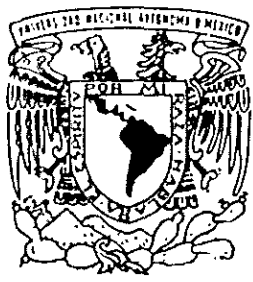


00376

-5-



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE UNA ESPECIE POLINIZADA POR ENGAÑO

T E S I S QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE MAESTRA EN CIENCIAS (Ecologia y Ciencias Ambientales) PRESENTA BIOL. GEORGINA JIMENEZ AMBRIZ



DIRECTOR DE LA TESIS: DR. CESAR A. DOMINGUEZ PEREZ TEJADA

280800

MEXICO, D.F.

JUNIO DEL 2000



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Creo que uno escribe básicamente para dos personas: para uno mismo, tratando de hacerlo absolutamente perfecto, o sino maravilloso. Después uno escribe para la persona a quien ama, lo mismo si ella puede o no leer o escribir, y si está viva o muerta.

Ernest Hemingway

A Camilo, Héctor, Ale, René, Miguel, Rodolfo, Luís, Manuel, Ale G., Adriana, Fernando, Toño, Mariana, Selene, Néstor, Mario R., Dino, Mario, Enrique, Ricardo y César

Pido perdón a los Hombres de ciencia por dedicar esta tesis a este grupo de estudiantes. Tengo una disculpa muy seria: Ellos son mis compañeros y amigos; y con ellos compartí la vida en la universidad durante este último año. Pero tengo otra disculpa: Ellos también comprenden lo que es hacer ciencia y algún día serán gente de ciencia, si no es que ya lo son. Y aún tengo una tercera disculpa: Ellos estudian en la Universidad Nacional Autónoma de México (como yo), cuyo proceso de cambio ha sido difícil, doloroso e incierto en este último año. Ellos tienen, por consiguiente, la necesidad de vislumbrar una esperanza sobre su universidad. Si no bastaren todas estas disculpas quiero entonces dedicar esta tesis a las personas de Ciencia, investigadores o profesionales que un día serán; todos los investigadores han comenzado por ser jóvenes estudiantes.

Pido perdón también a Antoine de Saint-Exupéry por hacer mía su dedicatoria.

Biología reproductiva de una especie polinizada por engaño

Georgina Jiménez Ambriz

Resumen.

En el género *Begonia* la única recompensa para los polinizadores es el polen, los visitantes de las flores femeninas no obtienen recompensa. Se ha propuesto que estas plantas son "polinizadas por engaño". Este síndrome se clasifica como un mimetismo batesiano, en el que se favorece el parecido entre las flores masculinas y femeninas y una proporción sexual sesgada hacia las flores masculinas.

Los objetivos del estudio fueron evaluar si la selección natural favorecía la semejanza de los atributos florales de ambos sexos; y la acción de la selección dependiente de la frecuencia (SDF).

La selección natural en el tamaño y la forma florales se evaluó a través de la respuesta de los polinizadores y del éxito reproductivo de las flores; y la selección dependiente de la frecuencia a partir la variación en las proporciones sexuales de las plantas y de los parches y su relación con la conducta de los polinizadores y el éxito reproductivo de las plantas.

La selección natural favoreció a las flores femeninas cuya forma es semejante a la de las masculinas. Las flores femeninas fueron discriminadas por los polinizadores cuando se encontraban en mayor cantidad y su éxito reproductivo aumentó en parches con proporciones sexuales sesgadas hacia las masculinas, lo que indica la acción de la SDF. El número de flores también se relacionó con las visitas de los polinizadores y en la producción de frutos de la planta. Estos resultados apoyaron la hipótesis clásica del mimetismo

Agradecimientos

Antes que nada agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México el haberme brindado la oportunidad de estudiar en sus aulas, de ingresar a un programa de posgrado, de estudiar Ciencia y de compartirla. Mantengo la esperanza de que esta oportunidad se mantenga abierta para todos, sin distinciones.

A la primera persona a la que quiero agradecer por su apoyo en la realización de esta tesis es al Dr. César A. Domínguez. A él agradezco la propuesta del proyecto para el desarrollo de esta tesis, la dirección de la misma, las enriquecedoras discusiones y observaciones durante el trabajo, el apoyo académico, económico y moral para su realización, el espacio brindado en el laboratorio de interacción planta-animal del Instituto de Ecología de la U.N.A.M., y finalmente, su paciencia.

Mi familia jugó un papel importante e indispensable durante la realización de este trabajo. A mi mamá, a mis hermanas y hermano: Toña, Lupita, Rosa, Tere, y Toño, mi gracias por el apoyo y cariño que me han brindado durante este tiempo.

Los Doctores Rodolfo Dirzo y Constantino Marín revisaron el trabajo durante su realización e hicieron muy valiosas observaciones. A ellos les agradezco sus críticas durante el trabajo de campo, sus comentarios durante el análisis de los resultados, la revisión de la tesis y todas sus enriquecedoras observaciones.

Los demás miembros del jurado evaluador de la Tesis, Ma. Del Carmen Mandujano, Luis Eguiarte Frunz, Carlos Cordero y Francisco Ornelas, hicieron críticas y comentarios que ayudaron a mejorar la tesis, muchas gracias por revisarla y por sus observaciones.

Parte del trabajo de campo de 1995 se realizó con la ayuda de Luis Fernando Rosas P. y de los hermanos Sinaca; el trabajo de campo de 1996 se realizó con la ayuda de Rebeca Parra, Luis Ibarra y Fernando. A ellos les agradezco mucho su colaboración.

A Néstor Mariano también le agradezco las discusiones sobre ciencia y sus muy amables sugerencias en el análisis estadístico presentado en el apéndice de la tesis.

A R. Rolph le agradezco el haberme proporcionado información y orientación sobre el uso del programa para el análisis de forma "1101 warps".

El personal de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" me facilitó el uso de las instalaciones de la estación. Gracias mil a ellos por haberme brindado de hospitalidad durante mi estancia en "Los Tuxtlas", especialmente al Dr. Gonzalo y a Jorge Perea.

A los compañeros del laboratorio les agradezco las discusiones científicas y los buenos ratos.

La maestría en la facultad de Ciencias la cursé con una beca de CONACyT. Durante la realización de la tesis recibí una beca por parte del proyecto de DGAPA "Polinización por engaño en el género *Begonia*", mismo que sustentó los insumos del proyecto de tesis. Agradezco a estas instancias el apoyo económico.

A todos aquellos que, de una u otra forma, me brindaron su apoyo durante la realización de este trabajo, Muchas Gracias.

Índice

Resumen.	iii
Agradecimientos	iv
Índice	vi
Introducción	1
Antecedentes	3
Objetivos	12
Especie	13
Sitio de estudio	15
Método	17
Selección independiente de la frecuencia sobre los atributos florales	17
a) Variación en los atributos florales	18
Variación en la producción de recompensa	18
Tamaño de las flores	19
Forma de las flores	21
b) Atributos florales como indicadores de recompensa para los polinizadores	24
c) Relación de los atributos de las flores con la atracción de polinizadores y su éxito reproductivo.	25
Visitas de polinizadores	25
Producción de frutos	28
Selección dependiente de la frecuencia y el efecto del número de flores	29
Efecto de la proporción sexual sobre la conducta de los polinizadores	29
Efecto de la proporción sexual sobre la eficiencia en la producción de frutos	33
Efecto de número de flores por planta	33
Resultados	34
Historia natural de los polinizadores de <i>Begonia sousae</i>	34
Atributos florales	39
Recompensa y su relación con los atributos de la planta	39
Tamaño de las flores	44
Forma de las flores	44
Selección sobre los atributos florales	49
Atracción de polinizadores	49
El tamaño de las flores y la atracción de polinizadores	49

La Forma de las flores y la atracción de los polinizadores	50
<i>Éxito reproductivo de las flores</i>	51
Tamaño de las flores	51
Forma de las flores	51
Selección dependiente de la frecuencia	53
Atracción de polinizadores	53
Relación entre la proporción sexual y el éxito reproductivo	55
Efectos del número de flores en la visita de polinizadores y en el éxito reproductivo de las plantas	57
Discusión	59
Bibliografía	68
Apéndice I	73

Introducción

Los sistemas reproductivos de las plantas resultan particularmente atractivos como sujetos de investigación porque sus atributos se relacionan directamente con su éxito reproductivo y presentan una gran variación entre especies. Esta variación se observa en los sistemas sexuales (desde hermafroditismo hasta dioicismo), los síndromes de polinización (adaptaciones para polinización por viento o animales), los sistemas de apareamiento (desde autogamia hasta entrecruzamiento) y los mecanismos de autoincompatibilidad de las diferentes especies de plantas. Se ha propuesto que la expresión de estos atributos en el sistema reproductivo de una planta puede influir en la transmisión de genes a la siguiente generación, por lo que se considera a la selección natural como la principal fuerza evolutiva que los moldea (Silvertown y Lovett Doust 1993, Wyatt 1983, Dafni 1992).

La evolución de la reproducción sexual en las plantas con flor se encuentra estrechamente relacionada con la evolución de los animales que promueven el transporte de polen de una planta a otra (Crepet 1983, Waddington 1983, Dafni 1992). Estos animales funcionan como polinizadores mientras satisfacen sus requerimientos alimenticios, energéticos o de recursos durante sus visitas a las flores. Las plantas a su vez, presentan atributos que pueden satisfacer estos requerimientos, tales como la producción de néctar, polen, esencias, ceras, o cuerpos alimenticios (Sprengel 1793, Darwin 1895, Crepet 1983, Kieffer et al. 1984, Roubik, 1989).

Las estructuras de reproducción sexual de las plantas se encuentran en la flor. Se ha considerado que si los atributos de una flor, como por ejemplo el color, el

tamaño y la forma, se relacionan con la recompensa que puede obtener un polinizador, éstos los podrían usar como señales; lo que facilitaría la atracción de polinizadores por parte de las flores (Waddington 1983, Waser 1983, Dafni 1992).

Debido a la presencia de este conjunto de adaptaciones, la polinización ha sido considerada uno de los ejemplos clásicos de cooperación entre especies (Gilbert 1974). Sin embargo, existen ejemplos que ilustran que la polinización por animales es frecuentemente una interacción en la cual se confrontan los intereses de las especies involucradas (Kiester et al. 1984).

Dado que la producción de recompensa puede tener un alto costo para la planta, la selección natural podría favorecer una reducción en la asignación de recursos a su producción (Bawa 1980, Soberón y Martínez del Río 1985) si los recursos ahorrados pudieran canalizarse a la producción de semillas (Bell 1986, Lovett y Lovett 1988, Loyd 1989, Willson y Ågren 1989, Silvertown y Lovett Doust 1993).

En adición, si la probabilidad de visita se asocia con la producción de recompensa, una reducción en la producción de ésta afectaría la transferencia de polen debido a una reducción en la tasa de visita por polinizadores (Young y Stanton 1990, Klinhamer y de Jong 1990, Gilbert et al. 1991, González et al. 1995). No obstante algunas especies parecen haber seguido este camino evolutivo. Por ejemplo, existen plantas polinizadas por animales que producen flores sin ningún tipo de recompensa para sus visitantes. Estas flores aprovechan la presencia de otras flores que sí producen recompensa e imitan sus caracteres, con lo que atraen a los polinizadores a través del engaño; estas flores son mantenidas en frecuencias tan

bajas que los polinizadores no las discriminan fácilmente, a esta forma de polinización se le ha llamado polinización por engaño (Baker 1976, Bawa 1977, Dafni 1984 y 1986).

Aunque se han descrito diferentes tipos de polinización por engaño, en éste trabajo se hará énfasis en el fenómeno de mimetismo intersexual (Bawa 1980). Este mimetismo ocurre entre las flores masculinas y femeninas de especies con flores unisexuales (monoicas y dioicas), en las que uno de los dos tipos de flor no produce recompensas (usualmente las hembras, Willson y Ågren 1989).

En esta tesis se pone a prueba la hipótesis de que una especie del género *Begonia*, *B. sousae*, se reproduce mediante polinización por engaño, ya que sus flores femeninas no producen ningún tipo de recompensa para los polinizadores. Lo anterior implica probar 1) que la selección natural actúa sobre los atributos de las flores femeninas favoreciendo su parentesco con los atributos de las flores masculinas (Willson y Ågren, 1989), y 2) que la selección dependiente de la frecuencia actúa sobre las proporciones sexuales, favoreciendo una mayor frecuencia de flores macho, lo que también promueve el éxito reproductivo de las hembras (Vogel 1978, Bawa, 1980).

Antecedentes

La polinización por engaño puede ocurrir a través de diferentes mecanismos, y se ha clasificado en función del tipo de estímulo al que los polinizadores responden cuando son atraídos a las flores. El engaño ocurre en alguna de las siguientes situaciones: 1) cuando las flores sin recompensa imitan señales que el polinizador asocia con apareamiento, por ejemplo la pseudocópula o el engaño reproductivo (e. g. *Orchis*

papilionaceae, *O. galilea* y *Oprhys*) (Dafni 1984, Pasteur 1982); o 2) cuando las flores sin recompensa imitan señales que el polinizador asocia con la presencia de recursos, como polen, néctar, aceites o esencias (Little 1983, Dafni 1984, 1986). Este último tipo, el engaño por recursos, puede ocurrir entre o dentro de especies.

Un ejemplo de mimetismo interespecífico es la orquídea *Thelmitra antennifera*, la cual tiene flores hermafroditas que no producen ninguna recompensa para los polinizadores (Dafni y Calder 1987). Esta especie florece frecuentemente junto a otras especies de color similar, por lo que su éxito reproductivo depende de su baja frecuencia y de las visitas de polinizadores inexpertos. Se supone que *T. antennifera* atrae a los polinizadores a través de estímulos visuales y olfativos semejantes a los de las especies que cohabitan con ella. Este tipo de mimetismo también se presenta en *Lobelia cardinalis* (Brown y Kondric-Brown 1979), *Orchis caspia*, *O. israelitica*, *O. pallens*, *Traunseyneca globosa* (Dafni 1984), *Epidendrum ciliare* (Ackerman y Montalvo 1990), y *Orchis collina*, esta última mimetiza a *Orchis coriophora* que acumula néctar en el espolón (Dafni 1986).

El engaño intraespecífico por alimento, que es el que se estudia en este trabajo, se presenta entre flores de diferente sexo pero de la misma especie, por lo que se le ha llamado mimetismo intersexual (Bawa 1980). En este mimetismo las flores de uno de los sexos no producen recompensa e imitan a los atributos de las flores del sexo que sí ofrecen recompensa. Este caso sólo se presenta en plantas con flores unisexuales (dioicas o monoicas), y en la mayoría las flores masculinas son las únicas que producen recompensa (Dafni 1986, Little 1983, Willson y Ågren, 1987). Baker (1976) había llamado a este tipo de mimetismo polinización por error,

sin embargo, considerando que este término hacía referencia a la equivocación de los polinizadores durante el forrajeo y no al sistema de polinización de la planta, Bawa (1980) se refirió a él como mimetismo intersexual y Little (1983) como automimetismo.

Las plantas en las que se ha estudiado la polinización por engaño por mimetismo intersexual presentan algunas características en común:

1) Solamente las flores de un sexo, usualmente las masculinas, producen recompensas (Willson y Ågren 1987). Este dimorfismo en la producción de recompensas se expresa de varias formas. Algunas especies producen néctar y polen en las flores masculinas mientras que las flores femeninas producen poco o nada de néctar; por ejemplo *Cupania guatemalensis* (Bawa 1977) y *Rubus chamaemorus* (Ågren, et al. 1986) producen poco néctar en las flores femeninas; y las flores femeninas de *Jacaratia dolicaula* (Bawa 1980) y *Ecballium elaterium* (Dukas 1987) no producen néctar; otras especies presentan como única recompensa el néctar, como es *Carica papaya* (Baker 1976); y en el género *Begonia* la única recompensa que los polinizadores pueden obtener es el polen (Ågren y Schemske 1991 y Schemske y Ågren 1995).

