasa de visita sólo se incluyeron los datos de las abejas, ya que se consideró que estos fueron los polinizadores más importantes de *B. gracilis*. La tasa de visita fue transformada al arcoseno ( $\sqrt{\text{tasa de visita}}$ ) para cumplir con los requisitos de normalidad de los análisis (Steel y Torrie 1980). Las variables independientes incluidas en el modelo fueron la proporción sexual, la densidad de flores, el efecto lineal del grado de avance de la época de floración (tiempo), y los términos de interacción. El día del primer censo (septiembre 18, 1995) se definió como el día 1 y cada censo fue referido a esa fecha.

Un modelo saturado mostró que los términos de interacción no fueron significativos, por lo que fueron excluidos del análisis final. El modelo ajustado resultó altamente significativo y explicó 63.6% de la variación en las tasas de visita entre las poblaciones (Tabla 4). La pendiente que describe la relación entre el tiempo y la tasa de visita fue negativa, lo que significa que la tasa de visita disminuye conforme avanza la temporada de floración (Fig. 4). Asimismo, el análisis mostró que tanto la densidad de flores como la proporción sexual afectan de manera significativa la probabilidad que tiene una flor de ser visitada. La tasa de visita más alta ocurrió en las poblaciones que tuvieron un sesgo hacia las flores masculinas y una alta densidad. Esta tasa disminuyó proporcionalmente en las otras poblaciones, en función de la reducción en la densidad y la proporción de flores masculinas (Fig. 4). Finalmente, un análisis de contrastes (PROC GLM, SAS Inst. 1992) mostró que las dos densidades así como las tres proporciones difieren de manera significativa entre ellas.

Tabla 4. Análisis de varianza del modelo lineal ajustado a la tasa de visita total en cada población experimental. Se presentan las ecuaciones para cada población.  $r^2 = 0.636$ .

Fuente	g.l.	C.M.	F	P
Proporción	2	0.0671	26.91	0.0001
Densidad	1	0.0122	4.88	0.0300
Tiempo	1	0.1096	43.96	0.0001
Modelo	4	0.0666	26.70	0.0001
Error	61	0.0025		
A3:1		Y = 0.2760 - (0.01277*Tiempo)		
B3:1		Y = 0.2487 - (0.01277*Tiempo)		
A1:1		Y = 0.2260 - (0.01277*Tiempo)		
B1:1		Y = 0.1987 - (0.01277*Tiempo)		
A1:3		Y = 0.1656 - (0.01277*Tiempo)		
B1:3		Y = 0.1382 - (0.01277*Tiempo)		

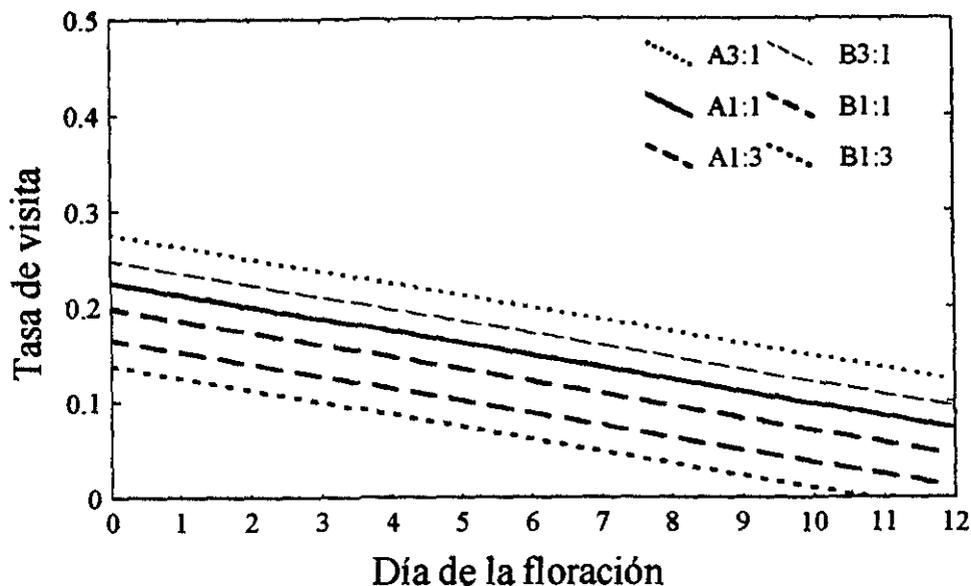


Figura 4. Modelo de regresión lineal ajustado a la tasa de visita por flor en cada población experimental de *B. gracilis*.

#### *Experimentos con polvos fluorescentes*

Los polvos fluorescentes fueron fácilmente visibles bajo la luz ultravioleta. El número total de visitas recibidas por las flores de las poblaciones experimentales y naturales se comparó por medio de una prueba de  $G$  (*log-likelihood ratio*, Zar 1984). Este análisis mostró que la distribución del número de visitas por población es independiente de si éstas fueron experimentales o naturales ( $G_{(4)} = 1.22$ ,  $P = 0.87$ ), por lo que los datos de ambos tipos de población (experimentales y naturales) se combinaron para su análisis.

Para determinar el efecto de la proporción de sexos y de la densidad de flores sobre el número de visitas que reciben las flores masculinas y femeninas en cada población, se empleó un análisis de bondad de ajuste (Prueba de  $\chi^2$ ). El número esperado de flores femeninas con evidencia de polvo fluorescente ( $N_{FM}$ ) de una población dada se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$N_{FM} = \Psi * \Phi * N_V$$

donde:

$\Psi$  = la probabilidad de que una flor masculina marcada con polvo fluorescente sea visitada por los polinizadores ( $4 / N_T$ ). La constante 4 se usó porque ese fue el número de flores en las que se aplicaron polvos fluorescentes,  $N_T$  = número de flores por población.

$\Phi$  = la probabilidad de que una flor femenina sea visitada por los polinizadores ( $N_F / N_T$ ),  $N_F$  = número de flores femeninas por población.

$N_V$  = número total de visitas

Esta fórmula calcula la probabilidad condicional de que una flor femenina sea visitada después de que un polinizador visitó una flor masculina marcada con polvo fluorescente ( $\Psi * \Phi$ ), y la multiplica por el número total de visitas ( $N_V$ ) para producir los valores esperados. Por otra parte, los valores esperados del número de flores masculinas visitadas (con presencia de polvo fluorescente) en cada población, se calcularon de manera similar a la descrita anteriormente. En este caso el valor de  $\Phi$  se calculó como:  $(N_M / N_T)$ ,  $N_M$  = número de flores masculinas por población.

En la figura 6 se muestran los valores observados y esperados del número de visitas de polinizadores a cada una de las poblaciones estudiadas. La proporción sexual tuvo un efecto marcado y significativo sobre las visitas a las flores femeninas. El patrón de visitas a estas flores fue exactamente opuesto a lo que se esperaría en función de su abundancia relativa (Fig. 5). El número de visitas a las flores femeninas aumentó de manera proporcional a la abundancia relativa de flores masculinas, lo que sugiere que las flores femeninas están sujetas a selección dependiente de la frecuencia negativa. Este patrón fue similar y significativo en los dos niveles de densidad usados ( $\chi^2_{(4)} = 19.4$ ,  $P < 0.0001$ ; y  $\chi^2_{(4)} = 24.6$ ,  $P < 0.00001$ , para alta y baja densidad respectivamente). Asimismo, la densidad tuvo un efecto marcado sobre el número de visitas. Un análisis pareado en el que se comparó el número de visitas entre las poblaciones de alta y baja densidad para cada una de las proporciones sexuales, mostró que las poblaciones de alta densidad tuvieron más visitas independientemente de su proporción sexual ( $t_{(2)} = 3.56$ ,  $P = 0.035$ ).

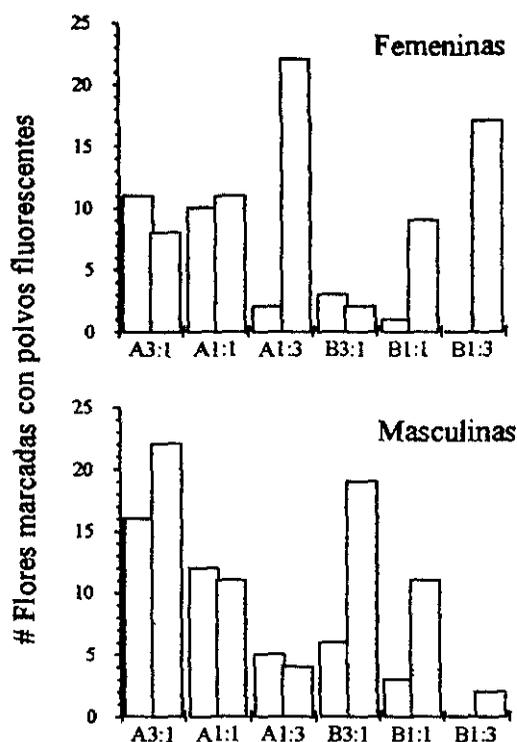


Figura 5. Visitas observadas (barras claras) y esperadas (barras oscuras) en las flores femeninas y masculinas de *B. gracilis* en cada población experimental. Ver en el texto para el cálculo de las visitas esperadas.

Al revés de lo que ocurrió con las flores femeninas, las flores masculinas de las poblaciones de alta densidad fueron visitadas en función de su abundancia relativa ( $\chi^2_{(4)} = 1.97$ ,  $P = 0.37$ ). En contraste, estas flores fueron visitadas en una frecuencia menor a lo esperado en las poblaciones de baja densidad, e incluso, en la población B1:3 no se observó ninguna visita (Fig. 5,  $\chi^2_{(4)} = 16.7$ ,  $P = 0.0002$ ). Asimismo, la densidad también tuvo un efecto significativo sobre el número de visitas, tal como lo muestra un análisis de t pareado ( $t_{(2)} = 6.41$ ,  $P = 0.011$ ).

### *Eficiencia en La Producción de Frutos*

El efecto de la proporción sexual y la densidad de flores sobre el éxito reproductivo femenino se analizó por medio de un análisis de varianza de dos vías para diseños sin réplicas (Milliken y Johnson 1989; ver Apéndice I). La variable de respuesta en este modelo fue la eficiencia en la producción de frutos por planta ( $EPF = \# \text{ frutos} / \# \text{ flores femeninas}$ ) la cual se transformó al arcoseno ( $\sqrt{EPF}$ ) para cumplir con los requisitos de normalidad del análisis de varianza (Steel y Torrie 1980).

El modelo ajustado explicó 7.3% de la variación en el éxito reproductivo de las plantas, y mostró que tanto la proporción sexual como la densidad de flores tuvieron un efecto significativo (Tabla 5). En contraste, el término de interacción no difirió significativamente de cero, lo que significa que el efecto de la proporción sexual es independiente del efecto de la densidad de flores (Tabla 5).

Tabla 5. Análisis de varianza de dos vías (suma de cuadrados tipo III) de la proporción de sexos y la densidad de flores con la eficiencia en la producción de frutos (calculado por planta en cada población).  $r^2 = 0.073$ .

FUENTE	g.l.	S.C. (tipo III)	C.M.	F	P
Proporción Sexual (PS)	2	3.25949	1.62974	6.69	0.0015
Densidad (DE)	1	1.16516	1.16516	4.78	0.0297
PS x DE	1	0.22692	0.11346	0.47	0.6283
Total	5	4.5899	0.91799	3.77	0.0027
Error	241	58.7333	0.24371		

La EPF en la población A3:1 fue significativamente mayor que la del resto de las poblaciones (Fig. 6). De hecho, la EPF de esta población fue dos veces más alta que la de cualquier población sesgada hacia las flores femeninas, y por lo menos 1.4 veces más alta que la de cualquier otra población experimental (Fig. 6). En contraste, la menor eficiencia en la producción de frutos se observó en la población B1:3, es decir la que tuvo una proporción sexual sesgada a la hembras y baja densidad de flores. El resto de las poblaciones tuvieron valores de EPF que fueron intermedios entre esos dos extremos (c.f., Fig. 6).

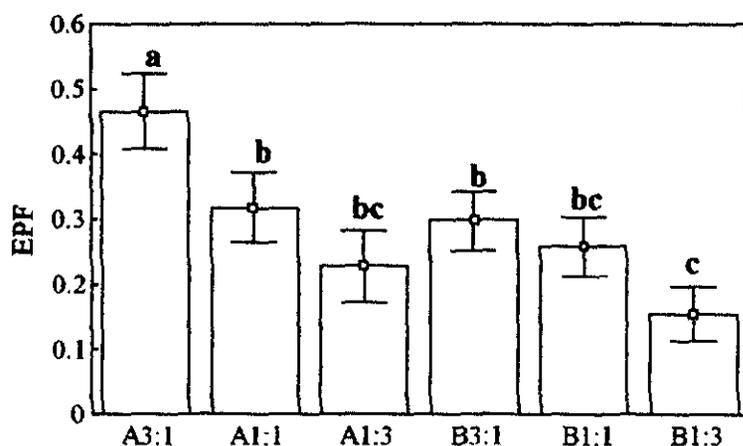


Figura 6. Eficiencia promedio ( $\pm$  error estándar) en la producción de frutos por planta (EPF = # frutos / # flores femeninas) en las poblaciones experimentales de *B. gracilis*. Las letras similares señalan que no se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones. Las comparaciones se realizaron con el procedimiento de mínimos cuadrados (LSMEANS, SAS Inst. 1992).

Por último, con el objeto de explorar la relación entre la probabilidad de visita y la probabilidad de producir frutos de las flores femeninas, se realizó un análisis de contingencia (G-test, *log-likelihood ratio*, Zar 1984) en el que se evaluó la relación entre estos dos componentes de la adecuación de *B. gracilis*. El análisis mostró que las flores que fueron visitadas por los polinizadores tuvieron una mayor probabilidad de producir un fruto ( $G^2 = 13.1$ ,  $\chi^2 = 26.2$ ,  $P < 0.0001$ ; Tabla 6). Sin embargo, el hecho de que una flor sea visitada sólo explica el 9% de la variación en la producción de frutos (la  $r^2$  se calculó como el cociente: - loglikelihood del modelo / - loglikelihood de la varianza total; JMP 1995).

Tabla 6. Análisis de contingencia que evalúa la relación entre las visitas de los polinizadores y la probabilidad de producir un fruto en las flores femeninas de *B. gracilis*.

Frutos	Visitadas		Total
	SI	NO	
SI	26 (11.6)	38 (52.4)	64
NO	19 (33.4)	165 (150.6)	184
Total	45	203	248

## DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo corroboran los hallazgos encontrados en el estudio de las poblaciones naturales (cf. Cap. 1). La variación en la proporción sexual y en la densidad de flores producida en las poblaciones experimentales influyó de manera significativa sobre la probabilidad de visita a las flores y sobre el éxito reproductivo femenino. El efecto de la proporción sexual, y por lo tanto de la selección dependiente de la frecuencia (SDF), fue más intenso que el de la selección denso-dependiente (DD). Esto fue evidente para los dos componentes de adecuación evaluados en este estudio: la tasa de visita por polinizadores y el éxito en la producción de frutos.

El incremento en densidad generado por la adición de una flor produjo un aumento en la tasa de visita de 0.00038 visitas/flor, mientras que la probabilidad de producir un fruto aumentó en 0.001 frutos/flor. En contraste, el aumento en la proporción de flores masculinas generado por la adición de una flor masculina, produjo un incremento de 0.0014 visitas/flor y de 0.0024 frutos/flor (estos valores se calcularon a partir del cambio (pendiente) en la tasa de visita, o la eficiencia en la producción de frutos, que se produce al comparar los valores extremos de densidad o frecuencia de flores masculinas). Por lo tanto, el efecto de la SDF que actuó sobre la tasa de visita fue 3.7 más intenso que el de la DD, mientras que el efecto sobre la eficiencia en la producción de frutos fue 2.4 mayor.

Este resultado indica que la SDF es probablemente la principal fuerza selectiva que opera sobre el éxito reproductivo de *B. gracilis*. De hecho, la mayoría de los estudios en los que se ha analizado el efecto de la SDF sobre la adecuación de las plantas han encontrado evidencia de la presencia de este tipo de selección (69%,  $N = 13$ ; ver Apéndice II). Sólo en un número reducido de estos estudios se intentó analizar el efecto conjunto de la SDF y la DD (Silvertown 1992, Pannell 1997, Smithson y MacNair 1997, Bennington y Stratton 1998). El análisis de estos trabajos no mostró ningún patrón ya que sus resultados son muy variables. No obstante, es probable que esto se deba al reducido tamaño de muestra.

En el caso particular de *B. gracilis* encontramos que la SDF y la DD operan de manera simultánea. Sin embargo, la interacción entre los dos tipos de selección no fue significativa lo que indica que sus efectos se manifiestan de manera aditiva. Es decir, las desventajas asociadas con una baja proporción de flores masculinas fueron amortiguadas por una alta densidad. También fue cierto que en una población con baja densidad, la frecuencia de visitas y la probabilidad de producir frutos son más altas si la proporción sexual está sesgada hacia las flores masculinas. Además, como ya dijimos, el efecto de la SDF fue más intenso que el de la DD.

Por otra parte es interesante notar que los efectos de la SDF y de la DD se manifestaron principalmente sobre la conducta de los polinizadores y, en consecuencia, sobre la probabilidad de las flores de donar y recibir polen. La SDF y la DD explicaron 63% de la variación en las tasas de visita, en contraste estos factores sólo explicaron el 7% de la variación en la eficiencia en la producción de frutos. Este resultado indica que la SDF y la DD operan directa e intensamente sobre la atracción de los polinizadores hacia las flores. Además, si el éxito en la producción de frutos depende de que las flores hayan sido visitadas al menos una vez, entonces esto podría explicar la relación, indirecta, de la SDF y la DD con la probabilidad de producir un fruto. Esta relación, aunque significativa, explicó una proporción relativamente baja de la variación en la producción de frutos. En nuestra opinión este es un resultado predecible, ya que la probabilidad de que una flor fecundada produzca un fruto maduro depende de una gran cantidad de factores (i.e., la intensidad de la polinización (Schemske 1980, Bierzychudek 1981, Bertin 1982, 1990; Winsor *et al.* 1982, Campbell y Halama 1993, Byers 1995); la identidad del donador de polen, (Bertin 1982, 1990; Stephenson 1981, Lee 1988); la posición del fruto en la planta o en la inflorescencia, (Stephenson y Winsor 1986, Rocha y Stephenson 1990, Rigney *et al.* 1993, Hamilton y Mitchel-Olds 1994); y la cantidad de recursos disponibles para la reproducción (Lee 1988)).

Los experimentos con polvos fluorescentes también apoyan la interpretación de que los dos tipos de selección estudiados operaron directamente sobre los polinizadores. Los resultados de estos experimentos mostraron que la frecuencia de visitas por polinizadores a las flores femeninas depende fuertemente de la proporción sexual de la población, y en menor medida, de la densidad. Por su parte, las visitas a las flores masculinas mostraron una fuerte dependencia de la densidad de la población. Estos resultados concuerdan con los obtenidos a partir de los censos directos de los polinizadores, e indican que tanto la SDF como la DD se manifestaron a través de su efecto sobre la conducta de los polinizadores. En nuestra opinión la explicación de este fenómeno está relacionada con las condiciones que producen una alta cantidad de recompensa para los polinizadores. Obviamente, son las proporciones sexuales sesgadas a la función masculina y las densidades altas las que generan la mayor cantidad de recompensa en una población, y por lo tanto, estas son las poblaciones más redituables para los polinizadores.

También es posible que en este mismo fenómeno se encuentre la explicación de porqué, en el caso particular de *B. gracilis*, la SDF es más importante que la DD. Dado que los polinizadores de *B. gracilis* forrajean en busca de polen, esperaríamos que los polinizadores fueran más sensibles a las variaciones en la calidad de las flores (la proporción de flores con recompensa vs. sin recompensa) que a

la variación en el número total de flores (la densidad). Obviamente, en términos de los intereses de un polinizador las únicas flores importantes son las masculinas. Por esta razón, las poblaciones compuestas mayoritariamente por flores femeninas, aún en densidades muy altas, deberían ser muy poco atractivas para los polinizadores. En consecuencia, la selección natural debería favorecer a aquellos polinizadores que discriminaran a los parches con una baja proporción de flores masculinas.

La evidencia disponible apoya a la sugerencia anterior. Los visitantes florales de las especies polinizadas por engaño presentan una marcada preferencia hacia las flores con recompensa, y la evidencia sugiere que los polinizadores mejoran su habilidad para distinguir entre las flores con y sin recompensa con la experiencia (Ågren *et al.* 1986, Dukas 1987). Lo anterior concuerda con el hecho de que estas especies usualmente presentan un sesgo hacia el sexo con recompensa, independientemente de la cantidad total de flores en la población, por lo menos en algún momento de la floración (Bawa 1977, 1980; Ågren *et al.* 1986, Dukas 1987, Ågren y Schemske 1991, Schemske *et al.* 1996, Le Corff *et al.* 1998).

En resumen, los resultados de este capítulo indican que la SDF y la DD son determinantes para el éxito reproductivo de *B. gracilis*. Este efecto se manifestó de manera directa en la cantidad de recompensa que ofrece una población, y por lo tanto sobre la conducta de los polinizadores, y de manera indirecta sobre la probabilidad de producir frutos. Estos resultados, junto con los de los otros estudios que han evaluado la presencia e intensidad de la SDF y de la DD, sugieren que una gran variedad de fenómenos biológicos está sujeto a regímenes complejos de selección, tanto en plantas (ver Apéndice II), como en animales (i.e., Gross 1985, Conover y van Voorhees 1990, Eadie y Fryxell 1992, Benkman 1996, Raymond *et al.* 1998).

LITERATURA CITADA

- Ackerman, J.D., Meléndez-Ackerman, E.J. and Salguero-Faria, J. 1998. Variation in pollinator abundance and selection on fragrance phenotypes in an epiphytic orchid. *Am. J. Bot.* 84:1383-1390.
- Ågren, J. and D. W. Schemske, 1991. Pollination by deceit in a neotropical monoecious herb, *Begonia involucrata*. *Biotropica* 23:235-241.
- Ågren, J. and Ericson, L. 1996. Population structure and morph-specific fitness differences in tristylous *Lythrum salicaria*. *Evolution* 5:126-139.
- Allison, T. D. 1990. Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* 71:516-522.
- Augspurger, C. K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34:475-488.
- Bawa, K.S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31:52-63.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:15-40.
- Bell, G. 1985. On the function of the flowers. *Proc. R. Soc. London B* 224: 223-265.
- Benkman C.W. 1996. Are the ratios of bill crossing morphs in crossbills the result of frequency-dependent selection? *Evol. Ecol.* 10:119-126.
- Bennington, C.C. and D.A. Stratton. 1998. Field tests of density-and frequency-dependent selection in *Erigeron annuus* (Compositae). *Am. J. Bot.* 85:540-545.
- Bertin, R.I. 1982. Paternity and fruit production in trumpet creeper (*Campsis radicans*). *Am. Nat.* 119: 694-709.
- Bertin E.I. 1990. Effects of pollination intensity in *Campsis radicans*. *Am. J. Bot.* 77:178-187.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* 117:838-840.
- Campbell, D.R. and K.J. Halama. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology* 74:1043-1051.
- Clarke, C.A., P.M. Sheppard, and I.W.B. Thornton. 1968. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon*. *Phil. Trans. R. Soc. Lon. B*:254:37-89.
- Conover, D.O. and D.A. van Voorhees. 1990. Evolution of a balanced sex ratio by frequency-dependent selection in a fish. *Science* 250:1556-1558.
- Cresswell, J.E. and C. Galen. 1991. Frequency-dependent selection and adaptive surfaces for floral character combinations: the pollination of *Polemonium viscosum*. *Am. Nat.* 138:1342-1353.
- Chaboudez, P. and J.J. Burdon. 1995. Frequency-dependent selection in a wild plant-pathogen system. *Oecologia* 102:490-493.
- Domínguez, C.A. and R. Dirzo 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evol. Ecol.* 9:204-216.
- Dukas, R. 1987. Foraging behavior of three bee species in a natural mimicry system: Female flowers which mimic male flowers in *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae). *Oecologia* (Berlin), 74:253-263.

- Eadie, J.M. y J.M. Fryxell. 1992. Density dependence, frequency dependence, and alternative nesting strategies in goldeneyes. *Am. Nat.* 140:621-641.
- Epperson, B.K. and Clegg, M.T. 1987. Frequency-dependent variation for outcrossing rate among flower-color morphs of *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 41:1302-1311.
- Feinsinger, P., H.M. Tiebout III, and B.E. Young. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72:1953-1963.
- Fisher R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Fritz, A.L. and L.A. Nilsson, 1994. How pollinator-mediated mating varies with population size in plants. *Oecologia* 100:451-462.
- Gross, M.R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313:47-48.
- Hamilton, M.B. and T. Mitchell-Olds. 1994. The mating system and relative performance of selfed and outcrossed progeny in *Arabidopsis fecunda* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 81:1252-1256.
- JMP. 1995. *Statistics and Graphic Guide*, versión 3.1. SAS Institute Inc. Cary NC, USA.
- Kunin, W.E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology* 74:2145-2160.
- Le Corff, J., J. Ågren, and D.W. Schemske. 1998. Floral display, pollinator discrimination, and female reproductive success in two monoecious *Begonia* species. *Ecology* 79:1610-1619.
- Lee, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. Pp. 179-202, in J. Lovett Doust and L. Lovett Doust (eds.), *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, New York.
- Little, R.J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. Pp. 294-309, en: C.E. Jones and R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- McCauley, D.E. and M.T. Brock. 1998. Frequency-dependent fitness in *Silene vulgaris*, a gynodioecious plant. *Evolution* 52: 30-36.
- Milliken, G.A. and D.E. Johnson. 1989. *Analysis of Messy Data. Vol. 2. Non Replicated Experiments*. Van Nostrand Reinhold. New York.
- Pannell, J.R. 1997. Variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. *J. Ecol.* 8:57-69.
- Parker, G.A. 1984. Evolutionary Stable Strategies. Pp. 30-61, en: J.R. Krebs and N.B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology*. 2a ed. Sinauer Associated.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:523-75.
- Raymond, M., D. Pontier, A-B. Dufourd, and A.P. Møller. 1998. Frequency-dependent maintenance of left handedness in humans. *Proc. R. Soc. London B* 263:1627-1633.
- Rigney, L.P., J.D. Thomson, M.B. Cruzan, and J. Brunet. 1993. Differential success of pollen donors in a self-compatible lily. *Evolution* 47:915-924.

- Rocha, O.J. and A.G. Stephenson. 1990. Effect of ovule position on seed production, seed mass, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). *Am. J. Bot.* 77: 1320-1329.
- Ronsheim, M.L. 1996. Evidence against a frequency-dependent advantage for sexual reproduction in *Allium vineale*. *Am. Nat.* 147:718-734.
- SAS Institute Inc. 1992. SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition, Cary, NC.
- Schemske, D.E. 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34:489-493.
- Schemske, D.W. y J. Ågren. 1995. Deceit pollination and selection on female flowers size in *Begonia involucrata*: an experimental approach. *Evolution* 49:207-214.
- Schemske, D.W., J Ågren and J. Le Corff. 1996. Deceit pollination in the monoecious, neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). Pp 292-318, en: D.G. Lloyd and S.C.H. Barrett (eds.) *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants*. Chapman and Hall, New York.
- Silander, J.A.J. 1978. Density-dependent control of reproductive success in *Cassia biflora*. *Biotropica* 10:292-296.
- Silvertown, J. 1992. An experimental test of frequency-dependent fitness in mixtures of the two seed morphs of *Spergula arvensis*. *Acta Oecologica* 13:627-634.
- Smithson, A. and Macnair, M.R. 1997a. Density-dependent and frequency-dependent selection by bumblebees *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera:Apidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 60:401-417.
- Smithson, A. and Macnair, M.R. 1997b. Negative frequency-dependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards. *Evolution* 51:715-723.
- Steel, R.G.D. and J.H. Torrie. 1980. *Principles and Procedures of Statistics. A Biometrical Approach*. 2a ed. McGraw-Hill, Singapore.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279.
- Stephenson, A.G. and J.A. Winsor. 1986. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* 40:453-458.
- Tukey, J.W. 1949. One degree of freedom for non-additivity. *Biometrics* 5:232-242.
- Willson, M.F. and J. Ågren. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55:23-29.
- Winsor, J.A., L.E. Davis and A.G. Stephenson. 1987. The relationship between pollen load and fruit maturation and the effect of pollen load on offspring vigor in *Cucurbita pepo*. *Am. Nat.* 129:643-656.
- Ydenberg, R. and P. Schmid-Hempel. 1994. Modeling social insect foraging. *Trends Ecol. Evol.* 9:491-493.
- Zar, J. 1984. *Biostatistical Analyses*. 2a ed. Prentice Hall, New Jersey.

## APÉNDICE I

Dado que el diseño empleado para evaluar el efecto de la proporción sexual y la densidad de flores sobre el éxito reproductivo femenino tiene una sola réplica independiente por tratamiento, fue necesario usar el método propuesto por Tukey (1949, en Milliken y Johnson (1989)) para análisis de varianza sin réplicas. El problema con este tipo de diseños es que no es posible estimar si la varianza entre las plantas de una población es o no mayor que la varianza entre poblaciones sujetas al mismo tratamiento (réplicas). Por lo tanto, el efecto del tratamiento está confundido con el de la unidad experimental (el sitio de establecimiento de cada población en este caso particular). La única forma de estimar esta varianza, y por lo tanto validar los resultados de este tipo de diseño, es mostrando que el término de interacción no es significativo. Si esto es cierto, la varianza entre réplicas del mismo tratamiento puede estimarse comparando las celdas que tienen el mismo nivel de un tratamiento dado (Milliken y Johnson 1989). En el caso de este trabajo, esto equivaldría a calcular la varianza que hay entre las poblaciones que tienen la misma proporción sexual pero difieren en densidad. Obviamente, lo mismo puede hacerse para cada uno de los niveles de ambos tratamientos (proporción sexual y densidad de flores).