2) Las flores femeninas son semejantes a las masculinas al menos en un atributo (Willson y Ågren 1989). Por ejemplo, en *Jacaratia dolicaula* los lóbulos estigmáticos de las flores femeninas son similares a los de la corola de las flores masculinas (Bawa, 1980). La semejanza puede presentarse entre alguna parte de la flor femenina con alguna parte de la flor masculina. Wilson y Ågren (1989) propusieron que el parecido entre flores debe darse entre partes no homólogas para

que se pueda hablar de mimetismo; pero esto solo se ha probado entre flores masculinas y femeninas de *Jacaratia dolicaula* (Bawa 1980). En otras especies la flor femenina presenta anteras no dehiscentes como en *Cupania guatemalensis* (Bawa 1977), *Rubus chamaemorus* (Ågren, Elmquist y Tunlid 1986), y *Thalictrum pubescens* (Davis 1997).

3) Las flores masculinas son más abundantes que las femeninas, y/o su periodo de floración puede durar más tiempo que el de las flores femeninas (Dafni y Calder 1987). Por ejemplo, en *Jacaratia dolicaula* existe un sesgo hacia la producción de flores masculinas (Bawa 1980), mientras que en *Begonia involucrata*, aunque la proporción de sexos es uno a uno, la fase masculina es más prolongada que la femenina (Ågren y Schemske 1991).

Se ha mostrado que los polinizadores de este tipo de plantas prefieren las flores que tienen recompensa (Baker 1976, Bawa 1977, 1980, Ågren Elmquist y Tunlid 1986, Dukas 1987, Bierzychudek 1987, Ågren y Schemske 1991, Le Corff, Ågren y Schemske 1998, Castillo 1999). Esto resulta coherente con el hecho de que la adecuación de los polinizadores depende directamente de la cantidad de alimento que logran obtener durante el forrajeo (Page et al. 1995). El polen provee de proteínas para que las hembras reproductivas produzcan huevos y para el crecimiento de larvas, mientras que el néctar provee de la mayoría de la energía para la actividad y la termoregulación (Rasheed y Harder, 1997, Schmith-Hempel, 1987). En estudios basados en modelos de forrajeo óptimo se ha mostrado que las abejas maximizan la eficiencia energética durante el forrajeo, (Schmith-Hempel 1987). Cuando las abejas forrajean por polen, obtienen beneficios no energéticos que

satisfacen requerimientos nutricionales diferentes a cuando forrajean por néctar. Un estudio mostró que las abejas del género *Bombus* maximizan la eficiencia en la recolección de polen; es decir, hacen máxima la cantidad de polen recolectado por la cantidad de energía gastada durante el forrajeo (Rasheed y Harder, 1997). Entre las restricciones que se han considerado que afectan la eficiencia del forrajeo podemos mencionar a la cantidad de recompensa que las abejas pueden obtener de cada flor, el tiempo o el gasto energético del vuelo entre las flores, entre las plantas y hacia el nido, y el tiempo o el gasto energético de manipulación de las flores (Waser 1983, Rasheed y Harder, 1997).

Considerando lo anterior esperaríamos que los polinizadores que discriminan entre las flores que tienen recompensa y las que no la tienen o que forrajean preferentemente en los grupos de plantas (o "parches") con una gran cantidad de flores con recompensa, sean favorecidos con una mayor adecuación (Dafni 1984, 1992, Wilson y Ågren 1989).

Sin embargo, los polinizadores no son capaces de medir directamente la cantidad de recompensa que obtendrán de una flor, por lo que se espera que utilicen señales de las flores que les permitan decidir sobre el forrajeo (Waser 1983, Dafni 1992). Una señal podría ser cualquier atributo visual u olfativo de la flor que se correlacione con la cantidad y calidad de recompensa que produce y que sea percibido y usado por los polinizadores. Por ejemplo, si la forma, el tamaño o el color de la flor se correlacionan con la cantidad y/o la calidad de la recompensa, estos atributos podrían ser usados por los polinizadores como indicadores de recompensa o como señales (Little 1983, Dafni y Calder 1987, Ågren y Schemske 1991, Dafni

1992).

Las flores que pagan los costos de la producción de recompensa y del desarrollo de señales pueden considerarse flores de alta calidad. Estas flores producen “señales honestas” para los polinizadores, en el sentido de que indican la presencia y cantidad de recompensa que un polinizador podría obtener. Estas señales permitirían a los polinizadores discriminar a las flores de alta calidad aumentando su eficiencia durante el forrajeo. El costo que pagan estas flores se compensaría por los beneficios que obtienen en términos de donación y/o recepción de polen.

Dado que las plantas deberían competir entre ellas por el servicio de los polinizadores, si estos son un factor que limite su fecundidad, se esperaría que cualquier atributo que aumente su eficiencia para atraer a los polinizadores tuviera una ventaja selectiva (como por ejemplo, un aumento en la producción de recompensa). Por estas razones, al mismo tiempo que se esperaría selección sobre las flores para producir las señales indicadoras de recompensa, se esperaría una fuerte presión de selección sobre la planta para aumentar la atracción de polinizadores a través de una mayor producción de recompensa por flor o de la producción de más flores masculinas.

En este contexto sería pertinente preguntarse ¿Cómo hacen las flores sin recompensa de las plantas polinizadas por engaño para atraer polinizadores y por lo tanto para lograr su fecundación? En teoría, la polinización por engaño funciona de manera similar a un mimetismo Batesiano, tal como el que ocurre entre mariposas tóxicas, mariposas no tóxicas y sus depredadores (Ridley, 1993). En este tipo de

mimetismo existe un modelo, que es el que genera la señal, la cual se asocia con un caracter repelente o atrayente; un mimeta que es el que imita la señal del modelo; y un operador que es el receptor de la señal y el que ejerce la presión de selección sobre el modelo y el mimeta (Endler 1981, Dafni 1984, 1992).

En la polinización por engaño las flores que producen recompensa funcionan como modelo, sus atributos florales funcionan como señales para el polinizador, y el polinizador funciona como operador (Baker 1976). Bajo estas condiciones, las flores mimeta (flores sin recompensa y que imitan la señal) atraen a los polinizadores porque son semejantes en sus atributos florales a las que sí producen recompensa. Las flores mimeta que logran tener éxito en atraer a los polinizadores serían favorecidas por selección natural. Esta es la esencia del engaño, ya que la flor obtiene los servicios de los polinizadores sin pagar los costos de la producción de recompensa.

Las flores sin recompensa pueden engañar a los polinizadores 1) por su semejanza con las flores con recompensa y 2) porque su frecuencia en la población de flores es tan baja, que las equivocaciones del polinizador son menos costosas que discriminar entre flores con y sin recompensa.

En las plantas polinizadas por animales se ha observado una variación en los patrones de asignación de recursos a las estructuras de atracción, por ejemplo en algunas plantas dioicas se ha observado que las flores femeninas tienen corolas más pequeñas que las flores masculinas (Bell 1985). En la polinización por engaño, las flores sin recompensa deberían producir el mismo tipo de señales que las flores con recompensa para atraer a los polinizadores, por lo que se espera que haya selección

sobre los atributos florales en este sentido. Sin embargo, esto ocurrirá sólo si la producción de los atributos florales involucrados en el mimetismo es menos costosa que la producción de recompensa.

Sobre la frecuencia de las flores sin recompensa en la población, imaginemos un escenario inicial en el que las plantas producen flores con recompensa, lo que favorece las visitas de los polinizadores. Bajo estas circunstancias, las pocas flores mimeta producidas tendrían mayores probabilidades de engañar a los polinizadores y serían favorecidas con un mayor número de visitas. Esto favorecería la producción de flores sin recompensa o mimetas. Sin embargo, si la frecuencia de las flores mimeta aumentara en la población, el polinizador podría dejar de asociar la señal con la presencia de recompensa, lo que ocasionaría que fuera más selectivo durante el forrajeo. Probablemente, la decisión económica (en términos de forrajeo) sería la de abandonar la población o incluso esa especie como fuente de alimento (Castillo et al. 1999). Esto no solo afectaría la adecuación del mimeta sino también la del modelo (Ridley, 1993). De esta manera se esperaría que la selección dependiente de la frecuencia mantuviera una proporción de sexos sesgada hacia las flores masculinas. La selección dependiente de la frecuencia se define como la selección que ocurre cuando la adecuación de un fenotipo depende críticamente de su frecuencia en la población y de la frecuencia de otros fenotipos alternos en la población (Parker, 1984).

Por lo tanto, en un sistema de polinización por engaño la selección natural se expresa de las siguientes maneras:

- 1) Competencia entre plantas por el servicio de los polinizadores, lo que genera

selección por atributos honestos.

2) Selección natural sobre los atributos de las flores sin recompensa para parecerse más a las flores con recompensa

3) Selección dependiente de la frecuencia sobre las frecuencias relativas del mimeta y del modelo.

Los factores involucrados en estos tipos de selección son: 1) los intrínsecos a las plantas, entre ellos, los atributos florales, la frecuencia de flores con y sin recompensa y el número total de flores en la planta; y 2) los extrínsecos a las plantas, como son la frecuencia de flores masculinas y femeninas en el parche de plantas, el número de flores del parche y los polinizadores. Si los tipos de selección mencionados están operando en la polinización por engaño, se espera que estos factores (los intrínsecos y extrínsecos a las plantas) tengan efectos sobre la adecuación de las plantas. La adecuación puede medirse a través de la atracción de polinizadores (indicador potencial de la adecuación masculina) y del éxito en la producción de frutos por las flores femeninas (Fig. 1.1) (ambos indicadores potenciales de la adecuación femenina).

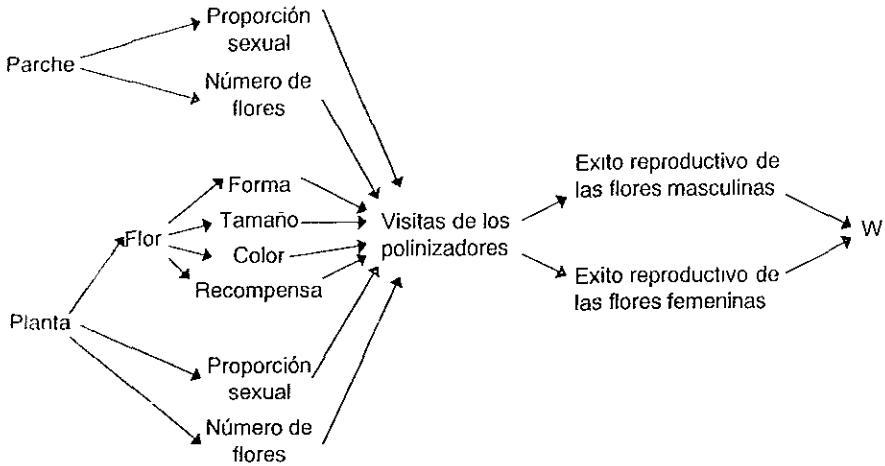


Figura 1.1. Esquema de la forma en que se interrelacionan los factores intrínsecos y extrínsecos de la planta (entre ellos y con el éxito reproductivo de la planta) involucrados en la polinización por engaño.

Objetivos

El objetivo general de este estudio fue determinar la acción de las diferentes formas de selección que en teoría integran un sistema de polinización por engaño: 1) la selección sobre los atributos florales que favorece la similitud de las flores masculinas y femeninas, y 2) la selección dependiente de la frecuencia que actúa sobre la proporción de flores de ambos sexos.

Los objetivos particulares fueron:

- 1) Determinar la acción de la selección independiente de la frecuencia en los atributos florales que podían ser usados como señales. Para esto, se midió la variación en tres atributos florales: la producción de recompensa, el tamaño y la forma de las flores. Se analizó la relación de la producción de recompensa con el tamaño y la forma de las flores para ver si podían ser

usados como señales por los polinizadores; y finalmente se evaluó la relación de estos dos atributos con dos componentes de adecuación: las visitas de polinizadores a las flores masculinas y femeninas, y el éxito en la producción de frutos.

- 2) Determinar la acción de la selección dependiente de la frecuencia (SDF). Para esto se analizó la relación entre las proporciones sexuales de plantas individuales y parches de plantas con i) la discriminación de las flores masculinas y femeninas por los polinizadores y ii) la adecuación femenina de las plantas medida a través de la eficiencia en la producción de frutos.
- 3) Determinar los efectos del número total de flores producidas por la planta y por parche de plantas en la atracción de los polinizadores y en el éxito reproductivo de las plantas. Para ello se estableció la relación del número de flores de cada planta individual con 1) el número de visitas recibidas y 2) la adecuación femenina medida a través de la eficiencia en la producción de frutos.

Especie

La especie que se eligió para este estudio fue *Begonia sousae*. Se trabajó con la población de la estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas" en Veracruz. Esta especie crece en pequeños parches que a su vez forman poblaciones que se distribuyen en los bordes y en partes perturbadas de la selva y en zonas de pedregal de la misma.

Las plantas de esta especie son perennes y presentan rizoma rastrero, grueso y succulento. Las hojas son láminas oblicuas y tienen un peciolo largo que crece

desde el rizoma. Como la mayoría de las plantas del género *Begonia*, esta especie es monoica, es decir, es una planta cosexual que produce flores unisexuales. En *B. sousae* la inflorescencia está constituida por un tallo central largo que crece del rizoma, el cual se ramifica dicotómicamente de manera ligeramente asimétrica y presenta flores de ambos sexos (Fig. 1.2). Las flores masculinas y femeninas abren de manera separada en el tiempo, presentándose primero una fase masculina, después una fase femenina y algunas veces una fase masculina corta al final de la floración. Esta separación temporal de los sexos puede no estar bien definida y las fases masculina y femenina se sobreponen frecuentemente.

Las flores de ambos sexos son muy semejantes morfológicamente (Vogel 1978). Ambas tienen dos tépalos de color rosa; la flor masculina tiene el androceo al centro y es de color amarillo, la flor femenina tiene el gineceo al centro, de color similar al del androceo y trilobulado (Fig. 1.3).

La temporada de floración de esta especie en la región de los Tuxtlas, ocurre durante la época de secas: comienza en el mes de abril y termina en el mes de mayo. Los polinizadores de esta planta son abejas (obs. per.).

Esta especie fue seleccionada porque reúne las características de una planta polinizada por engaño. Es decir, es polinizada por abejas y las flores masculinas son las únicas que producen recompensa (polen). También se eligió por su abundancia en el momento en que se inició el estudio, así como por la facilidad para observar las estructuras florales y la conducta de forrajeo de los polinizadores.

Sitio de estudio

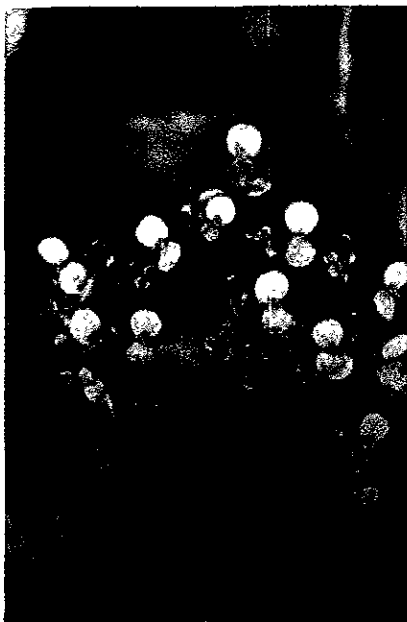
El estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas" (entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y los 18°34' y 18°36' de latitud norte). La reserva se localiza en la sierra de los Tuxtlas (18°10' N y 94°42'O), al sur de Veracruz. Esta área es el límite más norteño de los parches de selva alta perennifolia en México, e incluye una mezcla de especies de origen tropical y neártico única, y algunas especies endémicas. La sierra es una serie de montañas de origen volcánico. La precipitación es de alrededor de 4500 mm y cada mes tiene no menos de 100 mm. La época de lluvias es un periodo lluvioso relativamente frío (la llamada época de nortes) de noviembre a febrero, el cual aporta hasta el 18% de la precipitación anual. También tiene un periodo relativamente seco (abril a mayo). La temperatura promedio anual es de 23.4° C, variando de 17° C en enero a 26° en junio.

La reserva se localiza en la vertiente este del volcán San Martín Tuxtla, y ocupa un terreno inclinado cuya altitud varía entre los 150 m.s.n.m. en su lado este, hasta aproximadamente 650 m.s.n.m. en su lado oeste. El área de la estación está cubierta en su mayoría por selva alta perennifolia, esta incluye más de 200 especies de árboles y la altura promedio del dosel es 30 m. Algunas variantes de la vegetación son la selva mediana en el cerro del vigía y la selva alta sobre el pedregal, hacia el oeste de la reserva. En esta última, se localizan las poblaciones de *Begonia sousae* que se usaron en este estudio. Gran parte de los alrededores de la reserva están convertidos en potreros o acahuales, excepto el flanco oeste, donde la selva se extiende hacia el volcán San Martín (Dirzo y Miranda 1991; González Soriano, Dirzo y Vogt, 1997).