La significancia del término de interacción fue evaluada por medio del método propuesto por Tukey (1949, en Milliken y Johnson 1989), el cual se basa en la comparación de la suma de cuadrados residual que resulta de ajustar el término de interacción versus la suma de cuadrados total (Milliken y Johnson (1989) ofrecen una descripción detallada de este método).

APÉNDICE II

Fenotipos / Genotipos	Medida de adecuación	Dependencia de la frecuencia?	Dependencia de la densidad?	Fuente
Flores blancas, azules y rosas	Visitas	SI (+) (flores blancas)	---	Epperson y Clegg 1987
Tamaño de la corola y de la recompensa (néctar)	Visitas	SI (+) (ambos)	---	Cresswell y Galen 1991
Semillas papiladas y lisas	Germinación, sobrevivencia, y fecundidad	NO	SI	Silvertown 1992
Clones	Resistencia a la infección por patógenos	SI (-) (los más comunes)	---	Chaboudez y Burdon 1995
Plantas sincrónicas y no sincrónicas	Producción de frutos	SI (+) (plantas sincrónicas)	---	Domínguez y Dirzo 1995
Flores con estilos largos, medianos y cortos	Producción de semillas	NO	---	Ågren y Ericson 1996
Plantas con reproducción sexual y asexual	Sobrevivencia	SI (+) (rep. asexual)	---	Ronshein 1996
Orquídeas con aroma y sin aroma	Remoción de polinia y producción de frutos	NO	---	Ackerman <i>et al</i> 1997
Flores masculinas y hermafroditas	Asignación	SI (-) (flores masculinas)	SI (-) (ambos)	Pannell 1997
Flores (artificiales) azules y amarillas	Visitas	SI (+) (flores azules)	NO	Smithson y MacNair 1997a
Flores (artificiales) con y sin néctar	Visitas	SI (-) (flores sin néctar)	---	Smithson y MacNair 1997b
12 Genotipos	# flores	NO	SI (débil)	Bennington y Stratton 1998
Flores hermafroditas y femeninas	Producción de frutos y semillas, y # semillas/ # hermafroditas	SI Prod. semillas (+) Prod. frutos (-) # semillas/ # hermafroditas (-)	---	McCauley y Brock 1998

## CAPÍTULO TRES

### LA IMPORTANCIA DE LA SIMILITUD FLORAL EN LA POLINIZACIÓN POR ENGAÑO: EL CASO DE *BEGONIA GRACILIS*.

#### INTRODUCCIÓN

La polinización por engaño que se ha descrito para especies con flores unisexuales en las cuales sólo las flores masculinas producen recompensas, ha sido catalogada como un fenómeno de mimetismo intersexual (Little 1983). En teoría, este tipo de polinización es similar a un mimetismo Batesiano y está integrado por un modelo, un mimeta y un operador (Little 1983). En la polinización por engaño, las flores masculinas constituyen el modelo del sistema, ya que son las únicas que producen recompensas para los polinizadores. Las flores femeninas, que no producen recompensas, dependen de su parecido con las flores masculinas para ser visitadas y polinizadas por los visitantes florales; estos últimos son los operadores, ya que son los receptores de las señales producidas por ambos tipos de flor y los responsables de su éxito reproductivo.

La selección natural debería favorecer a aquellas plantas cuyas flores femeninas se parecieran más a las flores masculinas. Las flores femeninas que mejor imitaran los atributos de las flores masculinas tendrían ventajas que se expresarían como una mayor tasa de visitas por los polinizadores y, por lo tanto, un mayor éxito reproductivo (Little 1983, Willson y Ågren 1989, Ågren y Schemske 1991, Schemske y Ågren 1995). Este parecido debería estar basado en los atributos de las flores que son utilizados por los polinizadores para determinar la cantidad y/o la calidad de las recompensas (similitud funcional, *sensu* Little 1983). Por ejemplo, se ha demostrado que atributos florales como el tamaño, el color, el olor, la simetría, etc., son usados por los polinizadores durante su forrajeo (Bawa 1980, Dukas 1987, Dukas y Real 1993, Gonzalez *et al.* 1995, Møller 1995).

El engaño a los polinizadores por parte de las flores femeninas podría ocurrir de dos maneras. Las flores femeninas podrían imitar los atributos de las flores masculinas que los polinizadores encuentran más frecuentemente. Es decir, las flores femeninas más parecidas al fenotipo masculino promedio tendrían mayores probabilidades de ser visitadas por los polinizadores. Esto resultaría en selección estabilizadora sobre los caracteres florales femeninos, produciendo un fenotipo femenino óptimo, el cual sería similar al fenotipo promedio de las flores masculinas (Ågren y Schemske 1991).

Las flores femeninas también podrían engañar a los polinizadores aprovechando la relación que existe entre las señales y las recompensas. Por ejemplo, si el tamaño de las flores masculinas está relacionado con la cantidad de recompensa, las flores femeninas de gran tamaño podrían ser

favorecidas por los polinizadores. En este caso, las flores femeninas con mayor éxito reproductivo serían las más grandes y no las que tuvieran un tamaño similar al del promedio de las flores masculinas. Esto produciría selección direccional sobre los caracteres florales femeninos que son homólogos o análogos a aquellos que son usados por los polinizadores como indicadores de la cantidad de recompensa presente en las flores masculinas (Ågren y Schemske 1991).

Dado que las flores hermafroditas constituyen el tipo ancestral de las angiospermas, y por lo tanto existe una alta homología entre las flores femeninas y masculinas de una misma especie, algunos autores han señalado que la similitud floral no es suficiente evidencia de que ésta haya evolucionado en respuesta a las presiones ejercidas por la polinización por engaño (Baker 1976, Willson y Ågren 1989). Por esta razón, es necesario determinar que el parecido entre las flores no es simplemente una consecuencia de que las flores comparten el mismo patrón de desarrollo, sino que la similitud se originó, o se mantiene, porque favorece la polinización de las flores sin recompensa. Es decir, porque la similitud funciona como una adaptación.

En consecuencia, si la similitud floral es el resultado de la selección natural actuando en favor del mimetismo entre las flores, esperaríamos: 1) que la similitud fuera más acentuada en aquellos atributos que usan los polinizadores para elegir a las flores (similitud funcional, Little 1983); 2) que la variación en estos atributos reflejara la variación en la cantidad o la calidad de la recompensa ofrecida por las flores masculinas; 3) que la variación en los atributos de ambos tipos de flor estuviera asociada con la probabilidad de ser visitadas por los polinizadores y, en el caso de las flores femeninas, con la producción de frutos.

De acuerdo con lo anterior, el objetivo de este estudio fue determinar la importancia de la similitud floral en *Begonia gracilis*, una especie aparentemente polinizada por engaño. Esto se hizo poniendo a prueba cada una de las predicciones establecidas anteriormente.

## MÉTODOS

Si la polinización por engaño realmente funciona como un mimetismo Batesiano intersexual, entonces su funcionamiento dependería de la similitud entre las flores masculinas y femeninas, de la cantidad de recompensa producida por cada flor masculina y del número de flores masculinas, y de la capacidad de los polinizadores para discriminar entre los dos tipos de flor. Supuestamente, la variación en estos atributos debería influir sobre la probabilidad de visita de los polinizadores y, en el caso de las flores femeninas, la probabilidad de producir un fruto.

Con el objeto de establecer estas relaciones, en este capítulo se estimaron: 1) el tamaño y la forma de las flores; 2) la producción de recompensas por flor; 3) la probabilidad de visita por flor; y 4) el éxito reproductivo de las flores femeninas.

Para estimar el tamaño y la forma de las flores femeninas y masculinas, se eligieron 240 plantas repartidas en seis poblaciones experimentales que se establecieron en la Reserva de "El Pedregal" para evaluar los efectos de la proporción sexual y la densidad de flores (ver Cap. Dos). Dado que en el Cap. Dos se demostró que la selección dependiente de la frecuencia (SDF) juega un papel preponderante sobre la tasa de visita por polinizadores y sobre el éxito reproductivo de *B. gracilis*, se consideró que la mejor manera de evaluar el efecto de la variación en la forma y el tamaño de las flores era en una situación donde la proporción sexual y la densidad de flores estuvieran controladas (i.e. constantes, ver Cap. Dos). Las flores de estas plantas fueron filmadas en el campo con una cámara de video portátil (Sony CCD-TR750). En todos los casos se verificó que la corola de la flor estuviera totalmente extendida, que el plano frontal de la flor quedara paralelo a la lente de la cámara, y que la imagen incluyera una escala de un centímetro como referencia. Posteriormente, las imágenes fueron digitalizadas y medidas por medio del programa MorphoSys (Meachan y Duncan 1990, versión 1.26). Las mediciones se hicieron a partir de las imágenes amplificadas de las flores (~ 15x), y esta amplificación fue manipulada para ajustar la resolución del programa (un pixel) a 0.01 cm. La precisión de este método fue evaluada midiendo 48 piezas de papel de dimensiones conocidas. La diferencia entre la estimación promedio y el valor real fue de 0.03 cm (EE = 0.009). Adicionalmente, la repetibilidad de este método fue estimada a través de la comparación de dos medidas consecutivas independientes realizadas en las mismas piezas de papel (N = 48). La diferencia promedio de cada par de mediciones fue de 0.002 cm (EE = 0.007), y este valor no difiere estadísticamente de cero ( $t = 0.33$ ,  $P > 0.5$ ). De esta manera, existe la confianza de que el método es preciso y repetible.

En cada imagen se marcaron un total de 26 *landmarks* para las flores femeninas y 21 para las flores masculinas (Fig. 1). Los *landmarks* señalan puntos homólogos entre diferentes especímenes, por lo que es posible medir los cambios en la forma entre especímenes a partir de los desplazamientos de los *landmarks* (Bookstein 1990). Se filmaron y digitalizaron un total de 286 flores femeninas y 714 masculinas.

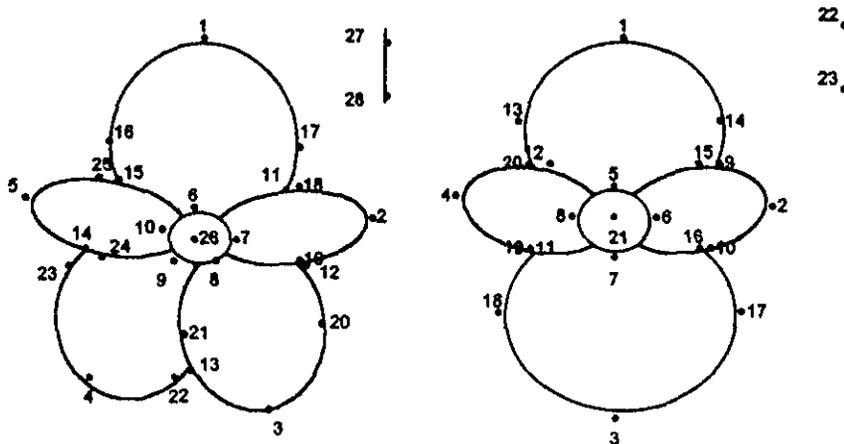


Figura 1. Landmarks marcados en las flores femeninas y masculinas de *Begonia gracilis* para la estimación del tamaño y la forma de las flores. Los dos últimos puntos en cada flor señalan la escala de un centímetro.

A partir de los *landmarks* se obtuvo el largo y ancho de cada uno de los tépalos y el diámetro de los órganos reproductivos (andróceo o estigmas) por flor. Para cada flor se calculó el área de cada tépalo con la fórmula de una elipse ( $\pi ab$ ). El área total de la corola por flor se calculó como la suma del área de cada uno de los tépalos. El área de los órganos reproductivos por flor se calculó con la fórmula de un círculo ( $\pi r^2$ ).

Para determinar la forma de las flores se utilizó el programa de Deformaciones Relativas (*Relative Warps*) de Rohlf y Bookstein (1996). El procedimiento calcula una configuración promedio (figura consenso) a partir de la posición relativa de los *landmarks* marcados en los especímenes. Esta figura consenso sirve como la configuración de referencia para analizar las desviaciones de los *landmarks* de cada espécimen mediante una función desarrollada por Bookstein (1991). La función está basada en una analogía física, ya que calcula cuál sería la magnitud de la fuerza que debería aplicarse en cada uno de los *landmarks* de una lámina infinitamente delgada, para deformarla desde la figura consenso hasta llegar a la conformación del espécimen (flor) en cuestión. Las desviaciones de la forma de cada espécimen con relación a la figura consenso pueden ser uniformes o no uniformes. Los cambios uniformes deforman la estructura de manera igual en puntos opuestos, por lo que la energía de deformación es cero. Los cambios no uniformes deforman la estructura de manera desigual en diferentes puntos, y la fuerza de la deformación es diferente a cero. Las deformaciones uniformes se resumen en los *scores* obtenidos mediante un análisis similar al de componentes principales (*Principal Warps*). La parte no uniforme se analiza independientemente en una segunda rotación de ejes (*Relative*

*Warps*), y las primeras deformaciones relativas contienen la mayor parte de la variación no uniforme de la forma (Rohlf 1992).

Con este procedimiento se obtiene un *score* para cada flor por cada una de las deformaciones relativas, y con estos *scores* es posible realizar estadística paramétrica. Sin embargo, el programa tienen la limitante de que sólo permite 100 flores como máximo en cada ejecución. Por esta razón, el análisis se dividió en tres partes. En el primero se comparó la forma de las flores masculinas que fueron visitadas por los polinizadores contra la forma de las que no lo fueron. En esta corrida del programa se incluyeron 50 flores masculinas de cada tipo. Estas flores fueron elegidas al azar. El análisis de las flores femeninas se hizo de manera similar: una para analizar la diferencia entre las flores visitadas y no visitadas, y otra para evaluar la diferencia entre las flores que produjeron fruto y las que no lo produjeron.

La cantidad de recompensa por flor se estimó como el peso seco del androceo. Las flores masculinas se colectaron a su caída y se secaron en una estufa (Felisa 132A) a 60°C durante tres días hasta que alcanzaron un peso constante. Las flores, ya secas, se separaron en tépalos y androceo, y cada estructura se pesó por separado en una balanza analítica (Scientech SA120) con una precisión de 0.0001 g. En total se pesaron 319 flores masculinas.

Durante la temporada reproductiva de 1995 se realizaron censos de los visitantes florales de *B. gracilis* en cada una de las seis poblaciones experimentales. Cada población se observó durante una hora cada día a lo largo de 25 días de la temporada reproductiva de ese año. En cada censo participaron dos observadores ubicados en los extremos opuestos de la población experimental. En cada visita se anotó la identidad específica del visitante floral, así como el sexo y la identidad de la flor (número en la etiqueta, ver Cap. Dos). Estas observaciones comenzaban a la 0800 hrs y terminaban a las 1600 hrs, y el orden en que se censaron las poblaciones se determinaba cada día de manera aleatoria. En total se registraron 66 horas repartidas en 25 días, los cuales representan el 24% del total de días de la floración de 1995.

El éxito reproductivo de las flores femeninas se estimó como la probabilidad de producir un fruto. Debido a que *B. gracilis* produce en general sólo una flor femenina por inflorescencia, y a que produce como máximo 12 inflorescencias por planta, el destino de cada una de las flores puede ser seguido de manera individual y es posible conocer cuáles flores femeninas maduraron un fruto.

## RESULTADOS

El modelo de polinización por engaño predice que debería existir una alta similitud entre las flores de ambos sexos. Los resultados de los análisis de la morfometría no apoyan esta predicción. Las flores masculinas fueron significativamente más grandes que las femeninas (Tabla 1). El área de la corola de las flores masculinas fue 1.06 veces más grande que el de las femeninas ( $t = 2.43$ ,  $P < 0.0154$ ), mientras que el área de los órganos reproductivos fue 4.5 veces más grande ( $t = 35.22$ ,  $P < 0.00001$ ). A pesar de estas diferencias, la Tabla 1 también muestra que hubo mucha variación entre las flores de cada sexo.

Tabla 1. Tamaño de las flores femeninas y masculinas de *B. gracilis*, y la cantidad de recompensa (peso seco del androceo) en las flores masculinas.

	Corola (cm <sup>2</sup> )	Organos Reproductivos (cm <sup>2</sup> )	Recompensa (g)
<b>FEMENINAS</b>			
Promedio	4.12	0.20	—
Desviación estándar	1.27	0.06	—
Mínimo	1.12	0.08	—
Máximo	8.91	1.24	—
Coefficiente de variación (%)	31	30	—
<b>MASCULINAS</b>			
Promedio	4.38	0.91	0.0029
Desviación estándar	1.44	0.31	0.00097
Mínimo	1.08	0.24	0.0009
Máximo	10.71	2.79	0.0062
Coefficiente de variación (%)	33	34	33

Con el objeto de evaluar si los atributos florales de *B. gracilis* difirieron de manera global entre los individuos se realizaron dos análisis de varianza multivariados, uno para las flores femeninas y otro para las flores masculinas. En estos análisis se incluyeron las áreas de las corolas y de los órganos reproductivos, y la cantidad de recompensa (flores masculinas) como variables dependientes, mientras que la identidad de los individuos se incluyó como la variable independiente (PROC GLM, SAS Inst. 1992).

Los resultados indicaron que no hubo diferencias entre los individuos en las características de sus flores masculinas (Lambda de Wilks = 0.994,  $F_{(3, 232)} = 0.44$ ,  $P = 0.7267$ ). En contraste, la morfometría de las flores femeninas varió significativamente entre los individuos (Lambda de Wilks = 0.957,  $F_{(2, 245)} = 5.49$ ,  $P = 0.0047$ ). Los análisis univariados posteriores mostraron que estas diferencias se debieron únicamente a la variación en el área de la corola ( $F_{(1, 246)} = 10.98$ ,  $P = 0.0011$ ), ya que el

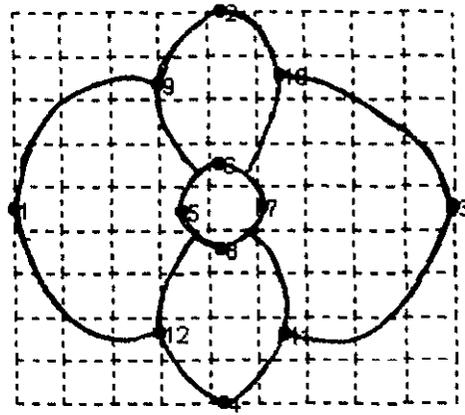
área de los estigmas no difirió significativamente ( $F_{(1, 246)} = 2.14$ ,  $P = 0.1450$ ).

El análisis de las deformaciones relativas mostró que la forma del androceo prácticamente no varía, y que la mayor parte de la variación estuvo dada por la deformación de la corola. En contraste, la forma de las flores femeninas fue muy variable, desde flores perfectamente pentámeras, flores en las que uno de los tépalos prácticamente ha desaparecido, hasta flores muy redondas.

Las tres primeras deformaciones relativas explicaron el 56% de la variación en la forma de las flores masculinas, por lo que fueron seleccionadas para los análisis. La primera deformación relativa estuvo relacionada con los desplazamientos en la intersección de los tépalos (*landmarks* 9, 10, 11, y 12). El desplazamiento de estas intersecciones hacia el centro de la flor produjo flores con la apariencia de una estrella de cuatro picos, y los desplazamientos hacia afuera hicieron que las flores parecieran más redondas (Fig. 2a). La segunda deformación relativa reflejó el desplazamiento de los ápices de la corola (*landmarks* 1, 2, 3, y 4). En un sentido, estos desplazamientos produjeron flores con el tépalo superior más grande que el tépalo inferior y con los tépalos derecho e izquierdo muy anchos, mientras que en el otro sentido se produjo el efecto contrario (Fig. 2b). La tercera deformación relativa representó los desplazamientos de los ápices de los tépalos derecho e izquierdo (*landmarks* 2 y 4), produciendo flores con la mitad inferior torcida hacia la izquierda o hacia la derecha (Fig. 2c).

En las flores femeninas, el análisis mostró que el 55 % de la variación en la forma de las flores se explica por las primeras tres deformaciones relativas, por lo que estas fueron seleccionadas para los análisis. La primera deformación relativa representó los cambios en la forma del tépalo superior derecho, y los extremos de variación de esta deformación produjeron la disminución o el agrandamiento de este tépalo (Fig. 3a). La segunda deformación relativa estuvo relacionada con los desplazamientos del ápice del tépalo superior (*landmark* 1) y con la intersección de los dos tépalos inferiores (*landmark* 13), originando flores con los tépalos muy abiertos o muy cerrados (Fig. 3b). La deformación relativa tres reflejó el desplazamiento de la mitad inferior de la flor, produciendo flores torcidas hacia la izquierda o la derecha (Fig. 3c).

Figura consenso de las flores masculinas



b)

c)

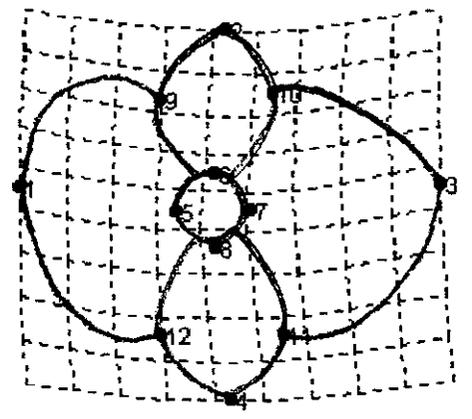
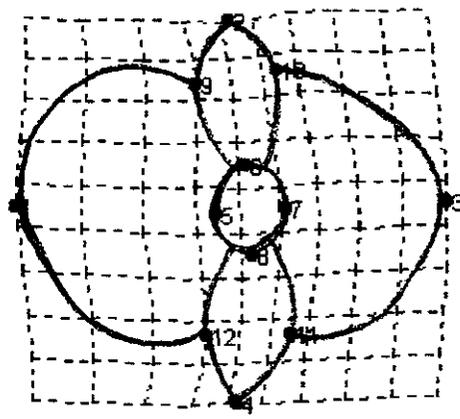
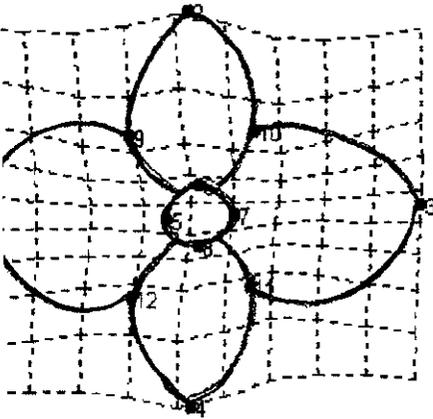
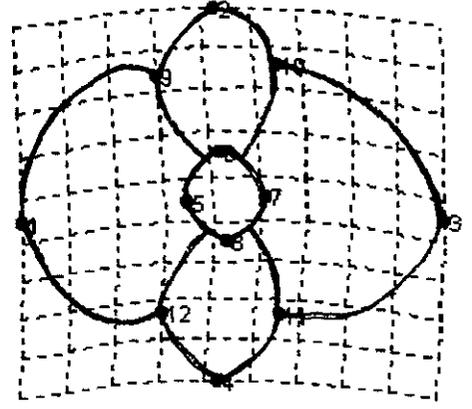
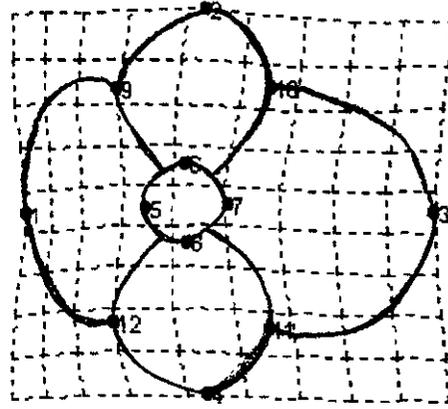
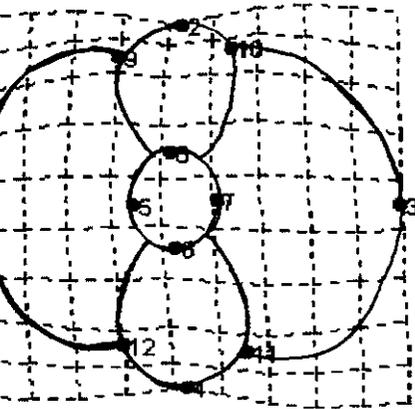


Figura 2. Variación en la forma de las flores masculinas de *B. gracilis* en las tres primeras deformaciones relativas. Se presenta la forma "promedio" (figura consenso) y los cambios en la forma de las flores en los extremos de cada deformación relativa. a) Deformación relativa uno; b) Deformación relativa dos; y c) Deformación relativa tres.

Figura consenso de las flores femeninas

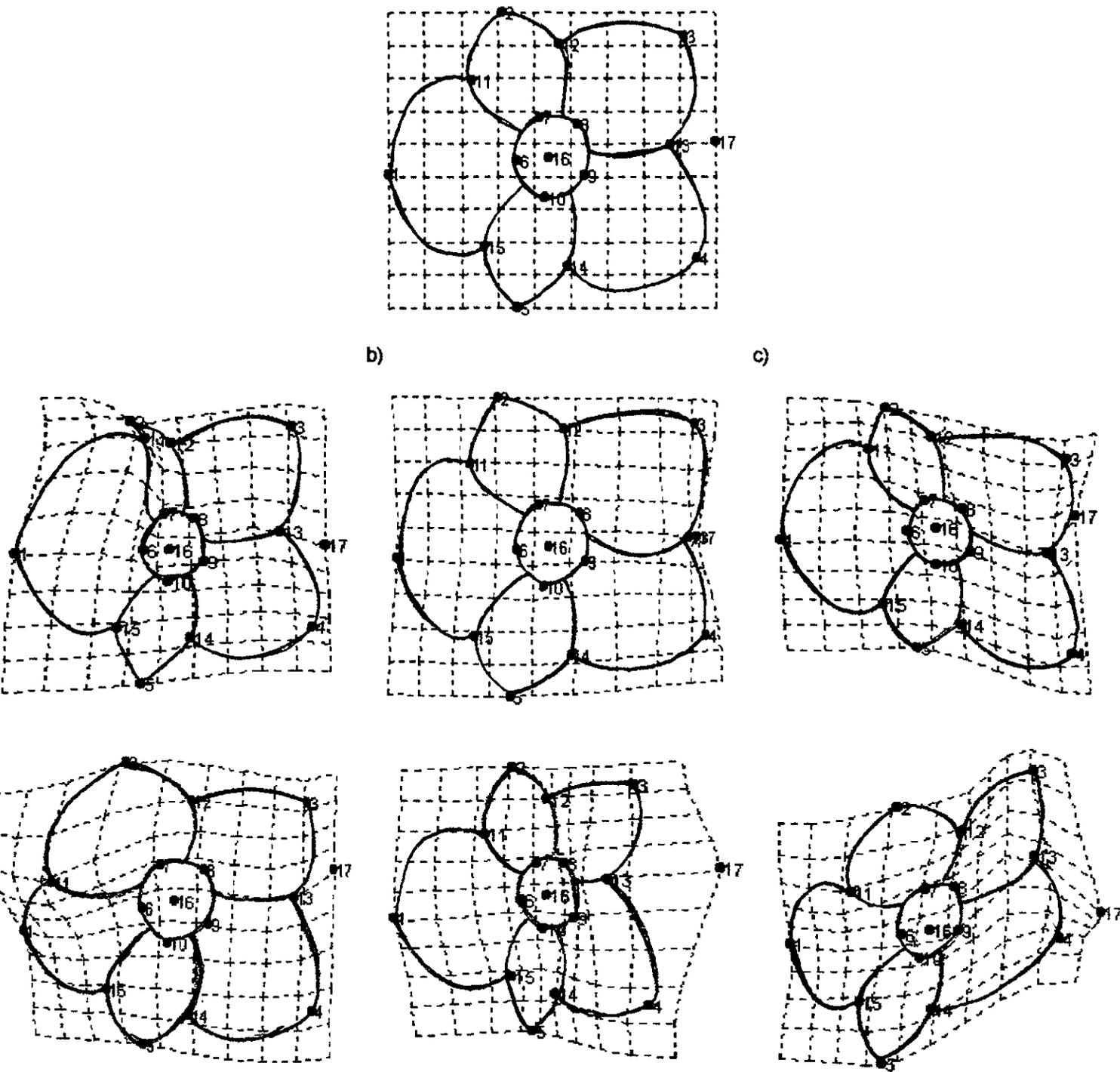


Figura 3. Variación en la forma de las flores femeninas de *B. gracilis* en las tres primeras deformaciones relativas. Se presenta la forma "promedio" (figura consenso) y los cambios en la forma de las flores en los extremos de cada deformación relativa. a) Deformación Relativa 1; b) Deformación relativa 2; y c) Deformación relativa 3.

A pesar de la variación observada en la forma de las flores de ambos sexos, esta variación no se explica por las diferencias entre los individuos. Un par de análisis de varianza multivariados (uno para las flores de cada sexo), mostraron que la forma general de las flores (los *scores* de las tres primeras deformaciones relativas) no difirió entre los individuos (Lambda de Wilks = 0.997,  $F_{(3, 257)} = 0.28$ ,  $P = 0.8374$ ; y Lambda de Wilks = 0.992,  $F_{(3, 485)} = 1.36$ ,  $P = 0.2557$ ; para las flores femeninas y masculinas, respectivamente). Esto indica que mucha de la variación en la forma de las flores estuvo contenida dentro de los individuos (Tabla 2), es decir, podría deberse a problemas de inestabilidad durante el desarrollo (Møller 1996).

Tabla 2. *Scores* de las tres primeras deformaciones relativas en las flores femeninas y masculinas de *B. gracilis*.