Figura 1.2 Planta de *Begonia sousae*

a)



b)



Figura 1.3 a) Fracción de una inflorescencia con flores masculinas o en fase masculina y b) inflorescencia en fase femenina de *Begonia sousae*.

Método

Dado que el objetivo principal de este trabajo es evaluar la acción de la selección natural y de la SDF en un sistema de polinización por engaño, los métodos fueron divididos en dos secciones: selección independiente de la frecuencia sobre los atributos florales y selección dependiente de la frecuencia sobre las proporciones sexuales de las plantas y de los grupos de plantas.

Selección independiente de la frecuencia sobre los atributos florales

El objetivo de esta sección fue evaluar si existe selección sobre dos atributos morfológicos de las flores femeninas para parecerse a los de las flores masculinas de *B. sousae*. Los objetivos particulares de esta sección fueron:

- a) Evaluar la variación existente en los atributos de las flores masculinas y femeninas
- b) Determinar si existe relación entre la variación de los atributos de las flores masculinas y la producción de recompensa.
- c) Determinar si existe una relación de los atributos de las flores masculinas y femeninas con la atracción de polinizadores y el éxito reproductivo de las flores femeninas.
- d) Determinar si las flores femeninas mimetizan los atributos de las flores masculinas.

a) Variación en los atributos florales

Los atributos florales considerados en este estudio fueron la cantidad de recompensa, el tamaño y la forma de las flores.

Variación en la producción de recompensa

La variación en la cantidad de recompensa producida por las flores masculinas se estimó por medio de un muestreo de androceos de flores masculinas recién abiertas, pertenecientes a 35 individuos de *B. sousae*. Se colectaron cinco androceos como máximo y tres como mínimo de cada una de las 35 plantas; en total se colectaron 87 androceos. Durante la temporada reproductiva de 1995 se eligieron 35 plantas con botones de flores masculinas. Todas las plantas fueron marcadas y en cada una se marcaron cinco botones de flores masculinas (se marcaron botones que tuvieran la apariencia de abrir en los días más próximos para agilizar el muestreo). En caso de no haber cinco botones se marcaba el número disponible. En los días subsecuentes, a las 7:00 hrs. se filmaron las flores marcadas recién abiertas. Estas imágenes se procesaron posteriormente para obtener los datos del tamaño y la forma (ver secciones de tamaño y forma). El androceo de estas flores se colectó en una bolsa de papel glasé para determinar la cantidad de recompensa que contenía (en observaciones anteriores se encontró que los polinizadores comenzaban a forrajear después de las 7:00 hrs. considerando esto y que las flores se habían abierto recientemente, se supuso que no habían sido visitadas por polinizadores y que contenían la totalidad del polen que produjeron).

La cantidad de recompensa producida por flor se estimó a través de la masa seca del androceo usando una balanza analítica (del orden de diezmilésimas de gramo, marca OHAUS, *ANALYTICAL plus*). La variación en la producción de

recompensa entre plantas se analizó a través de un ANOVA de una vía con el programa Statistica (CSS 4.3, Statsoft 1993), en la que el único factor fue la planta.

Tamaño de las flores

Se obtuvieron datos del tamaño y la forma de las flores con dos objetivos. El primero fue para analizar la relación entre el tamaño y la forma de las flores con la cantidad de recompensa que producen las flores masculinas. El segundo fue para analizar los efectos del tamaño y la forma de las flores en la conducta de los polinizadores y en la producción de frutos por las flores femeninas. En esta sección sólo se describe el método que se utilizó para obtener los datos de tamaño y forma. Los detalles sobre el muestreo de flores para analizar su relación con la conducta de los polinizadores y la producción de frutos se describen en la sección de visitas de polinizadores.

Para analizar el tamaño y la forma de las flores masculinas y femeninas se obtuvo una imagen de video de cada flor en su ambiente natural. Esta técnica minimiza el daño a las flores y permite seguir su destino. La filmación se realizó con una cámara de video de formato de 8 mm (Handycam Video Hi-8, modelo CCDTR750, lente zoom digital 48X). Con la finalidad de estimar las medidas reales, las flores se mantenían abiertas, lo más paralelas posible frente a la lente de la cámara y se mantuvo una regla como escala paralela a la flor. La precisión de esta técnica se determinó por Domínguez *et al.* (1998), quienes estimaron la repetibilidad de este método a través de la comparación de dos medidas independientes y consecutivas en 48 pedazos de papel. La diferencia promedio entre cada par de medidas fue 0.002, y no encontraron diferencias significativas entre las dos

repeticiones (e.e. 0.007, T=0.33. P>0.05). El poder de esta prueba es de 91.77 % de probabilidad de rechazar correctamente una hipótesis nula falsa.

Las imágenes se reproducían con una videocasetera (Video Cassete Recorder EV-S3000 NTSC Sony) en un monitor de alta resolución (Sony modelo GVM-2020), los cuales estaban conectados a la computadora. Estas imágenes fueron digitalizadas en una computadora con el programa de morfometría “Morphosys” (v 1.26 Meacham y Duncan, 1989). La digitalización se realizó por medio de puntos (Fig. 2.1), los cuales marcan las dos distancias más largas de los tépalos y del androceo o gineceo (en la figura se enumeran del 1 al 10). A partir de estas imágenes digitales se realizaron las medidas de tamaño estimando el largo y el ancho de los dos tépalos para calcular su área. También se estimaron las coordenadas de cada uno de los puntos digitalizados para el análisis de la forma.

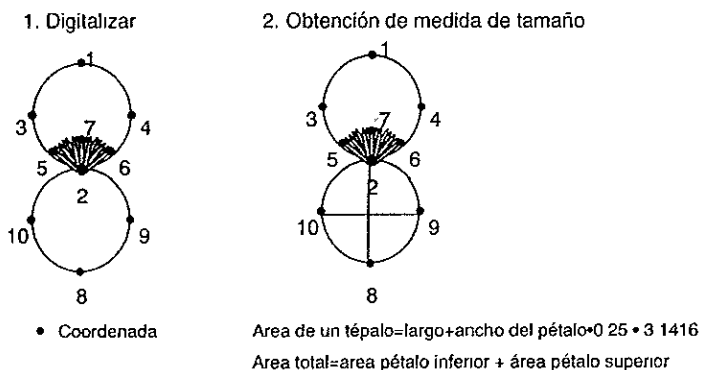


Figura 2.1. Digitalización de las flores y de las medidas de tamaño que se realizaron. Cada esquema muestra una flor vista de frente, con sus dos tépalos y el androceo al centro. 1) La digitalización se realizó con los puntos señalados por cada número. 2) Para medir el área de la flor se usaron el largo y ancho de cada tépalo y la fórmula en la parte inferior del esquema.

El área total de la flor se calculó con la suma de las áreas aproximadas de cada tépalo, cada una de las cuales se calculó con la fórmula del área de una elipse, usando el largo y ancho del tépalo (Fig. 2.1).

Forma de las flores

La forma de las flores se estimó a partir de las coordenadas de los puntos que esquematizan la forma de la flor (Fig. 2.1).

La forma de las flores se midió con el método de análisis de forma de “*deformaciones relativas (relative warps)*” (Bookstein 1990), a través del programa “*Relwarps*” (Rohlf 1996).

El análisis de *deformaciones relativas* consiste de varios pasos que fueron efectuados por el programa, los cuales son:

- 1) Caracterizar la forma del espécimen marcando los puntos que señalan puntos homólogos (en el sentido ontogenético) de las estructuras de los diferentes especímenes; a estos puntos se les llama *puntos de referencia (landmarks)* (Bookstein, 1990) y son elegidos por el investigador. Los puntos con los que caracterizamos la forma de las flores no son verdaderos *puntos de referencia* en el sentido de que no señalan puntos homólogos en la flor, sin embargo su análisis permite evaluar la variación que existe en la forma general de las flores.
- 2) Para medir la forma de los diferentes especímenes se compara la posición relativa de sus *puntos de referencia* con los de una forma consenso. Esta forma consenso es calculada por el programa mediante el método de sobreposición de procrustes. En este método se elige arbitrariamente al

primer espécimen, los demás se sobreponen al primero y se saca una configuración promedio de las configuraciones alineadas. Esto se repite con la configuración promedio hasta que hay convergencia, a esta ultima configuración se le llama consenso (Rohlf y Slice 1990).

- 3) Las desviaciones de la forma de cada organismo en comparación a la forma consenso pueden ser deformaciones uniformes o no uniformes. Los cambios uniformes deforman la estructura de manera igual en puntos opuestos. Los cambios no uniformes deforman la estructura de manera desigual en diferentes puntos. Por ejemplo, la transformación uniforme de un cuadrado daría como resultado una imagen proyectada e isométrica de la forma original (Fig. 2.2 a), mientras que la transformación no uniforme produciría una imagen curvada del cuadrado (Bookstein 1990, Fig. 2.2 b).

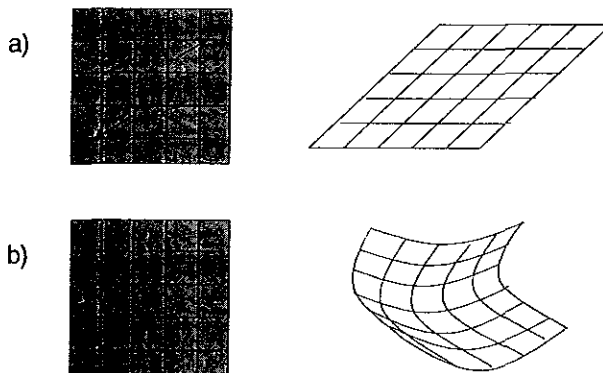


Figura 2.2 Esquemización de la deformación uniforme (a) y no uniforme (b) de un cuadrado. Las flechas representan la dirección en la que se aplicaría una fuerza para producir una deformación. a) las dos flechas se aplican con la misma magnitud en direcciones opuestas, lo que produce una deformación uniforme, b) las flechas horizontales y verticales se aplican, cada par, en la misma dirección lo que produce deformaciones no uniformes (Bookstein, 1990).

- 4) Las desviaciones en la posición de los *puntos de referencia* de cada organismo con relación a los de la forma consenso se calculan mediante una función desarrollada por Bookstein (1990). Esta función caracteriza la variación en la forma de cada espécimen en comparación con la forma consenso a través del cálculo de la energía que sería necesaria para deformar una lámina infinitamente delgada. Es por esta razón que a este tipo de análisis se le denomina ***Thin plate spline*** (TPS, Bookstein 1990). Las deformaciones uniformes implican solamente inclinación o giros, por lo que la energía de deformación es cero, mientras que las deformaciones no uniformes son deformaciones reales, y la fuerza de deformación es diferente a cero.
- 5) Una transformación en la forma puede expresarse como una suma finita de *deformaciones principales* (*principal warps*), estas se obtienen mediante un análisis similar a uno de componentes principales; y son eigenfunciones de la energía de deformación correspondiente al desplazamiento cada uno de los *puntos de referencia* de la placa de metal. La proyección de cada espécimen en las *deformaciones principales* producen las *deformaciones parciales* (*partial warps*).
- 6) Enseguida se analiza de manera independiente la parte no uniforme de la forma y se resume la variación entre los especímenes. Para esto se hace un análisis de componentes principales sobre la matriz de covarianza de las *deformaciones parciales*. A este segundo análisis se le denomina

deformaciones relativas (relative warps), el cual contiene en los valores de todas las *deformaciones relativas* la totalidad de la variación no uniforme de la forma, y en las primeras *deformaciones relativas* la mayor parte de la variación (Rolph 1993).

El análisis de la forma de las flores se realizó de manera separada para:

- 1) Analizar la forma de las flores masculinas y su relación con la producción de recompensa. Para este análisis se analizaron el total de flores masculinas a las que se les midió producción de recompensa.
- 2) Determinar la variación en la forma de flores masculinas y femeninas y su relación con la atracción de polinizadores y el éxito reproductivo de las flores femeninas. Este programa tiene la restricción de analizar muestras de 100 especímenes como máximo. Por esta razón, para este análisis se extrajo una muestra de 96 flores en las que se analizó la relación entre el tamaño y la forma con las visitas de polinizadores y la producción de frutos. Esta muestra consistió de 47 flores femeninas y 49 masculinas, y se procuró que cada planta analizada estuviera representada por lo menos con dos a tres flores de cada sexo.

b) Atributos florales como indicadores de recompensa para los polinizadores

La relación que guarda el tamaño y la forma de las flores masculinas con la cantidad de recompensa producida por flor se analizó por medio de dos análisis de regresión.

En el caso del tamaño se analizó la relación entre el peso seco del androceo y el área de la flor. En el caso de la forma se analizó la relación entre el peso seco del

androceo y los valores de la flor en las *deformaciones relativas* que explicaron la mayor parte de la variación de la forma (CSS 4.3, Statsoft 1993).

La cantidad de recompensa total producida por una planta depende del número de flores con recompensa que produce una planta y de la cantidad de recompensa producida por flor. Posiblemente las características como el número de flores de la planta y/o algunos atributos florales (como el tamaño y la forma), podrían funcionar como indicadores de la cantidad de recompensa para los polinizadores. Para determinar cuál de estos atributos es más importante en indicar la cantidad de recompensa que ofrece una planta se hizo un análisis de regresión múltiple en el que se analizó la relación de la cantidad de recompensa total producida por la planta con 1) el tamaño (área) de sus flores y 2) el número de flores masculinas como variables independientes y reducidas. Esto se realizó con el procedimiento GLM del programa de estadística SAS (Sas Institute 1992).

c) Relación de los atributos de las flores con la atracción de polinizadores y su éxito reproductivo.

Visitas de polinizadores

Con el objeto de determinar si la variación en los atributos florales de *Begonia sousae* afecta la conducta de los polinizadores, se exploró si existe una relación entre los atributos de las flores masculinas y femeninas de diferentes plantas con el hecho de que las flores fueran visitadas o no.

El número de visitas y las conductas de los polinizadores se caracterizaron por medio de observaciones de flores focales. En cada sesión de observación se eligieron dos parches, cada uno con un observador, en los cuales se registraba la conducta de los polinizadores de manera continua y simultánea. El criterio de

elección de estos parches fue que fueran parches discretos, en los que se pudiera observar la actividad de los polinizadores en todas las plantas del parche, y que existiera una alta densidad de flores. En los dos parches se marcaron todas las plantas y en cada planta se marcaron 5 flores masculinas y 5 flores femeninas. En el caso de que las plantas tuvieran menos flores se marcaban todas las flores presentes. Las marcas eran pequeñas etiquetas numeradas para dar a cada flor una identidad, y fueron de papel albanene blanco de 3 por 10 mm.

Estas observaciones se realizaron de las 9:00 a las 11:00 hrs. en mayo de 1995, y de 9:00 a 12:00 hrs. en abril de 1996. En ambos años el periodo de observación coincidió con la hora de mayor actividad de los polinizadores (Obs. Per.).

Durante estas observaciones únicamente se registraron aquellas conductas de los polinizadores dirigidas a las flores marcadas. La observación se realizaba siguiendo a un polinizador desde su llegada al parche hasta que se retiraba. El registro de conducta comenzaba con la primera conducta que el polinizador realizaba en una flor marcada, y continuaba con cada conducta que realizaba en las flores marcadas hasta que el polinizador abandonaba el parche. Cada vez que ocurrió una visita se registró la especie del polinizador, la identidad de la flor, su sexo y la planta a la que pertenecía. Asimismo, se anotó la secuencia de las conductas que realizó durante su visita a las flores.

Al finalizar la observación las flores marcadas eran filmadas para obtener una estimación de su tamaño y forma.

Las conductas de los polinizadores que se registraron fueron:

Aproximación: Volar momentáneamente frente a la flor sin tocarla

Toque. Cualquier toque del polinizador a la flor con duración menor a un segundo

Forrajeo: Cuando el polinizador se posaba en la flor. De esta conducta, se registró tanto la frecuencia como el tiempo que el polinizador permanecía en la flor. Los toques a las flores y el forrajeo se consideraron como "visitas".

En 1995 se realizaron censos de visitas de polinizadores en 90 flores masculinas y 22 flores femeninas distribuidas en 23 plantas en 6 parches. En 1996 se obtuvieron los registros de 226 flores, 82 femeninas y 143 masculinas, distribuidas en 38 plantas de 12 parches.

Con el objeto de evaluar si los polinizadores escogen a las flores en función de su tamaño, las flores fueron divididas en cuatro grupos:

- Flores hembra no visitadas: Las flores femeninas que no recibieron visitas durante las observaciones.
- Flores hembra visitadas: Las flores femeninas que recibieron al menos una visita durante las observaciones.
- Flores macho no visitadas: Las flores masculinas que no recibieron visitas durante los registros.
- Flores macho visitadas. Las flores masculinas que recibieron al menos una visita durante las observaciones.

En 1995 el número de visitas a las flores femeninas visitadas fue muy reducido, ésto no permitió realizar los análisis estadísticos. Debido a esto los análisis

de los efectos del tamaño y de la forma de las flores en la atracción de los polinizadores únicamente se realizó con las flores de 1996.

El tamaño promedio de las flores en cada grupo se comparó con un análisis de varianza. El mismo procedimiento fue usado para evaluar la posibilidad de que los polinizadores eligieran a las flores en función de su forma. En este caso, el análisis se realizó con los valores de las *Deformaciones relativas* que explicaron la mayor parte de la variación en la forma de las flores y se comparó el promedio de estos valores de cada grupo con un análisis de varianza.

Como ya se mencionó, la muestra de flores que se usó para el análisis de forma consistió de 96 flores, 47 femeninas y 49 masculinas, y se procuró que cada planta analizada estuviera representada por lo menos con dos a tres flores de cada sexo.

Producción de frutos

La segunda medida del éxito reproductivo de las flores femeninas fue la probabilidad de producir frutos, esta medida sólo se obtuvo en 1996. En las observaciones de 1996 todas las flores femeninas observadas fueron marcadas y la producción de frutos se estimó por medio de un censo realizado 2 semanas después de la floración.

La relación entre el tamaño de las flores femeninas y la probabilidad de producir frutos se analizó por medio de una prueba de *T* de Student, la cual comparó las diferencias en el tamaño de las flores femeninas que produjeron fruto y las flores que no lo hicieron.

Los efectos de la forma en la producción de frutos se analizaron por medio de un análisis de varianza multivariado (Manova, (CSS 4.3, Statsoft 1993). Este análisis

incluyó a los valores de cada flor en las cuatro *deformaciones relativas* como variables dependientes, la variable independiente fue la producción o no de fruto por la flor. Posteriormente, se realizó un análisis univariado para cuantificar por separado los efectos de cada *deformación relativa* en la producción de frutos.

Selección dependiente de la frecuencia y el efecto del número de flores

Con el objeto de evaluar los efectos de la selección dependiente de la frecuencia en el sistema de polinización de *B. sousae*, se analizó la relación que guardan la proporción sexual de la planta y la del parche con la conducta de los polinizadores y con la producción de frutos de las plantas. El efecto del número de flores se analizó a través de la relación que guardan el número de flores de las plantas y de los parches con la cantidad de visitas de los polinizadores y la producción de frutos.

Efecto de la proporción sexual sobre la conducta de los polinizadores

Las observaciones de polinizadores a las plantas fueron de tipo polinizador focal.

Estas observaciones se realizaron en 24 parches y 119 plantas en 1995 y 12 parches y 37 plantas en 1996. Los parches se eligieron con los mismos criterios establecidos para medir la selección sobre los atributos florales. Todas las plantas de cada parche fueron marcadas e identificadas con una etiqueta y un número.

El esfuerzo de observación de los parches fue diferente en los dos años del estudio. En 1995 las observaciones se realizaron en tres parches alternados por sesión de observación, debido a que sólo había un observador y una persona que registraba los datos. Estas observaciones se realizaban durante diez minutos en cada parche y se tenía un tiempo intermedio de 3 a 5 minutos para el desplazamiento entre parche y parche. En la temporada reproductiva de 1996 las

observaciones se llevaron a cabo en dos parches de manera continua y simultánea. En cada parche hubo un observador y un apuntador. En 1995 los registros se realizaron de 8:30 a 10:00 y en 1996 se realizaron de 9:00 a 12:00.

En estas observaciones se registraron las mismas conductas que en las observaciones de flor focal. La diferencia es que en éste caso se registraron las conductas que el polinizador realizaba en *cualquier flor* del parche. El registro comenzaba en el momento en que un polinizador llegaba al parche. A partir de ese momento se registraron todas las conductas que hacía en cualquier flor hasta que se retiraba del parche. Se registró además el sexo de las flores visitadas y la planta a la que pertenecían dentro del parche. Estas observaciones también proporcionaron los datos para el análisis de la conducta de los polinizadores por especie de polinizador.

Al terminar las observaciones de cada censo, se registraron los datos del número de flores masculinas y femeninas de todas las plantas de cada parche.

La posible ocurrencia de la selección dependiente de la frecuencia en el sistema se evaluó por medio de dos regresiones múltiples. En ambas regresiones la proporción sexual de las plantas y la de los parches (en el día en que se realizó la observación de polinizadores) fueron incluidas como variables independientes. En la primera regresión la variable dependiente fue una medida que describe la conducta de los polinizadores (el índice de discriminación o *I.D.*) y en la segunda fue una medida que describe el éxito reproductivo de las flores (la eficiencia en producción de frutos o fruit-set). Cabe aclarar que el cálculo de la proporción sexual del parche de cada planta no incluyó las flores de la planta en cuestión.

Para probar la predicción de que a una alta frecuencia de flores con recompensa los polinizadores discriminan menos a las flores femeninas, se construyó un *índice de discriminación (I.D.)*. Este índice es una medida del nivel de discriminación de los polinizadores hacia contra las flores femeninas de una planta en un parche. Un valor alto significa que los polinizadores visitan a las flores femeninas de una planta menos de lo que se espera solo por su frecuencia en el parche, es decir, están discriminando en su contra. Un valor cercano a cero, o cero, significa que los polinizadores visitan a las flores femeninas de una planta de acuerdo con su frecuencia en el parche, o al azar, lo que quiere decir que no están discriminando.

El *índice de discriminación inicial (I.D.I)* es la diferencia entre el número de visitas esperadas (*VE*) a las flores femeninas de una planta (de acuerdo con su frecuencia en el parche) y las visitas observadas (*VO*).

$$IDI = VE - VO$$

I.D.I = índice de discriminación inicial

VO = visitas observadas a flores femeninas

El número de visitas esperadas a las flores femeninas de una planta se obtuvo multiplicando el total de visitas en el parche por la proporción de las flores femeninas de esa planta en el parche.

$$VI = \left(\frac{f_{planta}}{f_{parche} + m_{parche}} \right) \times VI_{parche}$$

VI = visitas esperadas a las flores femeninas de una planta

f = número de flores femeninas de la planta

f_{parche} = número de flores femeninas del parche

m_{parche} = número de flores masculinas del parche

VI_{parche} = número total de visitas (a flores masculinas y femeninas) en el parche

Este índice de discriminación (*I.D.I*) es sensible al total de visitas observadas al parche. Para retirar este efecto se realizó una regresión entre índice de discriminación inicial como variable dependiente y el total de visitas como variable independiente. Los residuales que resultaron de esta regresión representan la variación no explicada por el total de visitas en el índice de discriminación, éstos son los índices de discriminación (*I.D.*). La relación entre la discriminación de los polinizadores y la proporción sexual de la planta y del parche se analizó por medio de la regresión múltiple usando estos índices como variable dependiente y las proporciones sexual de la planta y del parche como variables independientes. Este análisis se realizó por separado en cada año.

Efecto de la proporción sexual sobre la eficiencia en la producción de frutos

La eficiencia en producción de frutos se definió como la proporción de flores que produjeron fruto en cada planta (sólo se incluyeron las flores presentes durante los días de observación):

$$\text{Eficiencia en producción de frutos} = \frac{\text{Número de flores con fruto}}{\text{Número de flores total}}$$

La relación entre la proporción sexual de las plantas individuales y la de los parches con el éxito reproductivo de cada planta se evaluó con una regresión múltiple. La eficiencia en la producción de frutos se usó como variable dependiente y la proporción sexual de la planta y del parche como las independientes (CSS 4.3, Statsoft 1993).

Efecto de número de flores por planta

Para analizar los efectos del número de flores por planta sobre la atracción de polinizadores y la eficiencia en la producción de frutos se realizaron dos análisis de regresión múltiple. El primero incluyó al número de flores de las plantas y de los parches como variables independientes y al número total de visitas como variable dependiente. El segundo también incluyó el número de flores de la planta y el parche como variables independientes, pero en este caso la variable dependiente fue la eficiencia en la producción de frutos de la planta (CSS 4.3, Statsoft 1993).

Resultados

Historia natural de los polinizadores de *Begonia sousae*

La conducta de los polinizadores se analizó a partir de los datos colectados durante las observaciones de polinizador focal. En éstas el tiempo de observación total fue 18 horas en 1995 y 33 horas en 1996. En 1995 se registraron las visitas de los polinizadores a 24 parches con 119 plantas y durante 1996 se registraron a 12 parches con 37 plantas. En 1995 la cantidad de visitas observadas en total fue 548, de las cuales 24 fueron a flores femeninas y 524 a masculinas; y en 1996 fueron 1244 visitas, de las cuales 168 fueron a flores femeninas y 1076 a las masculinas.

En estas observaciones no se identificó a los polinizadores individualmente, por esto las visitas de los polinizadores a las flores femeninas y masculinas se analizaron por especie de polinizador.

Los principales polinizadores de *Begonia sousae* son abejas. En los dos años en que se realizaron las observaciones de polinización se encontraron 12 especies diferentes de abejas. En 1995 se observaron 9 especies y en 1996 se observaron las mismas del año anterior y 3 especies más. Este año también se registraron dos especies de visitantes que no eran abejas, una mosca y una mariposa. Sin embargo la frecuencia de visita de éstos fue extremadamente baja (0.5 % de todas las visitas fueron realizadas por la mosca y 0.08% fueron realizadas por la mariposa) (Tabla 1). La mayoría de los ejemplares colectados para su identificación, fueron abejas hembra, las cuales colectan polen para las crías. Debido a esto, las abejas observadas fueron consideradas como polinizadores, mientras que los visitantes

observados que no fueron abejas fueron considerados únicamente como visitantes y sus efectos en la flor se desconocen.

Tabla 1. Especies visitantes de *Begonia sousae* y frecuencia (%) de visitas que realizó cada especie.

Abrev	Especie	Familia	% de visitas de cada especie con relación al total de visitas observadas		% de visitas de cada especie con relación a la suma de visitas a flores femeninas de todas las especies		% de visitas de cada especie con relación a la suma de visitas a las flores masculinas de todas las especies		% de visitas a las flores femeninas con relación al total de visitas de cada especie		Actividad del visitante
			1995	1996	1995	1996	1995	1996	1995	1996	
Apis	<i>Apis mellifera</i>	Apidae	**	5.403	**	2.597	**	5 830	**	6.349	P
Eug	<i>Euglossa viridissima</i>	Apidae	12.271	5.146	8.333	1 948	12 452	5 632	2.985	5 000	P
Exo	<i>Exomalopsis</i>	Apidae	4.029	0.600	8.333	2 597	3 831	0.296	9 091	57.143	P
Mel	<i>Mellipona beechei</i>	Apidae	55.128	22.127	41.667	20.130	55.747	22.431	3 322	12 016	P
Cer	<i>Ceratina sp.</i>	Xilocopinae	10 073	**	16 667	**	9.770	**	7.273	**	P
Arg	<i>Argochloropsis metallica</i>	Halictidae	**	12 264	**	22 078	**	10.771	**	23.776	P
Hal	<i>Lassioglossum (Dialictus)</i>	Halictidae	2 198	0.086	8.333	0 000	1 916	0.099	16.667	0 000	P
Neo	<i>Neocorynura</i>	Halictidae	**	6.690	**	12 338	**	5.830	**	24 359	P
Tri	<i>Trigona fulviventris</i>	Trigonidae	5.861	4.545	16.667	8.442	5 364	3.953	12.500	24 528	P
Coll		Colletidae	8.974	0 257	0.000	0.000	9.387	0.296	0.000	0 000	P
Roja	<i>Morfoespecie roja</i>		1 282	17 581	0.000	22.078	1.341	16.897	0 000	16.585	P
Veyro	<i>Morfoespecie veyro</i>		0.183	24.700	0 000	7.143	0.192	27.372	0.000	3.819	P
Mosca	<i>Diptera</i>		**	0.515	**	0.649	**	0 494	**	16 667	¿
Mar	<i>Lepidoptera</i>		**	0.086	**	0 000	**	0.099	**	0.000	¿

** Especie no observada ese año, P polinizador, ¿ desconocida

Las especies que realizaron el mayor número de visitas a las flores de *B. sousae* durante 1995 fueron *Mellipona beechei* (55.13 %), *Euglossa viridissima* (12.27 %) y una especie del género *Ceratina* (10.07 %). En 1996 se encontró una mayor homogeneidad en el número de visitas observadas por especie, siendo las más comunes la morfoespecie veyro (24.7%), *Mellipona beechei* (22.13 %), la morfoespecie roja (17.58 %) y *Argochloropsis metallica* (12.26 %, Tabla 1).

En general, las mayores contribuciones de visitas a las flores femeninas fueron hechas por las especies más abundantes, *Mellipona beechei* y *Ceratina sp.* en 1995; y *Argochloropsis metallica*, la morfoespecie roja y *Mellipona beechei* en 1996. Las únicas especies cuyo número de visitas registradas no fue grande pero que hicieron una cantidad de visitas considerable a las flores femeninas fueron *Trigona fulviventris* en 1995 y una especie del género *Neocorignura* en 1996 (Tabla 1).

La frecuencia de visitas realizada por cada especie de polinizador a las flores masculinas y femeninas se analizó por medio de una prueba de χ^2 con residuales ajustados (Everitt, 1977). Las frecuencias esperadas se calcularon multiplicando el total de visitas realizadas por cada especie de polinizador con la proporción de flores masculinas y femeninas presentes en las observaciones. Para remover la fuente de error debida a las frecuencias esperadas pequeñas se realizó la corrección por continuidad de Yates (1934, en Siegel, 1990). En 1995, se observó que todas las especies de polinizador, a excepción de la morfoespecie *Veyro*, visitan a las flores masculinas en una frecuencia mayor a la esperada y a las flores femeninas menos de lo esperado por azar ($\chi^2=1182.445$, g.l.=8 $p<0.05$). En 1996 se observó el mismo patrón, en este caso únicamente la especies *Exomalopsis sp.*, *Lassioglossum sp.* y la mariposa, que presentaron bajas frecuencias de visitas, no visitaron a las flores masculinas y femeninas de manera diferente a lo esperado por su frecuencia ($\chi^2=365.934$, g.l.=12 $p<0.05$) (Fig. 3.1).

El tiempo promedio en que las diferentes especies de polinizadores visitaron a las flores masculinas y femeninas se analizó con una prueba de *T* para muestras

relacionadas. Con este análisis se observó que la duración de las visitas fue significativamente mayor en las flores masculinas que en las femeninas (Fig. 3.2).

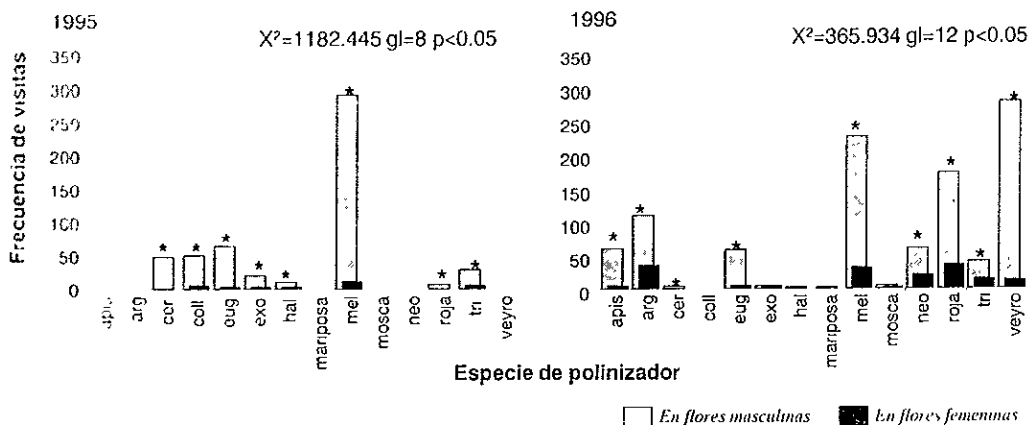


Figura 3.1. Número de visitas realizadas por cada especie de polinizador a las flores masculinas y femeninas y resultados de la prueba de X^2 .