	Deformación relativa 1	Deformación relativa 2	Deformación relativa 3
<b>FEMENINAS</b>			
Promedio	-0.000014	0.000675	-0.000308
Desviación estándar	0.0404	0.0301	0.0256
Mínimo	-0.084	-0.095	-0.09
Máximo	0.21	0.073	-0.073
<b>MASCULINAS</b>			
Promedio	0.000347	0.000149	-0.000068
Desviación estándar	0.0186	0.0141	0.0125
Mínimo	-0.062	-0.04	-0.033
Máximo	0.065	0.064	0.037

la relación de la variación en la morfología floral (tamaño y forma de las flores) con las probabilidades de visita (en ambos tipos de flor) y de producción de frutos (en las flores femeninas), se analizó por medio de modelos de regresión logística (*logistic regression*; PROC CATMOD, SAS Inst. 1992). Este método permite analizar el efecto de un conjunto de variables independientes, continuas y/o discretas, sobre una o varias variables dependientes que tienen una escala nominal. El procedimiento calcula una función que está basada en los *logits* de la variable dependiente:  $\log(1/(1+1/(Y)))$ , y produce un modelo que describe la probabilidad de que una flor sea visitada (o fecundada) en función de la variación en los atributos florales (área de la corola, del androceo o de los estigmas, o la forma de la flor). Además, ya que la población se incluyó como un término más en el modelo, fue posible evaluar el efecto de la proporción sexual y de la densidad de flores.

La variable de respuesta incluida en estos modelos fue binaria, ya que a cada flor se le asignó un valor de 1 si había sido visitada (o producido un fruto), o un valor de 0 si no lo fue (o no lo produjo).

Las tres variables independientes se analizaron por separado y fueron el área de la corola, el área del androceo o de los estigmas, y los *scores* de las tres primeras deformaciones relativas. En cada uno de los modelos se incluyó una variable categórica que denotaba la población en la que se encontraba la flor. El análisis de varianza de los modelos, al igual que la estimación de los parámetros de la regresión logística, se hizo por medio del algoritmo de máxima verosimilitud del procedimiento CATMOD en SAS (SAS Inst. 1992). Los análisis se realizaron para las flores de cada sexo por separado.

Estos análisis generan un estadístico (*likelihood ratio*) que prueba la falta de ajuste del modelo (*Lack of Fit Test*). Esta prueba determina si las variables en el modelo actual son suficientes para explicar la variación de los datos, o si es necesario adicionar más términos. Si el estadístico no es significativo indica que la probabilidad de incrementar la varianza explicada por adicionar términos al modelo (polinomios o interacciones, por ejemplo) es muy baja (JMP Statistics and Graphic Guide 1995).

En el caso de las flores masculinas el análisis de varianza de máxima verosimilitud mostró que el área del androceo se relacionó significativamente con la probabilidad de que una flor masculina sea visitada (Tabla 3). Esta probabilidad aumentó conforme lo hizo el área del androceo (Fig. 4). El nivel de discriminación que hicieron los polinizadores sobre el tamaño del androceo se modificó en función de las condiciones poblacionales en las que se encontraban las flores (Tabla 3). Los polinizadores fueron más estrictos para elegir una flor (las pendientes fueron más grandes) en las poblaciones sesgadas hacia las flores sin recompensa (Fig. 4). Las flores con androceo pequeño tuvieron baja probabilidad de ser visitadas en estas poblaciones, y esta probabilidad se incrementó rápidamente cuando el área del androceo era sólo un poco mayor. En cambio, el mismo tipo de flor tuvo mayor oportunidad de recibir visitas en las poblaciones con un sesgo hacia las flores masculinas o cuando había una proporción 1:1 (Fig. 4). La mayor probabilidad de visita se presentó en las poblaciones sesgadas hacia las flores con recompensa, lo que sugiere que la proporción sexual fue el factor más relevante en determinar la probabilidad de que una flor fuera visitada.

Tabla 3. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación del tamaño del androceo y de la población con la probabilidad de visita de los polinizadores a las flores masculinas de *B. gracilis*. Se presentan las ecuaciones de regresión para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas. Likelihood ratio:  $\chi^2_{(645)} = 465.4$ ,  $P < 0.9999$ .  $R^2 = 0.20$ .

FUENTE	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	47.78	< 0.00001
Área del androceo (An)	1	11.42	0.0007
Población (Po)	5	51.99	< 0.00001
An * Po	5	34.44	< 0.00001
A3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-1.8697-1.6404*An)}))$		
B3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.7013+(1.6404*An)}))$		
A1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.7013+(1.6404*An)}))$		
B1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.7013+(1.6404*An)}))$		
A1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-10.9471+(8.1985*An)}))$		
B1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-9.0061+(6.0798*An)}))$		

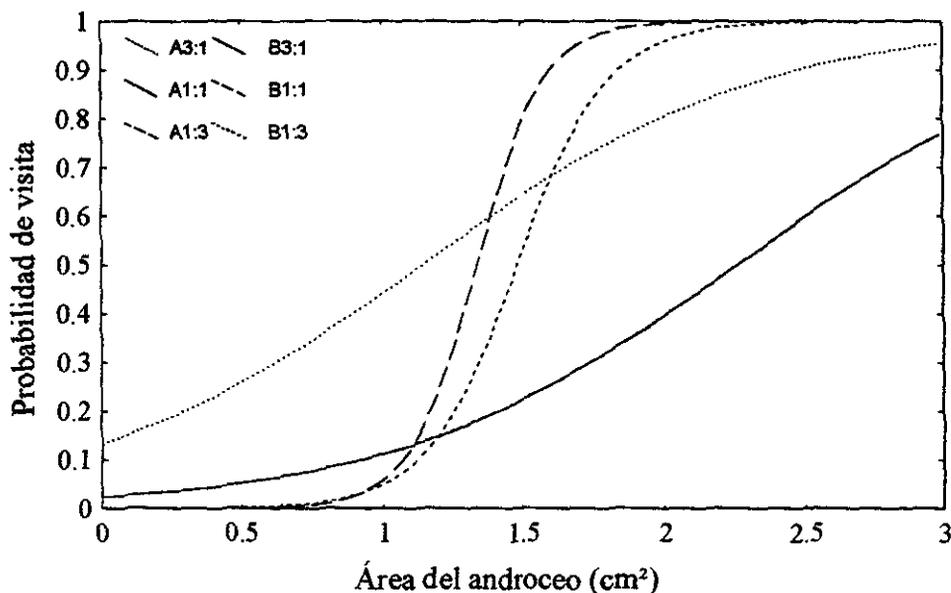


Figura 4. Modelo de regresión logística ajustado a la probabilidad de visita de las flores masculinas de *B. gracilis* en función del tamaño del androceo, para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas.

En contra de lo esperado, el área de la corola en las flores masculinas presentó una relación inversa con la probabilidad de visita (Fig. 5). El modelo de regresión mostró que tanto el área de la corola como la población tuvieron una relación significativa con la probabilidad de visita de las flores (Tabla 4). Los polinizadores fueron más estrictos para elegir a las flores masculinas en la población

sesgada hacia las flores femeninas y densidad alta, según lo indicó el valor de la pendiente. En contraste con el área del androceo, el tamaño de la corola no tuvo una influencia tan marcada sobre la probabilidad de visita, ya que las flores con las corolas más pequeñas tuvieron una probabilidad de ser visitadas de solo 0.5 (Fig. 5).

Tabla 4. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación del tamaño de la corola y de la población con la probabilidad de visita de los polinizadores a las flores masculinas de *B. gracilis*. Se presentan las ecuaciones de regresión para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas. Likelihood ratio:  $\chi^2_{(237)} = 189.11$ ,  $P > 0.9999$ .  $R^2 = 0.14$ .

FUENTE	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	0.44	0.5072
Área de la corola (Co)	1	9.0	0.0027
Población (Po)	5	11.19	0.0477
Co * Po	5	20.08	0.0012
A3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-0.3324 - 0.4259*Co)}))$		
B3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-2.4162 - 1.0183*Co)}))$		
A1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-0.3324 - 0.4259*Co)}))$		
B1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-0.3324 - 0.4259*Co)}))$		
A1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-1.7582 - 1.1036*Co)}))$		
B1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-0.3324 - 0.4259*Co)}))$		

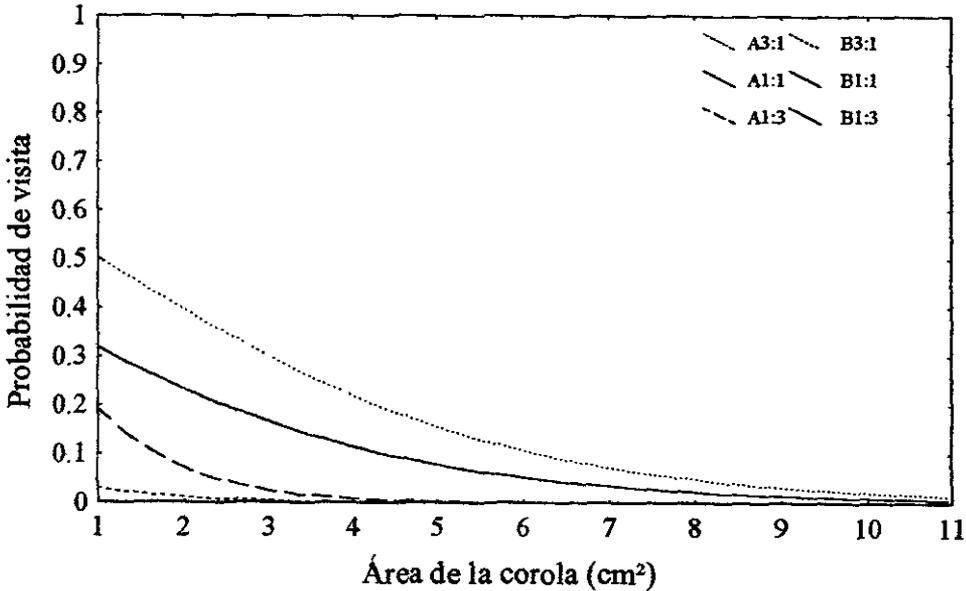


Figura 5. Modelo de regresión logística ajustado a la probabilidad de visita de las flores masculinas de *B. gracilis* en función del tamaño de la corola, para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas.

La forma de las flores masculinas no tuvo ninguna influencia sobre la probabilidad de visita de una flor. Los resultados indicaron que ninguna de las tres deformaciones relativas mostró una relación significativa sobre la probabilidad de las flores masculinas de ser visitadas (Tabla 5).

Tabla 5. Análisis de varianza de los modelos de regresión logística que examinan la relación entre las tres primeras deformaciones relativas y de la población con la probabilidad de visita de las flores masculinas de *B. gracilis*.

Fuente	DR1			DR2			DR3		
	g.l.	$\chi^2$	P	g.l.	$\chi^2$	P	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	179.7	0.0000	1	182.1	0.0000	1	182.7	0.0000
Deformación relativa (DR)	1	1.45	0.2290	1	1.47	0.2247	1	0.98	0.3219
Población (Po)	5	2.05	0.8416	5	2.1	0.8348	5	2.1	0.8384
DR x Po	5	5.21	0.3911	5	8.72	0.1207	5	3.1	0.6853
Likelihood ratio	476	370.4	0.9999	477	366.9	0.9999	477	373.8	0.9998

Los resultados anteriores sugieren que los polinizadores fueron capaces de distinguir la variación que había entre las flores masculinas en el área del androceo y en el área de la corola. No obstante, los análisis indicaron que los visitantes florales respondieron mucho más a la variación en el área del androceo ( $R^2 = 0.20$ ) que a la de la corola ( $R^2 = 0.14$ ). Aunque el área de la corola varió por un factor de 11 y el del androceo por sólo seis, la variación en el área del androceo provocó cambios mucho más drásticos en la probabilidad de visita (Figs. 4 y 5). En contraste, la forma de las flores masculinas fue completamente independiente de su probabilidad de ser visitadas.

Estos resultados sugieren que los polinizadores usaron de manera preferencial a las flores con androceo grande y corola pequeña. Obviamente, la elección de un androceo grande podría ser muy redituable para un polinizador ya que obtendría más recompensa por visita. Sin embargo, la explicación de porqué eligieron flores con corolas pequeñas no es tan clara. En nuestra opinión, este comportamiento fue el resultado de una elección basada en el tamaño relativo del androceo, ya que un androceo de un tamaño dado aparentará ser más grande si el tamaño de la corola es relativamente pequeño.

Con el objeto de evaluar esta hipótesis se ajustó un modelo similar a los realizados para la corola y el androceo (PROC CATMOD, SAS Inst. 1992), en el cual la variable independiente fue la relación entre el área del androceo y el área de la corola (transformada al arcoseno). El modelo ajustado explicó el 21.3% de la variación en la probabilidad de visita a las flores masculinas (Tabla 6). La probabilidad de visita aumentó conforme el tamaño relativo del androceo se incrementó, y la forma de

esta relación se modificó según la población en la que se encontraba la flor (Fig. 6). Las flores de la población con alta densidad y con un sesgo hacia las flores masculinas fueron las que obtuvieron más visitas. En contraste con lo que ocurre en las otras poblaciones, en estas condiciones el área relativa del androceo no afecta tan drásticamente la probabilidad de visita de las flores. En la población con alta densidad y sesgo hacia las flores femeninas, el área relativa del androceo pareció ser de gran relevancia, ya que la variación en este atributo tuvo una marcada relación con la probabilidad de visita de las flores. Por último, en el resto de las poblaciones, las flores tuvieron una probabilidad muy baja de ser visitadas por los polinizadores ( $\leq 0.2$ ), y estas visitas se restringieron sólo a las flores con valores muy altos del área relativa del androceo.

Tabla 6. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación entre el área relativa del androceo (ARA: área androceo / área corola) y de la población con la probabilidad de visita de las flores masculinas de *B. gracilis*. Se presentan las ecuaciones de regresión para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas. *Likelihood ratio*:  $\chi^2_{(617)} = 412.25$ ,  $P > 0.9999$ .  $R^2 = 0.21$ .

FUENTE	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	5.37	0.0204
Área relativa del androceo (ARA)	1	3.80	0.0512
Población (Po)	5	36.89	< 0.00001
ARA * PO	5	30.3	< 0.00001
A3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(0.2561 - 13.3931*ARA+15.696*ARA)}))$		
B3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(4.755 + 13.3991*ARA - 7.4544*ARA)}))$		
A1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-7.6617 + 13.3991*ARA - 2.2649*ARA)}))$		
B1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-34.6134 + 13.3991*ARA + 41.274*ARA)}))$		
A1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-4.635 - 13.3991*ARA + 24.6857*ARA)}))$		
B1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-14.3776 + 13.3991*ARA + 8.8308*ARA)}))$		

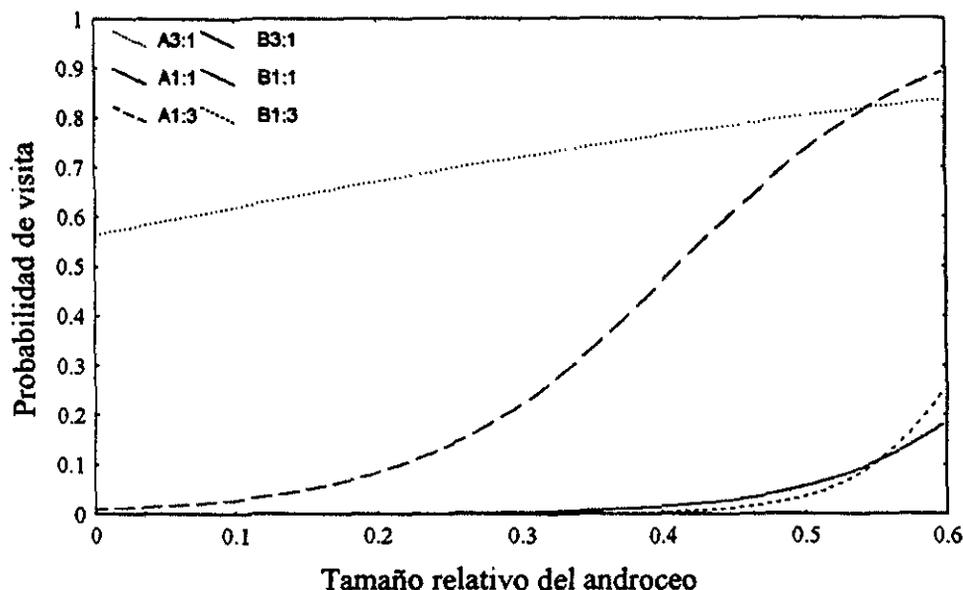


Figura 6. Modelos de regresión logística ajustados a la probabilidad de visita de las flores masculinas de *B. gracilis* en función del tamaño relativo del androceo (área androceo / área corola) para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas.