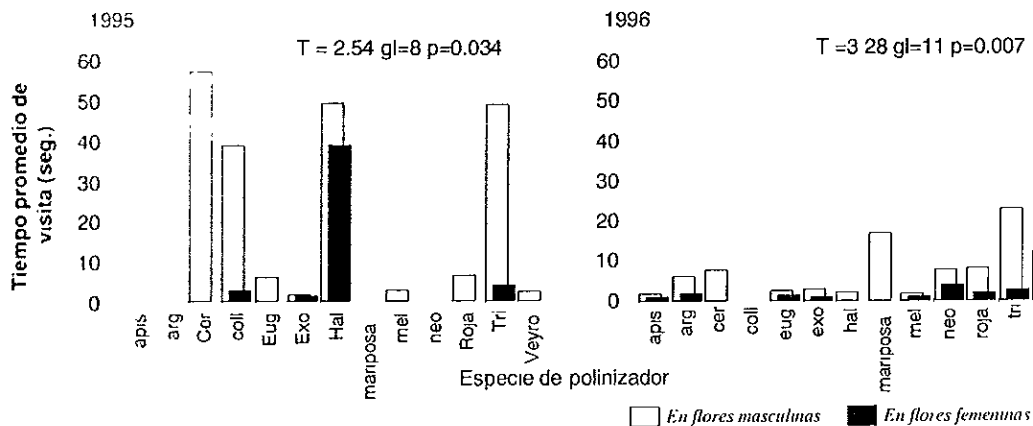


Figura 3.2. Tiempo (seg.) promedio de visita a las flores masculinas y femeninas por cada especie polinizadora y resultados de la prueba de T para muestras relacionadas para cada año.

Para determinar si los polinizadores presentan conductas diferentes ante las flores de los diferentes sexos, se analizó la relación entre la frecuencia de las conductas realizadas por los polinizadores (aproximación, toque y forrajeo) y el sexo de las flores por medio de una prueba de χ^2 (Tabla 2). Los valores esperados en este análisis se calcularon multiplicando la frecuencia total en la que los polinizadores realizaron cada conducta por la proporción de flores femeninas y masculinas.

En ambos años se observó una asociación entre el sexo de la flor y las conductas que los polinizadores realizaron en ellas. En 1995 todas las conductas que los polinizadores realizaron se asociaron significativamente con el sexo de las flores, siendo más las conductas dirigidas hacia las flores masculinas. En 1996 también se observó una diferencia en la frecuencia de las conductas asociada al sexo de la flor; en este año los polinizadores realizaron más toques y se posaron más frecuentemente sobre las flores masculinas que sobre las flores femeninas, esta diferencia no se observó en la frecuencia de aproximaciones a flores masculinas y femeninas. Es evidente que este año los polinizadores tuvieron una mayor frecuencia de conductas de forrajeo en las flores masculinas y que no hubo diferencias en la frecuencia de la conducta de "evaluación" (aproximación) realizada a las flores femeninas y masculinas. Las diferencias observadas entre años pueden deberse a la muy baja frecuencia de conductas observadas a las flores femeninas en 1995.

Tabla 2 Frecuencia de las conductas realizadas por los polinizadores a las flores femeninas y masculinas en los dos años y resultados de la prueba de χ^2 .

Año	Sexo de las flores	Conducta	Frecuencia observada	Frecuencia esperada	Residuales ajustados	χ^2	Nivel de prob.
1995	Femeninas	Aproximación	4	30.778	-5.401 *	187.52	p<0.05
		Toque	15	88.914	-11.096 *		
		Forrajeo	9	66.115	-8.946 *		
	Masculinas	Aproximación	104	77.222	16.098 *		
		Toque	297	223.085	33.069 *		
		forrajeo	223	165.884	26.662 *		
1996	Femeninas	Aproximación	83	86.746	-0.482	395.55	p<0.05
		Toque	50	42.975	1.22		
		forrajeo	102	415.826	-34.671 *		
	Masculinas	Aproximación	135	131.254	0.861		
		Toque	58	65.025	-2.192 *		
		Forrajeo	943	629.972	61.972 *		

Atributos florales

Recompensa y su relación con los atributos de la planta

Se observó una variación significativa entre las plantas en la cantidad de recompensa por flor, medida como el peso seco del androceo ($F(25, 46) = 3.82$, $p = 0.00004$, Fig. 3.3). Esta variación constituye uno de los requisitos para que opere la selección natural.

El análisis de la relación entre la cantidad de recompensa producida por la flor y el tamaño de la flor, indicó una relación positiva y significativa ($R^2 = 0.23$, $F(1.83) = 25.453$, $p < 0.00001$, Fig. 3.4). En este análisis se incluyeron los datos de tres flores de cada una de 35 plantas, por lo que considerando la dependencia entre los datos, el análisis se repitió eligiendo una flor al azar de cada planta. Esto se hizo diez veces y la relación entre el peso seco del androceo y el área de la flor se mantuvo

todas las veces. Esto sugiere que el tamaño de la flor podría ser un atributo informativo para los polinizadores en cuanto a la cantidad de recompensa que pueden obtener en una flor.

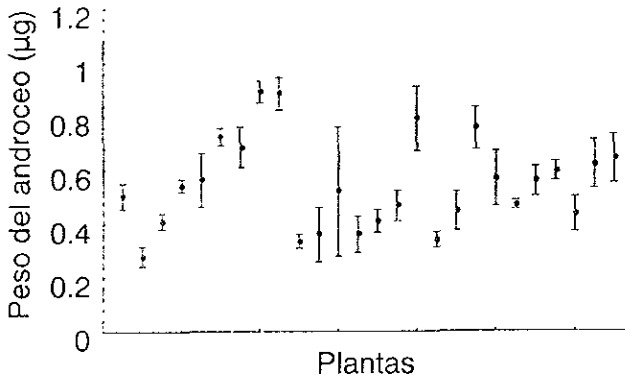


Figura 3.3. Variación en la producción de recompensa entre las plantas. Cada punto representa el promedio del peso seco de los androceos de las flores de una planta. Las acotaciones hacia arriba y hacia abajo de los promedios representan el error estándar de la muestra para cada planta. Este análisis se realizó en la temporada de 1995.

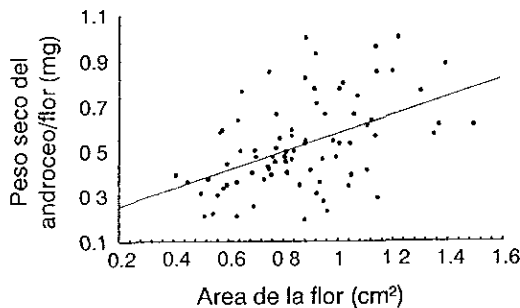


Figura 3.4. Relación entre el área de las flores masculinas y el peso seco de su androceo. Cada punto representa una flor. Se midieron 85 flores de 35 plantas.

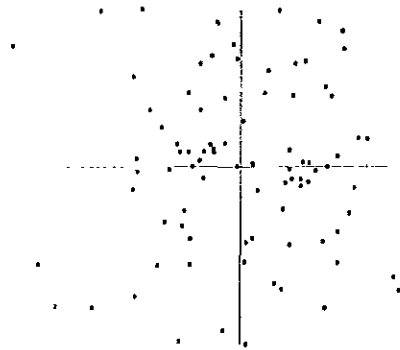
El análisis de *deformaciones relativas* (*relative warps*) mostró que el 71.92% de la variación de la forma de las flores masculinas es explicado por las cuatro primeras *deformaciones relativas* (Tabla 3). La variación en la forma de estas flores puede observarse en la figura 3.5, en donde se muestra una representación y su relación con las cuatro primeras *deformaciones relativas*. En la figura (A) se observa la variación en la forma de las flores descrita por las dos primeras deformaciones. Las deformaciones describen la desviación con respecto a la forma consenso (esquema central en la hilera superior). Por ejemplo, hacia la izquierda de la forma consenso se muestra la deformación que sufriría una flor con valores negativos extremos de la deformación relativa 1, mientras que a la derecha se muestra la deformación de una flor con valores positivos extremos. Las flores dibujadas en la columna del lado izquierdo son esquematizaciones de la variación descrita por las *deformaciones relativas* 2, 3 y 4.

Un análisis de varianza de los valores de las flores en estas deformaciones relativas mostró que hay diferencias significativas entre las flores masculinas en 3 de ellas (Tabla 4). Sin embargo, no se encontró ninguna relación entre la forma de las flores y la cantidad de recompensa (Tabla 5). Los resultados de este análisis son totalmente independientes de los resultados del análisis de forma realizado posteriormente con una muestra de flores masculinas y femeninas (el cual se hizo para analizar la relación de la forma de las flores con las visitas de los polinizadores o la producción de frutos), ya que las muestras también son independientes.



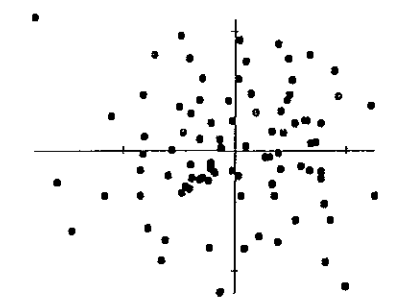
RW1

RW2



RW1

RW3



RW1

RW4

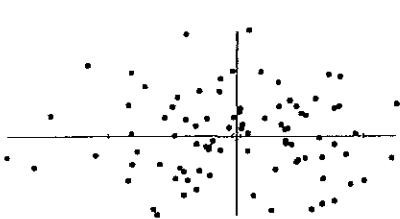


Figura 3.5. Componentes de la forma de las flores masculinas descritos por las deformaciones relativas 1 (RW1), 2 (RW2), 3 (RW3) y 4 (RW4). Los valores de las flores en cada una de las deformaciones relativas 2, 3 y 4 se grafican contra la deformación relativa 1 (gráficas a, b y c). Los dibujos de las flores representan esquematizaciones de la forma en valores extremos de cada deformación relativa. Por ejemplo, en la gráfica "a" se muestra la esquematización para la deformación relativa 1 (dibujos en línea horizontal en la parte superior de la figura; y los de la deformación relativa 2 (dibujos a la izquierda de la gráfica).

Tabla 3 Variación de la forma de flores masculinas explicada por las primeras cuatro *deformaciones relativas*.

Deformaciones relativas	Percentage de variación explicada
1	27.037
2	21.072
3	16.726
4	7.0914
Total	71.9279

Tabla 4. Resultados de los análisis de varianza realizados con los valores de las flores en las diferentes *deformaciones relativas*. Lo que esta tabla muestra es la variación entre plantas en las diferentes *deformaciones relativas*.

Deformaciones relativas	g.l.	F	p
1	26	3.273	0.0001
2	26	1.109	0.367 N.S.
3	26	1.891	0.026
4	26	2.0337	0.015

Tabla 5 Coeficientes de regresión entre la forma de las flores (valores de cada *deformación relativa*) y el peso seco del androceo de la flor.

Deformación relativa	β	T	P
1	0.45	1.2	0.22
2	0.22	0.53	0.59
3	-	-	0.18
4	0.24	0.32	0.74

El otro componente que determina la cantidad de recompensa que ofrece una planta es el número de flores. Por lo que el análisis para evaluar cuál atributo, el tamaño de las flores o la cantidad de flores, podría ser más importante para los

polinizadores mostró que la variación en el número de flores masculinas es más importante que el tamaño de las flores como indicador de la cantidad de recompensa que ofrece una planta ($R^2= 0.875$, $F(2, 24) =92.332$, $p<0.001$), ya que la pendiente del área de las flores fue $\beta=.265$, y para el número de flores masculinas fue $\beta =0.92$. Esto sugiere que un polinizador que intente maximizar su eficiencia durante el forrajeo debería elegir a las plantas primero por la cantidad de flores que tienen y una vez en la planta elegirían a la flor por los atributos florales que indiquen una mayor cantidad de recompensa

Tamaño de las flores

En el análisis del tamaño de las flores se observó que existe una gran variación entre plantas en este atributo (Fig. 3.6). Las flores masculinas son significativamente más grandes que las flores femeninas (Fig. 3.7). Este patrón se mantuvo en los dos años del estudio.

Forma de las flores

El segundo análisis de *deformaciones relativas* mostró que el 67.46% de la variación en la forma de las flores masculinas y femeninas es explicada por las primeras cuatro *deformaciones relativas* (Tabla 6). Por esta razón, sólo los valores de las flores asociados con estas cuatro deformaciones se usaron en los análisis subsecuentes.

De manera semejante a la figura 3.5, la figura 3.8 es una representación gráfica de la variación de la forma de las flores y su relación con las cuatro primeras *deformaciones relativas*. En la figura (A) se observa la variación en la forma de las flores descrita por las dos primeras *deformaciones relativas*. Al centro de la fila superior del esquema se muestra la forma consenso. Asimismo, hacia la izquierda de

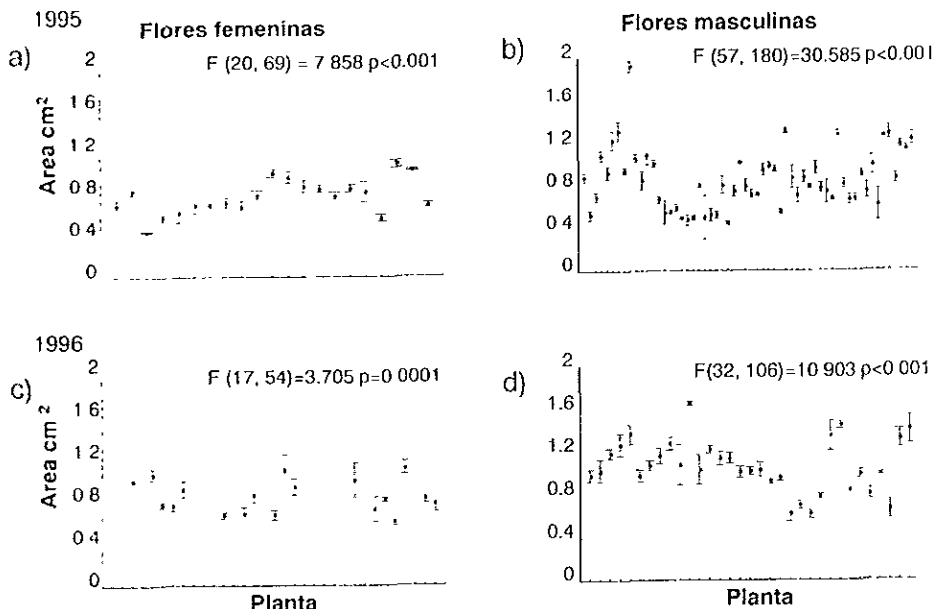


Figura 3.6. Variación en el tamaño de las flores entre las plantas. a) y c) flores femeninas de 1995 y 1996 respectivamente, b) y d) flores masculinas de 1995 y 1996. El punto representa el promedio de tamaño de las flores de cada planta y la acotación el error estándar de la muestra de cada planta. Se midieron cinco flores masculinas y cinco femeninas (o las disponibles en el caso de que la planta tuviera menos de cinco flores de cada sexo). Las plantas fueron diferentes entre años. La diferencia en el número de plantas representadas en cada gráfica del mismo año, se debe a que algunas plantas solo tenían flores masculinas.

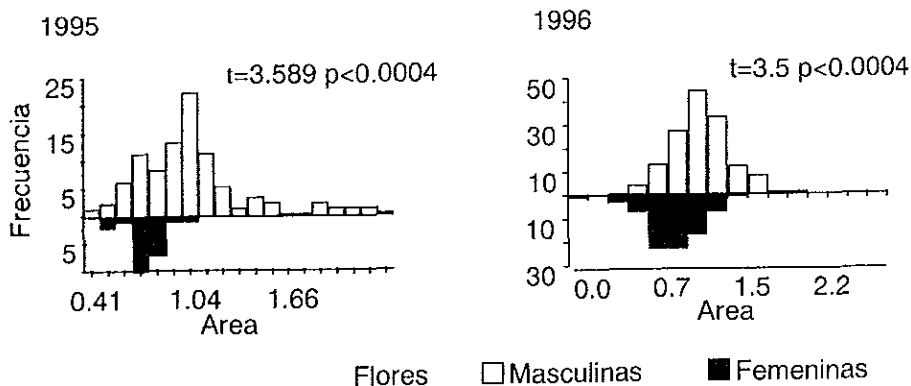


Figura 3.7. Distribución de frecuencias del tamaño de flores masculinas y femeninas en 1995 (promedio de flores masculinas=0.971, d.e.=0.322, promedio de flores femeninas=0.72 d.e.= 0.115) y 1996 (promedio de flores masculinas=1.05, d.e.=0.275, promedio de flores femeninas= 0.8, d.e.= 0.234). En los dos años la prueba de t mostró que hubo diferencias significativas entre ambos sexos en el tamaño de las flores.

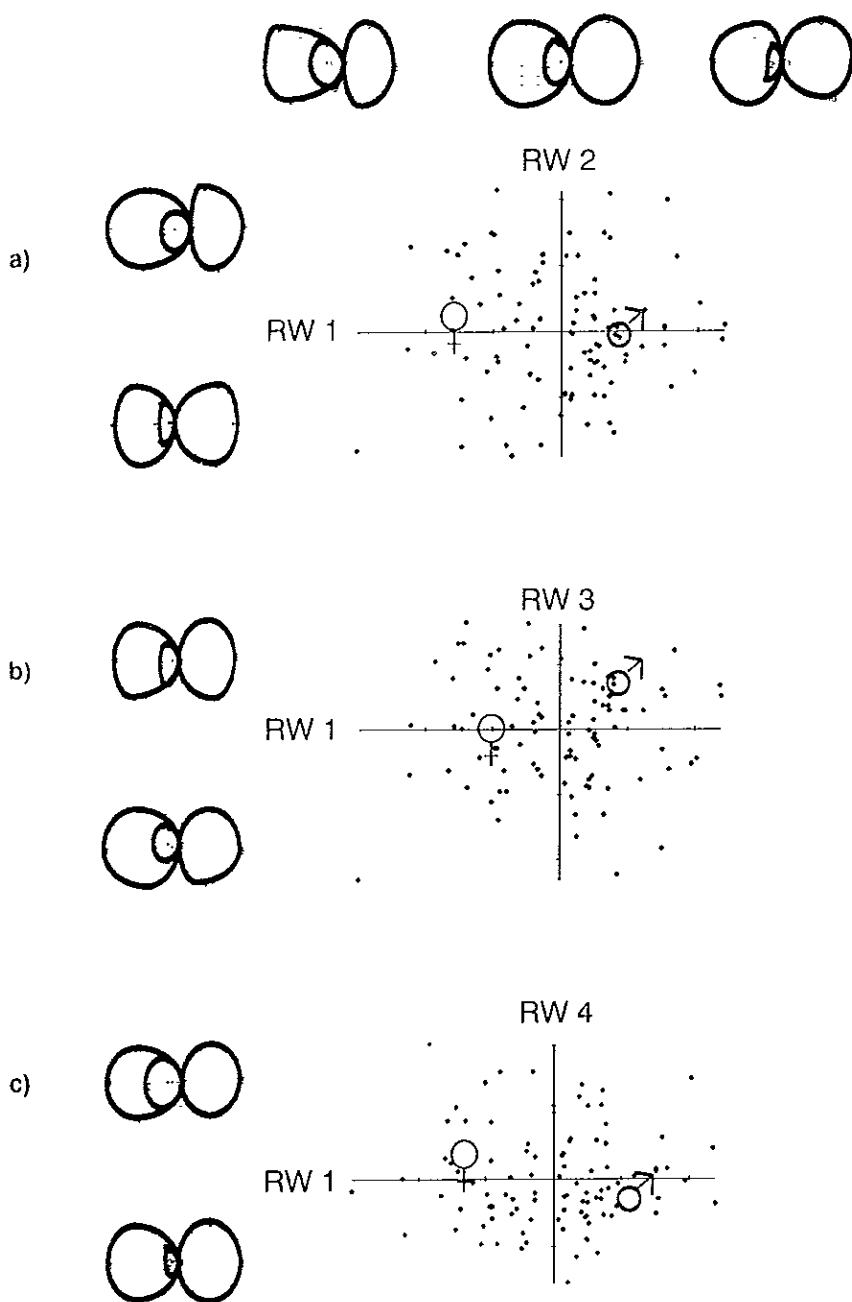


Figura 3.8. Variación en la forma de las flores masculinas y femeninas analizadas por el método de deformaciones relativas. Al igual que en la figura 3.5 en cada gráfica se representan los valores de las flores en la deformación relativa 1 contra sus valores en las demás deformaciones analizadas (gráficas a, b, c). Lo dibujos representan esquematizaciones de los valores extremos para cada deformación relativa y los símbolos de sexo señalan los valores promedio de las flores femeninas y masculinas en cada deformación relativa.

la forma consenso se muestra la deformación que sufriría una flor con valores negativos extremos de la deformación relativa 1, mientras que a la derecha se muestra la deformación de una flor con valores positivos extremos. Las flores dibujadas en la columna del lado izquierdo son esquematizaciones de la variación descrita por las *deformaciones relativas* 2, 3 y 4.

Tabla 6 Porcentaje de la variación de la forma explicada por las cuatro primeras deformaciones relativas

Deformación relativa	Porcentaje de la variación explicada de la forma	Valor promedio de las flores masculinas	Valor Promedio de las flores femeninas
1	23.4	0.054	-0.056
2	18.18	-0.03	0.03
3	15.01	0.015	-0.016
4	10.85	-0.03	0.03
Total	67.465		

Se observó que la forma de las flores (valores de las *deformaciones relativas*) difiere significativamente entre sexos y entre plantas (Tabla 7). En los análisis de varianza univariados se observó que la forma de las flores representada por cada *deformación relativa* presentó diferencias significativas debidas al sexo, a la planta, y a la interacción de ambas (Tabla 8). Únicamente en las deformaciones relativas 3 y 4 no se observaron diferencias debidas a la interacción de la planta y el sexo. Esto significa que la forma de las flores es diferente entre los sexos, entre las plantas, y entre sexos dentro de la misma planta. La variación de la forma representada por las deformaciones relativas 3 y 4, se restringe a diferencias entre sexos, entre plantas, pero no entre sexos dentro de la misma planta.

Tabla 7. Análisis de varianza multivariado (MANOVA) de la forma de las flores con dos factores, el sexo y la planta, y la interacción de ambos. Las variables dependientes son las cuatro primeras deformaciones relativas.

Factor	Lambda de wilk	g. l.	p
Planta	0.118	60, 240	< 0.001
Sexo	0.123	4, 61	< 0.001
Planta*sexo	0.2068	60, 240	< 0.001

Tabla 8 Análisis de varianza univariados de los efectos del sexo y la planta en la variación de cada deformación relativa.

Deformación relativa	Efecto	Porcentaje de variación explicada	F	g.l.	P
1	Sexo	28.78	49.73	1, 64	<0.001
	Planta	17.48	2.01	15, 64	0.02
	Sexo*Planta	16.71	1.92	15, 64	0.036
	error	38.61			
2	Sexo	7.39	11.2	1, 64	0.001
	Planta	32.18	3.21	15, 64	0.0005
	Sexo*Planta	18.19	1.83	15, 64	0.048
	error	42.22			
3	Sexo	3.39	3.98	1, 64	0.05
	Planta	24.82	1.94	15, 64	0.034
	Sexo*Planta	17.23	1.34	15, 64	0.201 N.S.
	error	54.54			
4	Sexo	26.93	48.03	1, 64	<0.001
	Planta	26.90	3.2	15, 64	<0.001
	Sexo*Planta	10.27	1.22	15, 64	0.279 N.S.
	error	35.88			

Selección sobre los atributos florales

Atracción de polinizadores

Durante las observaciones de flores focales en 1995 el número de visitas observadas a las flores femeninas que fueron marcadas fue muy reducido. Debido a esto no fue posible realizar análisis estadísticos de la relación del tamaño y la forma con las visitas de polinizadores con los datos de ese año. Por lo tanto, estos análisis se realizaron únicamente con los datos de 1996.

El tamaño de las flores y la atracción de polinizadores

El tamaño promedio de las flores femeninas y masculinas no visitadas y visitadas difirió significativamente. Sin embargo la diferencia entre los cuatro grupos formados se debe principalmente a las diferencias de tamaño entre los sexos. Dentro de cada sexo no se observaron diferencias entre las flores visitadas por los polinizadores y las no visitadas (Fig. 3.9).

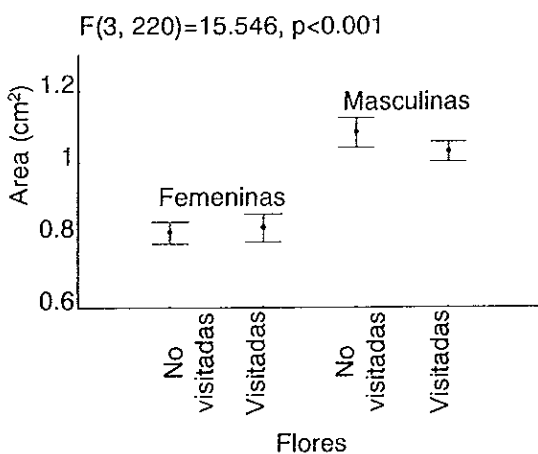


Figura 3.9. Promedio y error estándar del tamaño de las flores femeninas y masculinas no visitadas y visitadas.

La Forma de las flores y la atracción de los polinizadores

Al analizar la forma de las flores visitadas y no visitadas de ambos sexos, no se observaron diferencias significativas en los valores promedio de las cuatro primeras *deformaciones relativas*. Las únicas diferencias que se observaron fueron debidas al sexo de las flores (Tabla 9, Fig. 3.10).

Tabla 9. Resultados del análisis de varianza de la forma de las flores considerando el sexo de la flor, si fue visitada o no, y la interacción de ambos (MANOVA).

Factores	Lambda de Wilk	g. l.	Nivel de significancia
Sexo	0.297	4, 89	<0.001
Visita	0.921	4, 89	0.118
Sexo * visita	0.973	4, 89	0.66

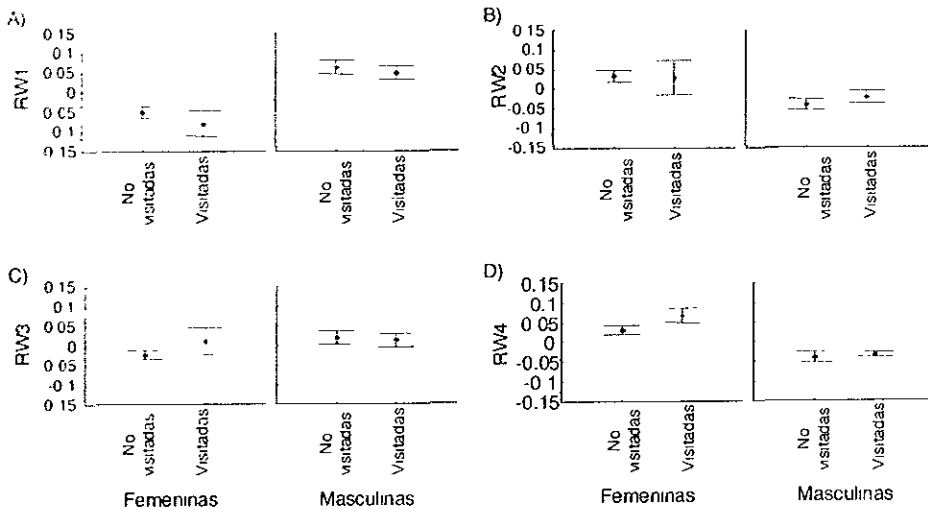


Figura 3.10. Esquema en que se muestran los valores promedio y la variación de las flores masculinas y femeninas, visitadas y no visitadas para cada deformación relativa.

Exito reproductivo de las flores

Tamaño de las flores

El tamaño promedio de las flores femeninas que produjeron fruto no difirió del de las flores que no lo hicieron (Fig. 3.11). Esto sugiere que los polinizadores no actúan diferencialmente en función del tamaño de las flores y concuerda con los resultados obtenidos anteriormente, que mostraron que la probabilidad de visita no está asociada con el tamaño de las flores.

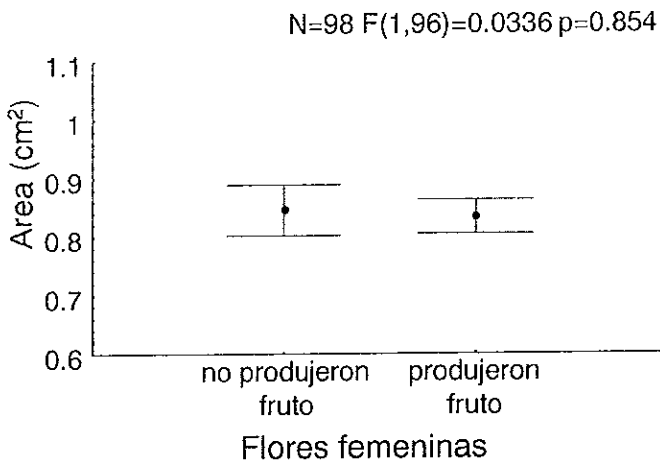


Figura 3.11 Variación entre el área de los tépalos de las flores que produjeron fruto y las flores que no lo produjeron. El punto representa el promedio del área y la acotación el error estándar de cada grupo de flores.

Forma de las flores

La probabilidad de producir frutos por las flores femeninas fue afectada por su forma. Se observaron diferencias significativas entre las flores que produjeron fruto y las que no lo produjeron en la *deformación relativa 2* (Análisis de varianza multivariado, Wilks' Lambda (4, 42) = 0.786, $p=0.035$, Tabla 10), aunque no se

observaron efectos de las demás *deformaciones relativas* analizadas. Las flores que produjeron fruto tuvieron un promedio de 0.017 y las flores que no lo produjeron tuvieron un promedio de 0.095 en esta *deformación relativa*. El promedio de los valores de las flores femeninas que produjeron fruto es un valor intermedio entre el promedio de los valores de las flores que no produjeron fruto y de las flores masculinas (Fig. 3.12). Lo que esto sugiere es que las flores femeninas cuya forma se aproxima a la de las flores masculinas tienen una mayor probabilidad de ser visitadas y polinizadas, aunque esto no se haya reflejado en el análisis de atracción de polinizadores.

Tabla 10. Resultados y estadísticos del análisis de varianza univariado que se realizó con los valores de la forma de las flores que produjeron fruto y las que no lo produjeron.

Variable dependiente	g. l.	F (g.l. 1,2)	p
RW1	1, 45	2.31	0.13
RW2	1, 45	4.944	0.031 *
RW3	1, 45	0.538	0.466
RW4	1, 45	2.725	0.106

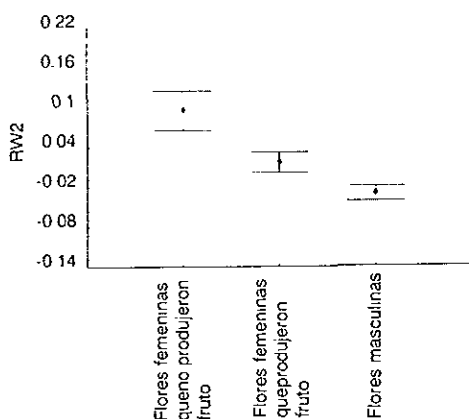


Figura 3.12. Variación en forma (valores de las deformaciones relativas 2, RW2) entre flores femeninas que produjeron fruto, flores que no produjeron fruto y flores masculinas.