Los modelos ajustados para las flores femeninas indicaron que el área de los estigmas (Tabla 7) y su tamaño relativo (Tabla 8), se relacionaron de manera significativa con la probabilidad de visita. Aunque ambos atributos estuvieron relacionados con la probabilidad de visita por polinizadores, el área relativa de los estigmas fue un mejor predictor, ya que explicó 25% de la variación en la probabilidad de visita, comparado con 18% del área del estigma. En contraste, ni el área de la corola (Tabla 9) ni la forma de las flores (Tabla 10) influyeron en la probabilidad de visita a las flores femeninas.

Tabla 7. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación del área de los estigmas y de la población con la probabilidad de visita a las flores femeninas de *B. gracilis*. Se presentan las ecuaciones de regresión para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas. Likelihood ratio:  $\chi^2_{(237)} = 189.11$ ,  $P > 0.9999$ .  $R^2 = 0.18$ .

FUENTE	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	27.47	< 0.00001
Área de los estigmas	1	9.6	0.0019
Población	5	24.79	0.0002
A3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-2.0288 + (9.9898*Es))}))$		
B3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8964 + (9.9898*Es))}))$		
A1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-5.6183) + (9.9898*Es))}))$		
B1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8964 + (9.9898*Es))}))$		
A1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8964 + (9.9898*Es))}))$		
B1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8964 + (9.9898*Es))}))$		

Tabla 8. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación del área relativa de los estigmas (ARE: área estigmas / área corola) y de la población con la probabilidad de visita de las flores femeninas de *B. gracilis*. Se presentan las ecuaciones de regresión para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja ; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas. *Likelihood ratio*:  $\chi^2_{(241)} = 241$ ,  $P > 0.9994$ .  $R^2 = 0.25$ .

FUENTE		g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto		1	28.60	< 0.00001
Área relativa de los estigmas (ARE)		1	20.60	< 0.00001
Población		5	30.78	< 0.00001
A3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-7.1019 + 33.6479*ARE)}))$			
B3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-9.5161 + 33.6479*ARE)}))$			
A1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-11.6589 + 33.6479*ARE)}))$			
B1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-9.5161 + 33.6479*ARE)}))$			
A1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-9.5161 + 33.6479*ARE)}))$			
B1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-9.5161 + 33.6479*ARE)}))$			

Tabla 9. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación del área de la corola y de la población con la probabilidad de visita de las flores femeninas de *B. gracilis*. *Likelihood ratio*:  $\chi^2_{(240)} = 204.23$ ,  $P = 0.9546$ .  $R^2 = 0.13$

FUENTE	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	4.81	0.0283
Área de la corola	1	0.73	0.3916
Población	5	25.83	0.0001

Tabla 10. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación de las tres primeras deformaciones relativas (DR) y de la población con la probabilidad de visita de las flores femeninas de *B. gracilis*.

Fuente	DR1			DR2			DR3		
	g.l.	$\chi^2$	P	g.l.	$\chi^2$	P	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	8.78	0.0031	1	68.5	0.0000	1	64.2	0.0000
Deformación relativa (DR)	1	1.95	0.1625	1	0.75	0.3880	1	0.09	0.7611
Población (Po)	5	13.1	0.0227	5	12.6	0.079	5	15.8	0.0075
DR x Po	5	1.74	0.8840	5	3.1	0.6868	5	2.8	0.7357
<i>Likelihood ratio</i>	249	194.9	0.9952	249	192.9	0.9965	249	198.5	0.9920

De manera análoga a lo que ocurre con las flores masculinas, conforme aumentó el tamaño de los estigmas (Fig. 7) y su tamaño relativo (Fig. 8), aumentó la probabilidad de visita a las flores femeninas. En ambos modelos, la influencia de la población también fue significativa. El modelo ajustado para el área de la corola indicó que es posible distinguir tres comportamientos con respecto a la influencia de la población. Estas diferencias se debieron a que las ordenadas en el origen fueron diferentes entre las poblaciones, ya que las pendientes fueron estadísticamente iguales (Tabla 7). La

población con alta densidad y sesgada hacia las flores masculinas tuvo la mayor ordenada al origen, y por lo tanto, la mayor probabilidad de ser visitada por los polinizadores (Fig. 7). En contraste, la menor ordenada al origen fue la de la población con alta densidad y una proporción de flores 1:1, por lo que las flores de esta población tuvieron las menores probabilidades de visita. El resto de las poblaciones tuvieron un comportamiento intermedio (Fig. 7).

La relación del área relativa de los estigmas con la probabilidad de visita a las flores femeninas fue similar al del área de la corola. No obstante, el área relativa de los estigmas predijo probabilidades de visita muy bajas (Fig. 8).

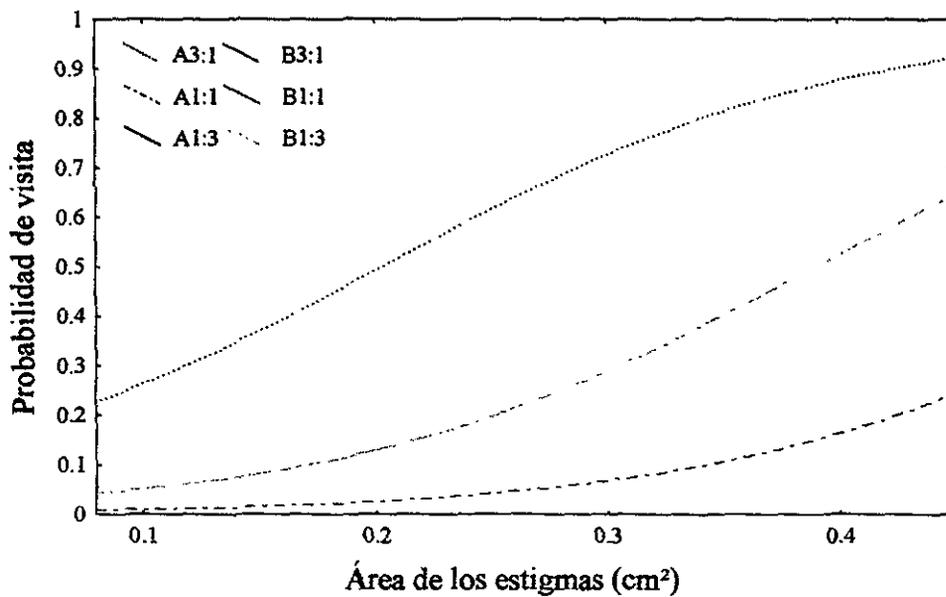


Figura 7. Modelos de regresión logística ajustados a la probabilidad de visita de las flores femeninas de *B. gracilis* en función del tamaño de los estigmas para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas.

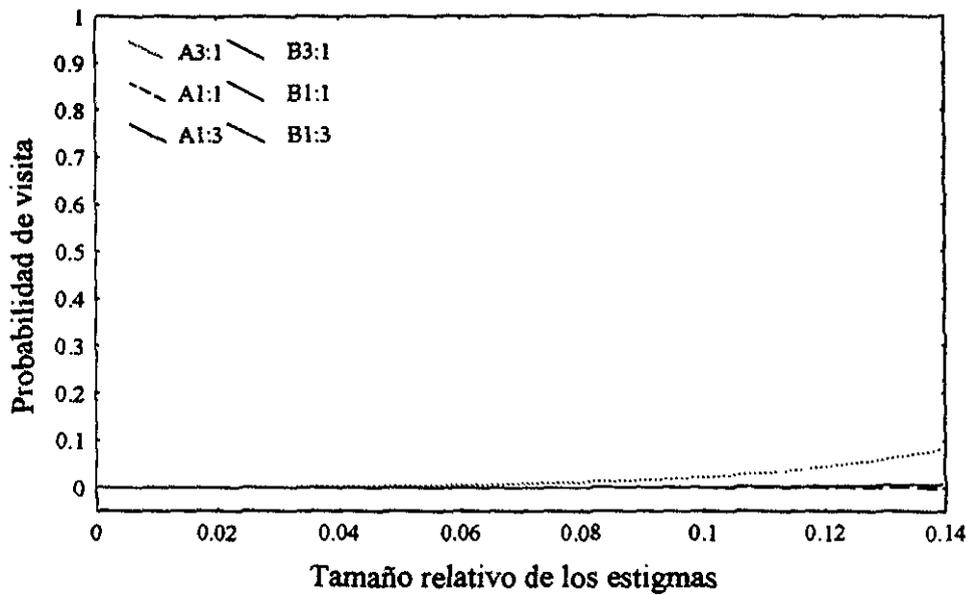


Figura 8. Modelo de regresión logística ajustado a la probabilidad de visita de las flores femeninas de *B. gracilis* en función del tamaño relativo de los estigmas (área estigmas / área corola), para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas.

En contraste, la probabilidad de una flor femenina de madurar un fruto fue independiente del área de los estigmas (Tabla 11), y sólo se presentaron relaciones significativas con la población. Lo anterior indica que el área de los estigmas fue importante para la atracción de los polinizadores, pero no aseguró la maduración de un fruto. En cambio, el tamaño relativo de los estigmas mostró una relación significativa con la probabilidad de madurar un fruto (Tabla 12). Una vez más, la mayor probabilidad de madurar un fruto se presentó en la población sesgada hacia las flores masculinas y con densidad alta, mientras que en el resto de las poblaciones esta probabilidad fue muy reducida (Fig. 9).

Tabla 11. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación del área de los estigmas y de la población con la probabilidad de madurar un fruto de las flores femeninas de *B. gracilis*. Likelihood ratio:  $\chi^2_{(236)} = 261.17$ ,  $P = 0.1250$ .

FUENTE	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	10.10	0.0015
Área de los estigmas	1	1.75	0.1860
Población	5	16.98	0.0045

Tabla 12. Análisis de varianza del modelo de regresión logística que examina la relación del área relativa de los estigmas (ARE: área estigmas / área corola) y de la población con la probabilidad de madurar un fruto de las flores femeninas de *B. gracilis*. Se presentan las ecuaciones de regresión para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja ; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas. Likelihood ratio:  $\chi^2_{(241)} = 257.84$ ,  $P = 0.2176$ .  $R^2 = 0.09$ .

FUENTE	g.l.	$\chi^2$	P
Intercepto	1	11.86	0.0006
Área relativa de los estigmas (ARE)	1	6.23	0.0126
Población	5	19.25	0.0017
A3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-2.4823 + 12.085*ARE)}))$		
B3:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8071 + 12.085*ARE)}))$		
A1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8071 + 12.085*ARE)}))$		
B1:1	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8071 + 12.085*ARE)}))$		
A1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8071 + 12.085*ARE)}))$		
B1:3	$Y=1/(1+1/(\exp^{(-3.8071 + 12.085*ARE)}))$		

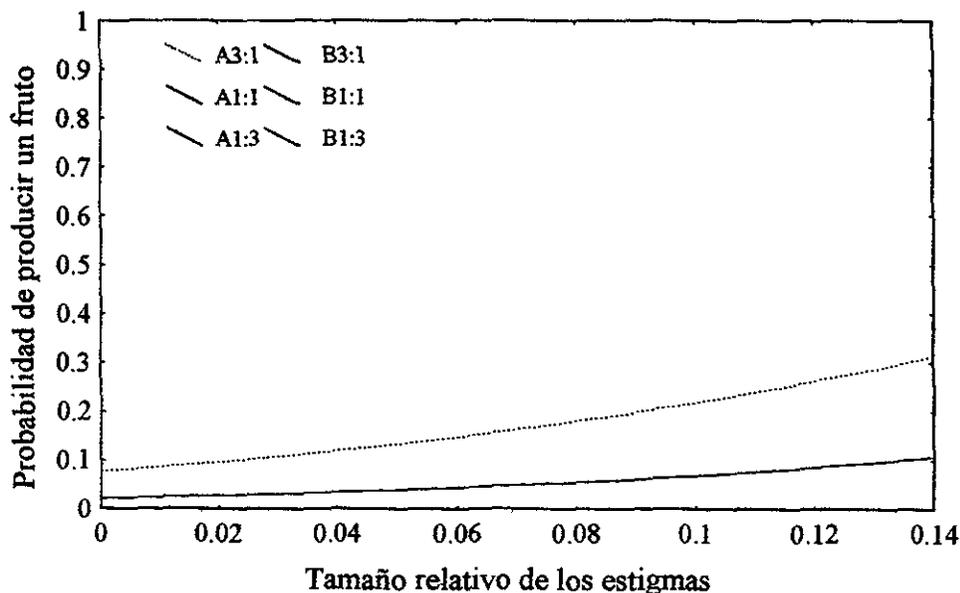


Figura 9. Modelo de regresión logística ajustado a la probabilidad de madurar un fruto de las flores femeninas de *B. gracilis* en función del tamaño relativo de los estigmas (área estigmas / área corola), para cada población. A = densidad alta, B = densidad baja; 3:1 = sesgado a las flores masculinas, 1:1 = proporciones iguales, 1:3 = sesgado a las flores femeninas.

#### DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo fueron consistentes con las predicciones derivadas de una hipótesis de polinización por engaño. Los polinizadores visitaron preferencialmente a las flores masculinas que ofrecieron más recompensa, y los resultados sugieren que se guiaron, al menos parcialmente, por el tamaño del androceo. De igual manera, la probabilidad de las flores femeninas de ser visitadas por los

polinizadores estuvo asociada con el área del estigma, que en términos anatómicos es equivalente al androceo de las flores masculinas, lo que sugiere que la polinización de las flores femeninas ocurrió a través de su similitud funcional con las flores masculinas (*sensu* Little 1983).

No obstante, el tamaño de las flores fue significativamente diferente entre los sexos, lo cual podría parecer contradictorio con la hipótesis de similitud funcional. Las áreas de los órganos reproductivos y de las corolas de las flores masculinas fueron 4.5 y 1.1 veces más grandes que las de las femeninas. Lo anterior sugiere que si los polinizadores basaran su elección solamente en el tamaño de la flor (y en particular de los órganos reproductivos), la magnitud de la diferencia que existe entre las flores masculinas y femeninas sería suficiente para distinguir entre las flores de ambos sexos.