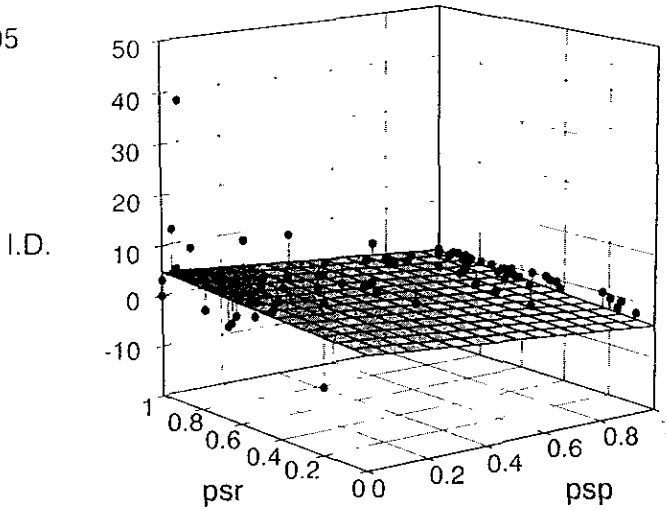
Selección dependiente de la frecuencia

Atracción de polinizadores

La relación entre la proporción sexual de las plantas y la de los parches con el índice de discriminación de los polinizadores de las flores femeninas se encontró diferente en los dos años de estudio. En 1995 el modelo de regresión explicó el 19.55 % de la variación en el índice de discriminación (g. l.=2, 116 F=14.102 p<0.02; Fig. 3.13 a), este índice se relacionó negativa y significativamente con la proporción de flores masculinas de las plantas ($\beta=-5.03^*$), y positiva y de manera marginal con la proporción de flores masculinas del parche ($\beta_2=3.35$). Mientras que en 1996 el modelo explicó el 49.35% de la variación en el índice de discriminación (g. l.= 2, 34 F=16.562 p<0.0001; Fig. 3.13 b), el índice de discriminación también se relacionó negativa y significativamente con la proporción de flores masculinas de la planta ($\beta =-22.50^*$); y su relación con la proporción sexual del parche no fue significativa. Cabe mencionar que en los dos años se encontraron plantas con valores del índice de discriminación muy altos, las cuales tenían prácticamente solo flores hembra.

Estos análisis sugieren que los polinizadores discriminan en contra de las flores femeninas de una planta cuando éstas se encuentran en una alta proporción y que dejan de discriminar en su contra cuando la proporción de flores masculinas aumenta.

a) 1995



b) 1996

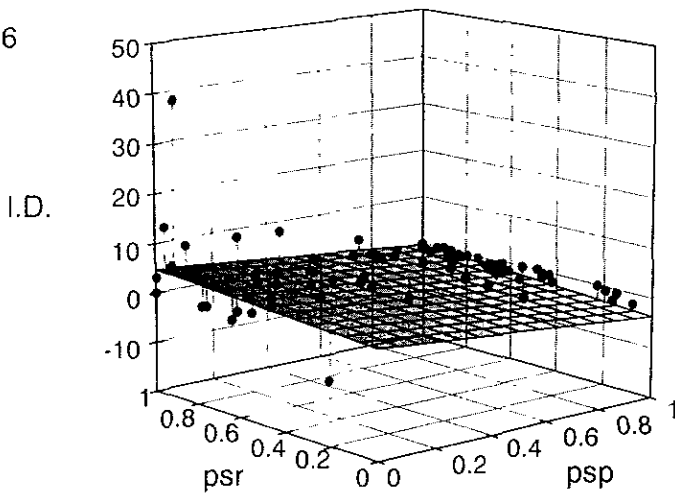


Figura 3.13. Relación entre el índice de discriminación de los polinizadores (I.D.) en contra de las flores femeninas de un parche y las proporciones sexuales del parche (psr) y de la planta (psp) en los años de estudio: a) 1995 y b) 1996.

Relación entre la proporción sexual y el éxito reproductivo

El modelo de la relación entre la proporción de flores masculinas de la planta, la del parche en el que se encuentra la planta (en cada caso no se incluyeron los datos del número de flores masculinas y femeninas de cada planta para calcular la proporción sexual del parche) y la interacción de ambas con la eficiencia en la producción de frutos fue:

$$Fs = \text{constante} + B_1 psp + B_2 psr + B_3 psp * psr$$

F_s = Eficiencia en la producción de frutos

psp = Proporción de flores masculinas de la planta

psr = Proporción de flores masculinas del parche

Este modelo explicó el 30.5% de la variación en la eficiencia en la producción de frutos (Tabla 11). Sin embargo, únicamente la pendiente de la proporción sexual del parche fue significativa, lo que significa que la eficiencia en la producción de frutos en una planta aumenta conforme aumenta la proporción de flores masculinas en el parche, independientemente de la proporción sexual de la planta en cuestión (Tabla 11). Es decir, en un parche en el que la proporción de flores masculinas es alta, las flores femeninas de una planta tendrán una alta eficiencia en producir fruto (Fig. 3.14).

Tabla 11. Resultados de la regresión múltiple en la que se analizó la relación que guarda la eficiencia en la producción de frutos con la proporción sexual del parche, la proporción sexual de la planta y la interacción de ambas. El modelo explicó significativamente el 30.5% de la variación en la eficiencia en la producción de frutos ($R^2=0.3059$ $F(3, 33)=4.849$ $p<0.006$).

Variables del modelo	β	T	p
Constante	0.348	0.973	0.33
Proporción de flores masculinas de la planta (psp)	-0.351	-0.558	0.581
Proporción de flores masculinas del parche (psr)	1.368	2.364	0.024 *
Interacción (psp * psr)	-0.923	-0.984	0.332

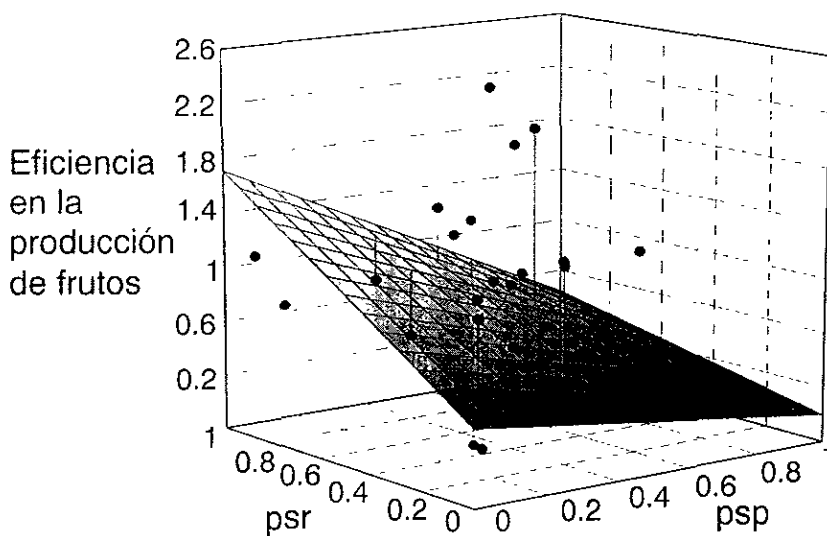


Figura 3.14. Relación entre la eficiencia en la producción de frutos y la proporción de flores masculinas de la planta y la del parche.

Efectos del número de flores en la visita de polinizadores y en el éxito reproductivo de las plantas

Las tres regresiones múltiples con las que se analizó el número total de visitas a las flores masculinas de una planta, a las flores femeninas y a la suma de ambas y su relación con el número de flores de la planta y del parche en el que se encuentra la planta mostraron el mismo tipo de relación. En las tres se observa que el número de flores de la planta se relacionó de manera significativa y positiva con el número de visitas (a flores masculinas, a flores femeninas, o a la suma de ambas) y que el número de flores del parche en el que se encuentra la planta no mostró esta relación (Tabla 12). Esto también se encuentra reflejado en el análisis de la eficiencia en la producción de frutos de las plantas como función del número de flores de la planta y del número de flores del parche, en el que se observó el mismo patrón: la eficiencia en la producción de frutos se relaciona positiva y significativamente con el número de flores de la planta pero no con el número de flores del parche (Tabla 13).

Tabla 12. Relación entre el número de visitas a las flores de una planta y el número de flores de la planta y del parche.

Variable dependiente	Año	β		R^2	F	$g. l.$	P
		Número de flores					
		Planta	Parche				
Visitas a flores femeninas	1995	0.004	0.004	0.014	0.87	2, 116	0.41
	1996	0.175 *	0.039	0.185	3.85	2, 34	0.03
Visitas a flores masculinas	1995	0.165 *	-0.027	0.079	4.99	2, 116	0.008
	1996	1.297 *	0.078	0.29	7.00	2, 34	0.002
Visitas a todas las flores	1995	0.170 *	-0.022	0.08	5.074	2, 116	0.007
	1996	1.473 *	0.118	0.355	9.388	2, 34	0.005

Tabla 13 Resultados de la regresión múltiple de la eficiencia en la producción de frutos de las plantas con el número de flores de la planta y del parche.

Variables independientes	β	R^2	F	g. l.	P
Número de flores por planta	0.012 *	0.165	3.376	2, 34	0.045
Número de flores por parche	-0.001				

Discusión

En la introducción de este trabajo se planteó que un sistema de polinización por engaño debe funcionar de manera similar a un mimetismo Batesiano. Este mimetismo se basa en dos componentes: 1) las flores que no tienen recompensa imitan algún carácter de las flores que sí tienen recompensa, lo que les sirve para atraer a los polinizadores; y 2) la frecuencia del mimeta es lo suficientemente baja con relación a la del modelo; por lo que los polinizadores no encuentran fácilmente a las flores mimeta, o el costo de discriminarlas es mayor que el de visitarlas al azar. Por lo tanto, en un sistema de polinización por engaño pueden operar dos tipos de selección, aquella que opera sobre los caracteres de las flores femeninas para parecerse a las flores masculinas, y aquella que opera sobre la frecuencia de los dos sexos en la población, es decir, selección dependiente de la frecuencia.

En concordancia con la mayoría de los estudios realizados en sistemas de polinización por engaño, en este trabajo se observó: 1) variación en la cantidad de recompensa entre los sexos de las flores (las flores femeninas no producen recompensa) y entre las flores masculinas de las diferentes plantas (la cual se relaciona con el carácter de tamaño de las flores); 2) una preferencia de los polinizadores por visitar las flores masculinas; y 3) variación significativa en los caracteres morfológicos de forma y tamaño entre las flores de diferente sexo y entre plantas.

Los resultados más importantes de este trabajo son: 1) selección independiente de la frecuencia sobre la forma de las flores femeninas, medida a través del éxito reproductivo de las flores; 2) que los polinizadores discriminan a las

flores femeninas como función de su frecuencia en la planta; 3) que una planta aumenta su éxito reproductivo femenino si se encuentra en un parche con una proporción sexual sesgada hacia las flores masculinas; y 4) que el número de flores tuvo efectos significativos sobre el número de visitas de los polinizadores y sobre el número de frutos de la planta.

Los resultados de este trabajo parecen apoyar la hipótesis clásica del mimetismo, ya que los dos tipos de selección actúan en el sistema de polinización por engaño.

Por un lado, no se observaron efectos de los atributos florales considerados en este estudio, tamaño y forma, en la atracción de los polinizadores. Sin embargo, las flores femeninas más parecidas en forma a las flores masculinas tuvieron mayor probabilidad de producir un fruto. De acuerdo con Willson y Ågren (1989) la semejanza en este componente de forma en flores masculinas y femeninas es debida al mimetismo intersexual.

La falta de relación entre la morfología de las flores y las visitas de los polinizadores podría deberse a que cada flor sólo se censó durante un día, y las flores femeninas pueden permanecer abiertas y receptivas durante dos días (ver apéndice I). Sin embargo, la existencia de una relación entre la forma de la flor y la probabilidad de producir un fruto es un indicador que resume los eventos ocurridos durante la vida de la flor, por lo tanto, indica de manera más precisa las presiones de selección que operan sobre ella. Este hallazgo apoya fuertemente la hipótesis de la acción de la selección a favor del mimetismo entre las flores de diferente sexo.

Este es uno de los pocos estudios en el que se ha probado que existe mimetismo en la forma de las flores. En otros estudios se ha observado que la selección puede favorecer algún carácter de las flores femeninas. Por ejemplo Ashman y Stanton (1991) observaron efectos del tamaño de los pétalos de la flor de *Sidalcea oregana* en la tasa de visita de polinizadores. Esto concuerda con lo observado por Schemske y Ågren (1995) en un experimento con flores artificiales en *Begonia involucrata* y por Schemske et al. (1996) en un experimento similar en *B. oaxacana*. En ambos trabajos observaron que los polinizadores se aproximaban más a flores más grandes, lo que sugiere que las flores femeninas más grandes podrían ser favorecidas por la selección natural. Los resultados de estos experimentos contrastan fuertemente con lo observado en poblaciones naturales de *B. sousae*, en que el tamaño de las flores no tiene efectos ni en la atracción de polinizadores ni en el éxito reproductivo de las flores.

En otro estudio con Begonias, Le Corff et al. (1998) observaron las tasas de visita por polinizadores a las flores femeninas de poblaciones naturales de dos especies: *B. urophylla* cuyas flores femeninas y masculinas son similares en forma pero diferentes en área y *B. tonduzii* cuyas flores son similares en tamaño pero no en forma. Dado que *B. urophylla* tiene una mayor tasa de visita por flor, ellos sugieren que la forma contribuye más al engaño que el tamaño. Esta conclusión concuerda con los hallazgos de este trabajo, en el que el engaño parece estar basado más en la forma que en el tamaño de la flor. Sin embargo, la solidez de este estudio se basa en medidas directas de la forma de las flores y en las diferencias en el éxito reproductivo de las flores femeninas.

En este trabajo también se obtuvieron varios resultados que aportan evidencia relacionada con la evolución de las proporciones sexuales:

1. Cuando la proporción sexual de la planta está sesgada hacia las flores masculinas, los polinizadores dejan de discriminar en contra de las flores femeninas de esa planta. Las plantas que mantuvieran esta proporción sexual a lo largo de la temporada reproductiva podrían disminuir la discriminación que los polinizadores hacen en contra de sus flores femeninas. Si esto reditúa en una mayor probabilidad de producir frutos, estas plantas serían favorecidas por selección.

Hay una aparente tendencia de aumento de la discriminación en contra de las flores femeninas de una planta cuando la proporción sexual del parche también está sesgada hacia las flores masculinas (la significancia fue marginal). Probablemente en un parche con una alta proporción de flores masculinas una planta con muchas flores femeninas es muy evidente, por lo que podría ser fácil o menos costoso para los polinizadores discriminar a esa planta. Las plantas de *B. sousae* presentan una separación temporal en la apertura de las flores de los diferentes sexos, por lo que las plantas presentan una primera fase masculina, seguida de una fase femenina y finalmente pueden presentar una fase corta masculina. Esto hace plausible encontrar en el campo una planta en fase femenina que se encuentre en un parche en el que la mayoría de las plantas se encuentran en fase masculina.

2. Las plantas presentan una mayor eficiencia en la producción de frutos cuando la proporción sexual del parche está ligeramente sesgada hacia las flores masculinas. La eficiencia en la producción de frutos es una medida más directa de la acción de la selección que la conducta de los polinizadores. De acuerdo con esta

observación la selección dependiente de la frecuencia actúa en el sistema y favorece la producción de frutos de las flores femeninas de plantas que se encuentran en parches cuya proporción sexual es sesgada hacia las flores masculinas. Este es uno de los componentes importantes del mimetismo en un sistema de polinización por engaño.

Si en un parche con proporción sexual sesgada hacia las flores masculinas los polinizadores discriminaran en contra de las flores femeninas de una planta, estas podrían tener una frecuencia muy baja de visitas. Sin embargo en las mismas condiciones se favorece una mayor eficiencia en la producción de frutos, lo que esto indicaría es que con un número mínimo de visitas podría bastar para fecundar una flor femenina. De acuerdo con un análisis sobre el tiempo de vida de las flores y la probabilidad de cambio en la proporción sexual de la planta se encontró que la proporción sexual tiene pocas probabilidades de cambiar durante el tiempo de vida de una flor (ver apéndice 1). Debido a esto, durante el periodo en que la flor es funcional es posible asignar un valor de proporción sexual a cada flor. Por lo que aún cuando la flor tenga muy escasas visitas durante su tiempo de vida, estas tienen altas probabilidades de ocurrir bajo el mismo valor de proporción sexual, esto le da solidez a la relación encontrada entre la proporción sexual y la eficiencia en la producción de frutos.