En esta situación existen al menos dos maneras, no mutuamente excluyentes, a través de las cuales las plantas podrían “engañar” a los polinizadores para que visiten a las flores femeninas: a) favoreciendo la convergencia en la forma y el tamaño de las flores de ambos sexos, lo cual favorecería el aprendizaje de una imagen de búsqueda en los polinizadores y, por lo tanto, reduciría la varianza alrededor del fenotipo promedio; o bien, b) aumentando la variación fenotípica en la forma y tamaño de las flores, de tal manera que dificulte la formación de una imagen de búsqueda asociada con las flores con recompensa (Willson y Ågren 1989, Schemske y Ågren 1995).

Los resultados de este estudio apoyan la segunda opción, ya que a pesar de las marcadas diferencias en el tamaño de las flores masculinas y femeninas, los polinizadores parecen elegir a las flores en función del tamaño relativo de los órganos reproductivos (área del androceo o gineceo / área de la corola). El área relativa del androceo (o del gineceo) fue el mejor predictor de la probabilidad que tiene una flor (de cualquier sexo) de ser visitada por los polinizadores. Además, las flores femeninas con valores altos del tamaño relativo del estigma fueron las que tuvieron mayores probabilidades de producir frutos.

Estos resultados sugieren que la similitud floral en *B. gracilis* se basa en el tamaño relativo de los órganos reproductivos (androceo / gineceo) más que en el tamaño absoluto de estos atributos. Además, también sugieren que las plantas “engañan” a los polinizadores a través de la variación independiente de los tamaños de los órganos reproductivos y de la corola. Un androceo/gineceo grande asociado con una corola grande aparentará ser más pequeño de lo que en realidad es. En contraste, un androceo/gineceo pequeño asociado a con una corola pequeña, parecerá más grande de lo que es. Dado que el tamaño del androceo varía independientemente del tamaño de la corola ( $r = -0.035$ ,  $P = 0.3682$ ,  $N = 656$ ), es posible que este sea un mecanismo de las plantas para incrementar la incertidumbre asociada con la presencia y la cantidad de recompensa, y por lo tanto, para dificultar la distinción entre

las flores femeninas y masculinas.

Las implicaciones de esta propuesta son muy interesantes. En teoría, la similitud debería ocurrir con base en los atributos de las flores que son usados por los polinizadores para discriminar entre las flores (similitud funcional, *sensu* Little 1983). De acuerdo con los resultados de este trabajo, el tamaño del androceo podría ser un buen candidato ya que este atributo ofrece una buena medida de la cantidad de recompensa que ofrece una flor (polen) y no requiere de una habilidad perceptiva muy desarrollada en los polinizadores. Diversos estudios han mostrado que los polinizadores, y en particular las abejas, son capaces de distinguir la variación en el tamaño de las flores e incluso de ejercer selección sobre esta variación (Bell 1985, Galen y Newport 1988, Campbell 1989, Galen 1989, Murcia 1990, Young y Stanton 1990, Stanton y Young 1991, Møller 1995). Estos estudios han llegado a la conclusión de que el tamaño de las flores es uno de los componentes más importantes en la atracción de los polinizadores. Por otra parte, Schemske y Ågren (1995) y Schemske *et al.* (1995) demostraron que los polinizadores de *Begonia involucrata* y de *B. oaxacana* tienen una fuerte preferencia por las flores más grandes, e interpretaron este hallazgo como una conducta que hace máxima la cantidad de recompensa obtenida durante el forrajeo.

No obstante, los polinizadores de *B. gracilis* parecen elegir a las flores con base en el tamaño relativo de los órganos reproductivos a pesar de que esta elección era menos redituable que una basada en el tamaño absoluto. Es probable que esta elección no es la que hace máximo el éxito reproductivo de los polinizadores, ya que están forrajeando en una manera sub-óptima y sugiere que están siendo engañados de manera activa por las plantas. En contraste, el escenario para las plantas es diferente, ya que esta forma de forrajeo asegura que algunas flores femeninas sean visitadas y fecundadas. En resumen, los resultados sugieren que los polinizadores de *B. gracilis* son engañados activamente, y que este engaño se basa en la manipulación de su capacidad para distinguir la variación en el tamaño de las flores.

Sin embargo, es inevitable preguntarse cuál es la razón de que el mimetismo no esté basado en el tamaño absoluto del androceo/gineceo, y sí en su tamaño relativo. Es probable que el tamaño del gineceo esté sujeto a restricciones genéticas, funcionales, y/o fisiológicas que impidan la evolución de un mimetismo basado en el tamaño absoluto de los órganos reproductivos. Si la selección natural ejercida sobre el tamaño del gineceo de las flores de *B. gracilis* ha sido intensa y reiterada, entonces es probable que haya agotado la varianza genética aditiva de este carácter (*cf.*, el teorema fundamental de la selección natural, Fisher 1958). Dado que la respuesta evolutiva a la selección natural es igual al producto del diferencial de selección por la heredabilidad del carácter (Falconer 1981, Endler 1986), la

falta de varianza genética aditiva impondría un límite a la evolución del tamaño del gineceo, y por lo tanto, a la de un mimetismo basado en su tamaño absoluto. También es posible que el tamaño del gineceo esté asociado pleiotrópicamente con otros atributos (florales o no) sobre los que también actúa la selección natural (Ridley 1993, Williams 1992). Por ejemplo, el tamaño del gineceo podría estar correlacionado con la masa del ovario (un atributo que no participa en la atracción de los polinizadores), de tal manera que una presión de selección que favoreciera un incremento en el tamaño del gineceo afectaría pleiotrópicamente al ovario. Si los costos de producir ovarios grandes son elevados, entonces la evolución del gineceo estaría restringida pleiotrópicamente por los costos de producción del ovario (*cf.*, Meagher 1992, Schemske y Ågren 1995). Obviamente, los datos obtenidos en este trabajo no nos permiten evaluar la validez de estas propuestas.

Por otra parte, aunque existe una gran variación en la forma de las flores (estimada a partir del análisis de *relative warps*), ésta fue independiente de la probabilidad de visita y de la probabilidad de producir frutos. Este resultado sugiere que los polinizadores hacen uso de atributos menos complejos que la “forma general” de las flores para tomar decisiones durante su forrajeo. Es probable que la selección natural no haya favorecido la evolución de la capacidad para distinguir la variación en la forma de las flores si los polinizadores tienen formas más directas de evaluar la calidad y cantidad de recompensa que ofrece una flor o una planta. Si los costos asociados con el aprendizaje y la discriminación de las flores en función de su forma son muy altos y los beneficios no son mucho mayores de los que se obtendrían de una decisión basada solamente en el tamaño, entonces es muy probable que la selección natural no favoreciera la evolución de la discriminación basada en la forma de las flores (Dukas 1987). Por ejemplo, se ha sugerido que las abejas están genéticamente programadas para responder a la variación en atributos sencillos de las flores (i.e. guías de UV y áreas de alto contraste en color; Papaj y Prokopy 1989), por lo que cualquier aumento en la complejidad de los atributos florales podría incrementar los costos de aprendizaje y manejo (Lavery 1994). Desafortunadamente existen pocos trabajos que hayan evaluado de manera explícita cuáles son las consecuencias de la variación en la forma de las flores sobre la conducta de los polinizadores y el éxito reproductivo de las plantas (pero ver Herrera 1993), por lo que es difícil evaluar la generalidad de esta propuesta.

Los resultados de este trabajo demuestran que el tamaño relativo de los órganos reproductivos está asociado con la probabilidad de visita y con la probabilidad de producir frutos, sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre los individuos de *B. gracilis* en este atributo. Esto no se

debe a que exista un fenotipo promedio con poca variación alrededor de él, sino a que las flores de cada individuo son muy variables. Por lo tanto, aunque parece haber un mimetismo funcional basado en el tamaño relativo de los órganos reproductivos, éste parece haber alcanzado su límite evolutivo ya que no existe variación sobre la cual actúe la selección natural (cf., Endler 1986).

Es interesante notar que los altos niveles de variación en la morfología floral que existen dentro de los individuos de *B. gracilis* podrían ser el resultado de dos procesos contrastantes. En primer lugar, la variación intraindividual en la morfología floral podría ser el resultado de errores ocurridos durante el desarrollo ontogenético de las flores, y por lo tanto, ser de un origen no adaptativo. Se ha mostrado que la inestabilidad en el desarrollo está asociada con altos niveles de homocigosis, por lo que generalmente se expresa en individuos producidos en cruzas endogámicas (Møller 1996, 1997; Møller y Swaddle 1997). Dado que *B. gracilis* es completamente autocompatible y está sujeta a un alto régimen de endogamia (cf. Cap. 1), es probable que la variación morfológica observada en este estudio sea el resultado de esta inestabilidad. Por otra parte, como mencionamos anteriormente, esta variación podría ser mantenida por selección natural si está relacionada con la atracción de polinizadores hacia las flores femeninas y con el éxito reproductivo de *B. gracilis*. Aunque los resultados de este estudio sugieren que esta variación está implicada en el engaño de los polinizadores, es necesario validar esta conclusión a través de un enfoque experimental. Por ejemplo, sería posible evaluar la predicción de que los niveles de inestabilidad en el desarrollo están asociados con la endogamia a través de un diseño de cruzas controladas. Si los individuos producidos por fecundación cruzada mantuvieran los altos niveles de variación observados, entonces podríamos concluir que esta variación no es el producto de la endogamia y que probablemente está mantenida (o fue originada) por selección natural.

Finalmente, es importante mencionar que tanto la selección dependiente de la frecuencia como la denso-dependencia, tuvieron un papel preponderante sobre la variación en las probabilidades de visita por polinizadores y sobre la probabilidad de producir frutos de las flores femeninas. En todos los modelos ajustados el efecto de la población fue significativo, lo que indica que independientemente del papel de la similitud floral, la denso-dependencia y la dependencia de la frecuencia son los determinantes más importantes del éxito reproductivo de *B. gracilis*. Los modelos ajustados indican que tanto la probabilidad de visita como la probabilidad de producir un fruto, dependen más de la población que de la variación en el tamaño relativo de los órganos reproductivos. De hecho, mientras que una flor con un tamaño relativo del androceo/gineceo pequeño tiene una alta probabilidad de ser visitada o de producir un fruto si está en una población con alta densidad y sesgada hacia la función masculina, la probabilidad de esa misma flor en una población con baja densidad y sesgada hacia las

flores femeninas es prácticamente de cero (*cf.*, Figs. 6, 8, y 9).

En conclusión, la evidencia generada en este estudio sugiere que *B. gracilis* está polinizada por engaño y que este engaño está basado en el tamaño relativo del androceo. No obstante, la evolución de este mimetismo parece haber llegado a un límite, ya que no existe variación significativa en la morfología floral entre los individuos de esta especie. Por último, nuestros resultados también muestran que el sistema de polinización de esta especie está sujeto a un régimen complejo de selección, ya que los altos niveles de variación parecen haberse originado en respuesta al mimetismo interfloral, y por lo tanto por optimización simple (Williams 1992); mientras que la selección dependiente de la frecuencia y la denso-dependencia parecen ser los principales determinantes del éxito reproductivo de *B. gracilis*. Es interesante notar que son estas últimas fuerzas las que menos se han evaluado, y probablemente son también las que han jugado el papel principal en la evolución de la polinización por engaño.

#### LITERATURA CITADA

- Ågren, J., T. Elmqvist, y A. Tunlid. 1986. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 70:332-338.
- Ågren, J. y D.W. Schemske. 1991. Pollination by deceit in a neotropical monoecious herb, *Begonia involucrata*. *Biotropica* 23:235-241.
- Baker, H.G. 1976. "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. Pp. 161-169 en: J. Burley y B.T. Styles (eds.) *Tropical Trees. Variation, Breeding and Conservation*. Academic Press, New York.
- Bawa, K.S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34:467-474.
- Bell, G. 1985. On the function of the flowers. *Proc. R. Soc. London B* 224: 223-265.
- Bookstein, F.L. 1990. Introduction to methods for landmark data. Pp. 215-225, en: F.J. Rohlf y F.L. Bookstein (eds.) 1989. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Special Publ. No. 2. The Univ. of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Campbell, D.R. 1989. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43:318-334.
- Dukas, R. 1987. Foraging behavior of three bee species in a natural mimicry system: female flowers which mimic male flowers in *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae). *Oecologia* 74:253-263.
- Dukas, R. y L.A. Real. 1993. Effects of nectar variance on learning in bumble bees. *Animal Behaviour* 45:37-41.

- Dukas, R. y L.A. Real. 1993. Learning constraints and floral choice behaviour in bumble bees. *Animal Behaviour* 46:637-644.
- Endler, J. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton.
- Falconer, D.S. 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*, 2a ed. Longman, London.
- Fisher, R.A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. 2<sup>nd</sup> ed. Dover, New York, USA.
- Galen, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43:882-890.
- Galen, C. y E.A. Newport. 1988. Pollination quality, seed set, and flowers traits in *Polemonium viscosum*: complementary effects of variation in flower acent and size. *American Journal of Botany* 75:900-905.
- Gonzalez, A., C.L. Rowe, P.J. Weeks, D. Whittle, F.S. Gilbert, y C.J. Barnard. 1995. Flower choice by honey bees (*Apis mellifera* L.): sex phase of flowers and preferences among nectar and pollen foragers. *Oecologia* 101:258-264.
- Herrera, C.M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs* 63:251-275.
- JMP Statistics and Graphics Guide. 1995. Version 3.1 de JMP. SAS Inst. Inc. Cary.
- Laverty, T.M. 1994. Bumble bee learning and flower morphology. *Animal Behaviour* 47:531-545.
- Little, R.J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. Pp 294-309, en: C.E. Jones y R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Lloyd D.G. y S.C.H. Barrett (eds.). 1996. *Floral Biology*. Chapman and Hall, New York.
- Meachan, C.A. y T. Duncan. 1990. MorphoSys. Version 1.26. Univ. California.
- Møller, A.P. 1995. Bumblebee preference for symmetrical flowers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 2288-2292.
- Møller, A.P. 1996. Developmental stability of flowers, embryo abortion, and developmental selection in plants. *Proc. R. Soc. London B* 263:53-56.
- Møller, A.P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *American Naturalist* 149:916-932.
- Møller, A.P. y J.P. Swaddle. 1997. *Asymmetry, Developmental Stability and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Meagher, T.R. 1992. The quantitative genetics of sexual dimorphism in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). I. Genetic variation. *Evolution* 46:455-457.
- Murcia, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. *Ecology* 71:1098-1109.
- Papaj, D.R. y R.J. Prokopy. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 34:315-350.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:523-75.
- Ridley, M. 1993. Blackwell Scientific Publications. Cambridge, Mass., USA.