En otros estudios también se ha mostrado que cuando el mimeta se encuentra en una baja frecuencia tiene un mayor número de visitas (*Thelmitra antennifera*, Dafni y Calder 1987); o una mayor probabilidad de producir frutos (*Tolumnia variegata*, Sabat y Ackerman, 1996).

Castillo et al. (1999) observaron que la variación en la proporción sexual y en la densidad de flores producidas en poblaciones experimentales influyó de manera significativa sobre la probabilidad de visita a las flores y sobre el éxito reproductivo femenino de *B. gracilis*.

Otros estudios han mostrado que en las poblaciones sesgadas hacia las flores masculinas la reproducción de las flores femeninas no está limitada por polen, mientras que en poblaciones sesgadas hacia las flores femeninas esa limitante si se encontró (*Rubus chamaemorus*, Ågren et al. 1986; *Sidalcea oregana* [ginodioica] Ashman y Stanton, 1991). Sin embargo, en estos trabajos no se hace la distinción entre limitación por polen y limitación por polinizadores. Esta distinción es crucial, ya que sólo en el caso de que la limitación sea por polinizadores se podría hablar de polinización por engaño. Si el polen disponible es suficiente para polinizar a las flores femeninas presentes pero los polinizadores discriminan a las flores femeninas, entonces lo que parecería limitación por polinizadores sería en realidad una consecuencia de la polinización por engaño. Podemos observar que otros estudios realizados en *Begonia* no han notado esta importante diferencia. Por ejemplo, Le Corff et al. (1998) encontraron que en *B. tonduzii* la producción de semillas está limitada por la disponibilidad de polen, y que esta limitación varía en función de la proporción sexual siendo mayor cuando las flores femeninas son más abundantes en la población; mientras que *B. urophylla* no presentó esa limitación. Obviamente, si una planta está limitada por polen difícilmente podemos hablar de polinización por engaño. Existe la posibilidad de que los polinizadores hayan visitado a todas las

flores independientemente de su forma o de la proporción sexual, y que la baja fertilidad sea resultado de la limitación por polen.

La variación que se puede observar en la acción de la selección natural y de la selección dependiente de la frecuencia en los diferentes sistemas de polinización por engaño estudiados sugiere que la importancia de la selección dependiente de la frecuencia puede variar dependiendo de la especie y de otros factores involucrados en el mimetismo. Por ejemplo la densidad de las flores en la población (Castillo 1999), la conducta de los polinizadores o su especialización (*B. tonduzii* y *B. gracilis* son visitadas principalmente por uno o dos tipos de polinizadores, mientras que *B. urophylla*, al igual que *B. sousae*, es visitada por varios polinizadores, le Corff et al. 1998), o el grado de semejanza entre las flores masculinas y femeninas (*B. sousae* y *C. urens* Bawa et al. 1982) son factores que en su conjunto puede determinar la presencia y forma del mimetismo.

En este trabajo también se encontró que una mayor producción de flores incrementa no sólo la probabilidad de visita por los polinizadores, sino también la producción de frutos. Existen diversos estudios que proponen que una mayor producción de flores significa una mayor cantidad de recompensa para el polinizador y por lo tanto que debe tener efectos positivos en la atracción de polinizadores (Klinkhamer y de Jong, 1990). En un estudio realizado en una planta polinizada por engaño se encontró que la densidad de flores se relaciona positivamente con la tasa de polinización tanto del modelo como del mimeta (*Sidalcea oregana*, Ashman y Stanton, 1991). Otro estudio mostró que puede haber diferentes respuestas a la variación en la densidad de flores, por ejemplo, en un complejo de mimetismo

interespecifico se observó que en las poblaciones más densas de la planta mimeta (*Epidendrum radicans*) éstas no son visitadas más frecuentemente que las no densas, se encuentren o no las plantas modelo (*Asclepias curassavica* y *Lantana camara*) (Bierzychudek 1981).

En el género *Begonia* el único trabajo que ha considerado la acción conjunta de la densidad de las flores con la proporción sexual es el de Castillo (1999), en el que se observa que la acción de la selección dependiente de la frecuencia es mayor que la de la selección densodependiente.

Si consideramos que la intensidad de la selección dependiente de la frecuencia puede variar dependiendo de la densidad de flores, el nivel de parecido entre el modelo y el mimeta, y las diferentes capacidades de discriminación de los polinizadores, el engaño podría presentarse bajo circunstancias más diversas. Por ejemplo, en las plantas en las que la selección sobre los atributos florales fuera fuerte y cuyos polinizadores sean más especializados sería probable que la selección dependiente de la frecuencia fuera menos fuerte que en otras especies de plantas polinizadas por engaño; en las que la selección sobre los atributos florales no sea fuerte o no se presente y cuyos polinizadores presenten mayor variación en sus capacidades discriminatorias. Para saber que tanto se favorecen las proporciones sexuales sesgadas hacia las flores masculinas podría ser necesario un experimento en el que se considere la interacción de ambos tipos de selección, ya que no en todos los sistemas de polinización por engaño se ha encontrado que actúen de manera conjunta.

En este trabajo se probó la acción de la selección natural directamente sobre la forma de las flores, lo que no se había observado hasta el momento en los estudios realizados sobre el mimetismo floral en la polinización por engaño. Estos resultados, en conjunto con las observaciones registradas de la acción de la selección dependiente de la frecuencia, concuerdan con la hipótesis clásica de evolución del mimetismo batesiano. Es decir, la selección favorece la semejanza morfológica entre las flores que no tienen recompensa y las que si la tienen; y la selección dependiente de la frecuencia mantiene baja la proporción de la flor mimeta, permitiendo el engaño.

Bibliografía

- Ackerman J. D. y Montalvo A. M. 1990.** Short and Long term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology*. 71 (1):263-272.
- Ågren J., T. Elmquist, 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.
- Ashman T. L. y Stanton M. 1991.** Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidaea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). *Ecology* 72 (3):993-1003.
- Baker, H. G. 1976.** "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to Caricaceae. En: *Tropical trees. Variation, breeding and conservation*. J. Burley y B. T. Styles (Eds.). Academic Press, Nueva York. pp. 161-169.
- Bawa K. S. 1977.** The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31:52-67.
- Bawa K.S. 1980.** Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaractia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution*, 34 (3): 467-474.
- Bawa K. S., C. J. Web y A. F. Tuttle, 1982.** The adaptive significance of monoecism in *Cnidoscolus urens* (L.) Arthur (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 85:2313-223.
- Bell G. 1986.** The evolution of empty flowers. *J. theor. Biol.* 118:253-258.
- Bell, G. 1995.** On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London*, 224:223-265.
- Bierzichudek P. 1981.** Asclepias, Lantana, and Epidendrum: a floral mimicry complex?. *Biotropica*, 54-58.
- Bierzichudek P. 1987.** Pollinators increase the cost of sex by avoiding female flowers. *Ecology* 68 (2):444-447.

Bookstein F. L., 1990. Higher-Order features of shape change for landmark data. En: *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*, F. J. Rohlf y F. L. Bookstein (Eds.) Special publication No. 2, The University of Michigan Museum of Zoology.

Brown J. H. y Kondric-Brown A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology*, 60 (5):1022-1035.

Crepet W. L., 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. En: *Pollination Biology*, Real L. (Ed.), Academic Press Inc. 31-50 pp.

Castillo R. 1999. Selección dependiente de la frecuencia: polinización por engaño en *Begonia gracilis* HBK (Begoniaceae). Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM.

Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:259-278.

Dafni, A. 1986. Pollination in *Orchis* and related genera: Evolution from reward to deception. *Orchid Biology*, Joseph Arditti (Ed.). 81-104 pp.

Dafni A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach* (The practical approach series). Oxford University Press, 1992. New York, USA 250 pp.

Dafni A. y D. M. Calder, 1987. Pollination by deceit and floral mimesis in *Thelymitra antennifera* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 158:11-22.

Darwin C. 1895. *Various contrivances by which orchids are fertilized by insects*. D. Appleton and Company. New York. 300 pp.

Davis S. L. 1997. Stamens area not essential as an attractant for pollinators in females of cryptically dioecious *Thalictrum pubescens* Purch. (Ranunculaceae). *Sex. Plant. Reprod.* 10:293-299.

Dirzo R. y A. Miranda, 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano. Contracción de la vegetación y solución a una controversia. *Interciencia* 16 (5):240-247

Dominguez C.A., L.E. Eguiarte, J. Nuñez Farfán y R. Dirzo, 1998. Flower morphometry of *Rizophora mangle* (Rhizophoraceae): Geographical variation in mexican populations. *American Journal of Botany.* 85 (5):637-643.

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* 74:256-263.

Endler, J. A., 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16:25-31.

Everitt B. S. 1977. *The analysis of contingency tables*. Monographs on Statistics and applied probability. Chapman & Hall 128 pp.

Gilbert L. E. 1974. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. En: L. E. Gilbert y Raven (eds.), *Coevolution of animals and plants*. Univ. of Texas Press, Austin. pp. 210-240.

Gilbert F. S., Haines N. y Dickson K. 1991. Empty flowers. *Functional Ecology*. 5:29-39.

Gonzalez A., Rowe C. L., Weeks P. J., Whittle D., Gilbert F. S. y Barnard C. J., 1995. Flower choice by honey bees (*Apis mellifera* L.): sex-phase of flowers and preferences among nectar and pollen foragers. *Oecologia* 101:258-264.

Gonzalez S., R. Dirzo y R. Vogt, (Eds.) 1997. Historia natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autonoma de México. México. 3-6 pp.

Kiester A. R. , Lande R., Schemske D. W. 1984. Models of coevolution and speciation in plants and their pollinators. *The American Naturalist*. 124 (2): 220-243.

Klinkhamer 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.

Le Corff J., Ågren J. y Schemske W., 1998. Floral display, pollinator discrimination, and female reproductive success in two monoecious *Begonia* species. *Ecology* 79 (5):1610-1619.

Little, R. J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. En: *Handbook of experimental pollination biology*. C. E. Jones and R. J. Little (eds.). Scientific and academic editions. pp. 294-309.

Lloyd 1989. The reproductive ecology of plants and eusocial animals. En: *Toward a more exact ecology*. P. J. Grubb y J. B. Whittaker (eds.) pp. 185-208.

Lovett D. J. y L. Lovett Doust, 1988. Sociobiology of plants: An emerging synthesis. En: *Plant Reproductive Ecology, Patterns and strategies*, Jon Lovett Doust y Lesley Lovett Doust (Eds.) Oxford University Press. Pp. 5-29.

Page R. E., K. D. Waddington, G. J. Hunt y M. K. Fondrk, 1995. Genetics determinants of honey bee foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 50:1617-1625

- Parker G. A. 1984.** Evolutionarily Stable Strategies. En: *Behavioural Ecology, An evolutionary Approach*. J. R. Krebs y N. B. Davies (Eds.), Blackwell Scientific Publications, G.B., pp 30-61.
- Pasteur, G. 1982.** A Classificatory review of mimicry systems. *Ann Rev: Ecol. Syst.* 13: 169-199.
- Rasheed S. A. y L. D. Harder 1997.** Foraging currencies for non-energetic resources: pollen collection by bumblebees. *Animal Behaviour*, 54:911-926
- Ridley, M. 1993.** *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Inc. USA. 670 pp.
- Roubik D. W. 1989.** *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press. Nueva Yorkk. 513 pp.
- Rohlf F. 1993.** Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. En: *Contributions to morphometrics*. L. F. Marcus, E. Bello y A. García Valdecasas (eds.). Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid España. 131-159.
- Rohlf F. J. y Slice D. 1990.** Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.*, 39 (1): 40-59.
- Sabat A. M. y Ackerman J. D., 1996.** Fruit set in a deceptive orchid: the effect of flowering phenology, display size, and local floral abundance. *American Journal of Botany*. 83 (9):1181-1186.
- Schemske, D. W. y Agren J. 1995.** Deceit pollination and selection on female flower size in *Begonia involucrata*: an experimental approach. *Evolution*, 49(1):207-214.
- Schemske, D. W., J. Ågren J. Y Le Corff J. 1996.** Deceit pollination in the monoecious, neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). En: *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett (Eds.). Chapman & Hall. New York, U.S.A. 292-315.
- Schmith-Hempel P. 1987.** Efficient nectar collecting by honeybees I. Economic models. *Journal of Animal Ecology*, 56:209-218.
- Silvertown J.W. y Lovett Doust 1993.** *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications, Inc. USA. Cambridge. 210 pp.

Sprengel C. K. 1793. Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. En: *Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett (Eds.), 1996. Chapman & Hall. U.S.A. 3-43 pp.

Soberon M. J. y Martinez R. C. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. En: Boucher D. H. *The Biology of Mutualism*. Oxford University Press. New York. pp 192-216.

Vogel, s. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. En: The pollination of flowers by insects. A. J. Richards. (Ed.) *Linn. Soc. Symp. Ser.* 6: 89-96.

Waddington K. D. 1983. Foraging behavior of pollinators. En: *Pollination Biology*, Leslie Real (ed.). Academic Press INC. Pp. 213-239.

Waser N. M., 1983. The adaptive nature of floral traits: Ideas and Evidence. En: *Pollination Biology*, Leslie Real (Eds.). Academic Press, INC. 214-248.

Willson M. F. y J. Agren, 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. En: *Pollination Biology*, Leslie Real (De.) Academic Press, INC. Pp. 51-95.

Young H. J. y Stanton M. L. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 7 (2):536-547.

Apéndice I

Con el objeto de analizar si la eficiencia en la producción de frutos correspondía a la proporción sexual que la planta tenía cuando se observaron las visitas de los polinizadores; se realizó un análisis en el que se comparó el tiempo de vida de las flores con el tiempo en que la proporción sexual cambia en la planta. Los datos se obtuvieron durante la temporada reproductiva de 1995 a partir de 36 plantas distribuidas en 7 parches. En cada planta se marcaron tres botones de flores femeninas y tres botones de flores masculinas. Diariamente se realizó un censo en el que se registró el número de flores masculinas, el número de flores femeninas, la fecha de apertura de cada flor marcada y la fecha en que la flor masculina se marchitó o en que la flor femenina cerraba sus tépalos. A partir de estos datos se obtuvo el tiempo de vida de cada flor y las proporciones sexuales de cada planta cada día

Las flores tuvieron un tiempo de vida promedio de 2.1 días, las flores femeninas 2.29 días y las flores masculinas 1.98 días.

Las diferencias de tiempo de vida de las flores masculinas y las flores femeninas se analizaron mediante una prueba de U de Mann-Whitney. En esta prueba se observó que las flores femeninas tienen un tiempo de vida significativamente mayor que las flores masculinas (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de la prueba de U de mann-whitney para análisis de las diferencias de tiempo de vida entre flores femeninas y flores masculinas.

Número de flores femeninas	Número de flores masculinas	U	Z	Nivel de probabilidad
55	91	1928	-2.32	0.02

Las diferentes proporciones sexuales registradas durante estos censos se ordenaron en veinte clases de proporción sexual. La proporción sexual puede tomar valores de 0 a 1, este rango se dividió en 20 intervalos, para establecer las 20 clases. En estas clases se clasificaron las proporciones sexuales que se observaron en las plantas durante los días en que fueron censadas.

Para cada flor se obtuvo su tiempo de vida en días y el tiempo de duración de la clase de proporción sexual que tenía la planta durante la vida de la flor; y se compararon mediante una prueba no paramétrica para pruebas relacionadas (Prueba de Wilcoxon). Se observó que la clase de proporción sexual duró significativamente más que el tiempo de vida de las flores (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados de la prueba de Wilcoxon en la que se comparó el tiempo de vida de cada flor con la duración de la clase de proporción sexual en la planta.

Variables	N	T	Z	P
Duración de la clase de proporción sexual vs. Tiempo de vida de la flor	113	1550.5	2.433	0.015

Esto significa que durante el tiempo de vida de una flor es poco probable que la proporción sexual de la planta cambie significativamente. Debido a esto, si la probabilidad de que una flor produzca un fruto depende (al menos parcialmente) de la proporción sexual de la planta durante el periodo en que la flor fue funcional, es posible asignar un valor de proporción sexual a cada flor.