- Rohlf, F.J. 1992. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. Pp. 131-159, en: L.F. Marcus, E. Bello, y A. García-Valdecasas (eds.) Contributions to Morphometrics. Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Madrid.
- Rohlf, F.J. y F.L. Bookstein. 1989. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Special Publ. No. 2. The Univ. of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- SAS Institute Inc. 1992. SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition, Cary.
- Schemske, D.W. y J. Ågren. 1995. Deceit pollination and selection on female flowers size in *Begonia involucrata*: an experimental approach. *Evolution* 49:207-214.
- Schemske, D.W., J. Ågren y J. Le Corff. 1996. Deceit pollination in the monoecious, neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). Pp. 292-318, en: D.G. Lloyd y S.C.H. Barrett (eds.) *Floral Biology*. Chapman and Hall, New York.
- Stanton, M., H.J. Young, N.C. Ellstrand, y J.M. Clegg. 1991. Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution* 45:268-280.
- Willson, M.F. y J. Ågren. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55:23-29.
- Ydenberg, R. y P. Schmid-Hempel. 1994. Modeling social insect foraging. *Trends in Ecology and Evolution* 9:491-493.
- Young, H.J. y M. Stanton. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71:536-547.
- Williams, G.C. 1992. *Natural Selection*. Oxford University Press, New York, USA.
- Willson, M.F. y J. Ågren. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55:23-29.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio señalan de manera consistente que la especie *B. gracilis* es polinizada por engaño. Las observaciones y los experimentos mostraron que los dos componentes básicos de la polinización por engaño, el mimetismo intersexual y la selección dependiente de la frecuencia (Little 1983, Dafni e Ivri 1981, Ågren *et al.* 1986, Willson y Ågren 1989) están presentes en esta especie.

Uno de los hallazgos más importantes de este trabajo fue que el fenómeno de mimetismo entre las flores con y sin recompensa opera de una manera muy particular. El mimetismo está basado en el tamaño relativo de los órganos reproductivos (área androceo o estigmas / área corola) mas que en el tamaño absoluto de estos atributos. Las plantas “engañan” a los polinizadores a través de la variación independiente del androceo y de la corola. Así, un androceo (o estigmas) de determinado tamaño puede parecer más grande de lo que es si está asociado con una corola relativamente pequeña. Es posible que esta variación aumente la incertidumbre asociada con la presencia y la cantidad de recompensa, dificultando así la distinción entre las flores femeninas y masculinas. Este tipo de mimetismo no había sido descrito anteriormente para una especie polinizada por engaño.

La variación en la proporción de sexual entre las poblaciones, así como la densidad de flores, influyó de manera significativa sobre la probabilidad de visita a ambos tipos de flor y sobre la producción de frutos. Sin embargo, la acción de la selección dependiente de la frecuencia (SDF) fue más intensa que la selección por denso-dependencia (SDD), lo que significa que la SDF fue el componente más importante en la determinación del éxito reproductivo de *B. gracilis*.

A pesar de que la mayoría de los estudios realizados sobre la biología de la polinización por engaño reconocen la importancia de la SDF y del mimetismo entre las flores, estos estudios se han enfocado en la fenología de la floración, en estimaciones del parecido (cualitativo y en el tamaño) entre las flores, y en la conducta de los polinizadores (Bawa 1977, 1980; Bawa *et al.* 1982, Ågren *et al.* 1986, Dukas 1987, Ågren y Schemske 1991, Schemske y Ågren 1995, Schemske *et al.* 1996, Armstrong 1997, Le Corff *et al.* 1998). Este es el primer estudio que evalúa explícitamente la presencia e intensidad de la SDF en una especie polinizada por engaño, y el primero en el que se hace un análisis formal del parecido entre las flores con y sin recompensa.

La SDF se manifestó principalmente a través de la conducta de los polinizadores. La proporción de flores masculinas y femeninas de una población afectó significativamente al número de visitantes que llegan a una población, y por lo tanto, afectó la probabilidad de visita de las flores. Asimismo, aunque la

probabilidad de producir un fruto también fue influenciada por la proporción sexual, el efecto fue menor. Lo anterior resulta consistente con la hipótesis de que en las especies polinizadas por engaño la fecundidad está limitada por el servicio de los polinizadores y no por la disponibilidad de polen. Este fenómeno parece ser particularmente evidente en esta especie ya que tanto el número de polinizadores como la tasa de visita a las flores son muy bajas en comparación con otras especies del género (Tabla 1).

Tabla 1. Tasa de visita a las flores (# visitas / hora) calculadas para las especies del género *Begonia* estudiadas hasta la fecha.

ESPECIE	Tasa de visita	FUENTE
<i>B. oaxacana</i>	83.9	Schemske <i>et al.</i> 1996
<i>B. involucrata</i>	51.4	Ågren y Schemske 1991
<i>B. tonduzii</i>	41.2	Le Corff <i>et al.</i> 1998
<i>B. urophylla</i>	29.1	Le Corff <i>et al.</i> 1998
<i>B. sousae</i>	4.4	Jiménez-Ambriz, com. pers.
<i>B. gracilis</i>	2.8	Este estudio

Esto podría explicarse por un empobrecimiento de la fauna de polinizadores en el área de estudio. La reserva de “El Pedregal” se encuentra ubicada dentro de la Ciudad de México y prácticamente aislada de otras áreas silvestres. En contraste, las otras especies estudiadas se ubican en lugares donde la matriz de vegetación es mucho más amplia y continua, y cuyas faunas de polinizadores están relativamente intactas. Sin embargo, un censo de visitantes florales realizados de manera simultánea en otra población de *B. gracilis* también en el Valle de México, pero ubicada dentro de un continuo de vegetación (Sierra de “El Ajusco”) mostró menor número de visitas (13 visitantes en seis horas de observación) que el observado en la reserva de “El Pedregal” (35 visitantes en seis horas de observación). Este resultado sugiere que las visitas que los polinizadores realizan a las flores de esta especie son en realidad muy poco frecuentes.

En general, las flores de las especies polinizadas por engaño parecen estar adaptadas a una fuerte incertidumbre en el servicio de los polinizadores. Atributos tales como la larga longevidad y viabilidad de las flores, la gran cantidad de óvulos y semillas, y la amplia superficie estigmática, han sido interpretados como ventajosos cuando las visitas de los polinizadores son poco frecuentes (Bawa 1980, Dafni 1984, Schemske *et al.* 1996, Armstrong 1997).

La SDF podría ser un fenómeno muy difundido en el género *Begonia*. En la gran mayoría de las especies las flores femeninas no presentan recompensas y requieren del servicio de los polinizadores para

la transferencia del polen. Por ejemplo, en observaciones de campo realizadas en seis especies de este género se encontró que los polinizadores discriminan en contra de las flores femeninas, y que esta conducta varía en función de la proporción sexual de la población (C. Domínguez, com. pers.). Resultados similares fueron encontrados en *B. sousae* (Jiménez-Ambriz, com. pers.). En *B. tonduzii* la producción de frutos varió (del 68% al 13%) cuando la proporción sexual en las poblaciones naturales se desvió hacia las flores femeninas, y los experimentos de polinización mostraron que dicha disminución se debió a una limitación por polinizadores (Le Corff *et al.* 1998). En *B. involucrata* la proporción de flores estuvo sesgada fuertemente hacia el sexo masculino (0.71-0.76) y no se detectó limitación alguna en la producción de frutos (Ågren y Schemske 1991).

Sin embargo, es posible encontrar excepciones. En *B. oaxacana* la producción de frutos fue alta (49%) aunque la proporción sexual poblacional estuvo sesgada hacia las flores femeninas (0.21-0.41). Además, no se encontraron diferencias significativas en la producción de frutos entre las inflorescencias con y sin flores masculinas (Schemske *et al.* 1996). En la especie *B. urophylla* se presentó una alta producción de frutos (superior al 70%) y ésta no se redujo significativamente cuando la proporción sexual poblacional estuvo sesgada hacia las flores femeninas (Le Corff *et al.* 1998). En nuestra opinión, si las flores masculinas presentan mucha recompensa (flores con androceo grande) entonces los polinizadores podrían seguir visitando esa población a pesar de los encuentros con las flores femeninas, ya que la cantidad de recompensa presente en las flores masculinas “compensaría” los errores (visitas a las flores sin recompensa). La información disponible muestra que *B. oaxacana* y *B. urophylla* son las especies que presentan el androceo más grande (y probablemente mayor cantidad de recompensa; Tabla 2), por lo que tal vez el mecanismo antes descrito explique el alto éxito reproductivo femenino encontrado en estas dos especies a pesar del sesgo hacia las flores femeninas observado en sus poblaciones.

Tabla 2. Tamaño del androceo en las flores masculinas (área promedio, en mm<sup>2</sup>) calculado para las especies del género *Begonia* estudiadas hasta la fecha.

ESPECIE	Androceo	FUENTE
<i>B. oaxacana</i>	18.4	Schemske <i>et al.</i> 1996
<i>B. urophylla</i>	16.1	Le Corff <i>et al.</i> 1998; Burt-Utley 1985
<i>B. involucrata</i>	12.9	Ågren y Schemske 1991
<i>B. gracilis</i>	9.1	Este estudio
<i>B. sousae</i>	~2	Jiménez-Ambriz com. pers.

La revisión de estos estudios sugiere que la polinización por engaño es un fenómeno común en el género, aunque parece existir mucha variación en los detalles sobre el funcionamiento de este síndrome de polinización. Los resultados de este estudio, junto con las predicciones del modelo propuesto, sugieren que una evaluación cuidadosa para determinar cómo opera este síndrome requiere datos sobre la variación en la proporción de flores con y sin recompensa, la densidad de flores, el grado de parecido (cuantitativo) entre las flores, la cantidad de recompensa ofrecida por flor, y las diferencias en el forrajeo asociadas con las especies de polinizadores. Por ejemplo, si encontramos que los polinizadores discriminan efectivamente en contra de las flores sin recompensa, entonces esperaríamos que el parecido entre los dos tipos de flor fuera muy importante, y la dependencia de la frecuencia fuera mayor.

En otras especies polinizadas por engaño no fue posible obtener la información necesaria para inferir la presencia de la SDF. En nuestro conocimiento, el único estudio que analizó el efecto de la proporción de flores con y sin recompensa sobre la producción de frutos es el de Ågren y colaboradores con la especie dioica *Rubus chamaemorus* (Rubiaceae). Ellos encontraron que la producción de semillas fue más alta en las poblaciones naturales que tuvieron una proporción de 0.5 en comparación con las poblaciones fuertemente sesgadas hacia las flores femeninas (0 - 0.1). Sin embargo, los experimentos de polinización mostraron que esta reducción fue debida a una limitación en la disponibilidad de polen (Ågren *et al.* 1989), lo cual no es consistente con la hipótesis de la polinización por engaño. El fracaso en la producción de frutos y semillas puede deberse a que la flor no fue visitada (limitación por polinizadores) o a que no existe suficiente polen en la población para fecundar a todos los óvulos disponibles (limitación por polen). La hipótesis de la polinización por engaño predice que la tasa de visita por flor disminuye en las poblaciones sesgadas hacia las flores femeninas, es decir, esperamos que el éxito reproductivo este limitado por polinizadores (Cap. 1).

En relación con el otro componente de la polinización por engaño, el mimetismo, este no opera de la manera en la que se ha sugerido para otras especies. Los estudios existentes señalan que las flores sin recompensa visitadas más frecuentemente por los polinizadores son las que imitan (Jiménez-Ambríz com. pers.) o exageran (Ågren y Schemske 1991, Schemske *et al.* 1996) los atributos que los polinizadores utilizan para elegir a las flores con recompensa. En cambio, el mimetismo en *B. gracilis* está basado en el tamaño relativo del androceo y de los estigmas. Este mimetismo es muy interesante, ya que sugiere que el engaño proviene tanto de las flores femeninas como de las masculinas. Los polinizadores prefieren a las flores masculinas con la mayor cantidad de recompensa, y la evidencia

indica que utilizan el tamaño del androceo para evaluar la cantidad de recompensa por flor. En esta situación, las flores masculinas “pueden” aparentar abundante recompensa (un androceo grande) si este está asociado con una corola relativamente pequeña, “engañando” así a los polinizadores. La variación independiente en estos dos atributos de las flores masculinas, cuando lo común es lo contrario, apoya esta suposición. Esta situación de doble engaño puede tener dos explicaciones: a) la recompensa está asociada al sexo masculino, y entonces la adecuación del sexo femenino depende del otro sexo (situación que también está sujeto a SDF), y b) las plantas de *B. gracilis* son cosexuales, por lo que la adecuación de los individuos se obtiene a través de las dos funciones sexuales, y cabría esperar entonces una “cooperación” entre los dos sexos.

Los resultados señalan que existe una similitud funcional entre las flores femeninas y masculinas de *B. gracilis*, ya que el parecido está basado en aquellos atributos que los polinizadores usan para elegir a las flores. Sin embargo, no se encontró variación entre los individuos en la morfología de las flores, sino que la variación se encuentra dentro de los mismos individuos. Lo anterior sugiere que este mimetismo funcional parece haber alcanzado su límite evolutivo, por lo menos en las poblaciones de la Reserva de “El Pedregal”, ya que no existe variación sobre la cual actúe la selección natural.

### Corolario

Este estudio señala que los aspectos determinantes del éxito de la polinización por engaño en *B. gracilis* son la selección dependiente de la frecuencia, la densidad-dependencia, y el mimetismo, en ese orden. Para otras especies polinizadas por engaño, el orden de importancia puede variar de acuerdo a los atributos ecológicos de cada especie.

### LITERATURA CITADA

- Ågren, J., T. Elmqvist, and A. Tunlid. 1986. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 70:332-338.
- Ågren, J. and D.W. Schemske, 1991. Pollination by deceit in a neotropical monoecious herb, *Begonia involucrata*. *Biotropica* 23:235-241.
- Armstrong, J.E. 1997. Pollination by deceit in nutmeg (*Myristica insipida*, Myristicaceae): floral displays and beetle activity at male and female trees. *Am. J. Bot.* 84:1266-1274.
- Bawa, K.S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31:52-63.

- Bawa, K.S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34:467-474.
- Bawa, K.S., C.J. Webb, and A.F. Tuttle. 1982. The adaptive significance of monoecism in *Cnidoscolus urens* (L.) Arthur (Euphorbiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 85:213-223.
- Burt-Utley, K. 1985. A revision of Central American species of *Begonia* section *Gireoudia* (Begoniaceae). *Tulane Stud. Zool. Bot.* 25:1-131.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:259-278.
- Dafni, A. and Y. Ivri. 1981. Deceptive pollination syndrome in some orchids in Israel. *Acta Bot. Neerl.* 29:55 (abstract).
- Dukas, R. 1987. Foraging behavior of three bee species in a natural mimicry system: Female flowers which mimic male flowers in *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae). *Oecologia* 74:253-263.
- Le Corff, J., J. Ågren, and D.W. Schemske. 1998. Floral display, pollinator discrimination, and female reproductive success in two monoecious *Begonia* species. *Ecology* 79:1610-1619.
- Little, R.J. 1983. A review of floral food deception mimicries with comments on floral mutualism. In: C.E. Jones and R.J. Little (eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*, Scientific and Academic Editions, New York.
- Schemske, D.W. and J. Ågren. 1995. Deceit pollination and selection on female flowers size in *Begonia involucrata*: an experimental approach. *Evolution* 49:207-214.
- Schemske, D.W., J. Ågren, and J. Le Corff. 1996. Deceit pollination in the monoecious, neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). Pp 292-318 in: D.G. Lloyd and S.C.H. Barrett (eds.) *Floral Biology*. Chapman and Hall, New York.
- Willson, M.F. and J. Ågren. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55:23-29.