

304596



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BIBLIOTECA INSTITUTO DE ECOLOGIA UNAM

"EL PAPEL DEL MIMETISMO FLORAL EN LA POLINIZACION POR ENGAÑO: UN ESTUDIO EXPERIMENTAL EN Begonia gracilis HBK (Begoniaceae)".

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A

ALICIA HELGA CABALLERO QUIROZ



DIRECTOR DE TESIS:

DR. CESAR AUGUSTO DOMINGUEZ PEREZ TEJADA

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVIENNA 11
MEXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

*** El papel del mimetismo floral en la polinización por engaño : un estudio experimental
en *Begonia gracilis* HBK (Begoniaceae)***

realizado por **Alicia Helga Caballero Quiroz**

con número de cuenta **9354973-4** , quién cubrió los créditos de la carrera de **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario **Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada**

Propietario **Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo**

Propietario **Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez**

Suplente **Dr. Eduardo Morales Guillaumin**

Suplente **Dr. Luis Enrique Eguarte Fruns**

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de

Biología



DRA. PATRICIA RAMOS MORALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

DEDICATORIA

Le dedico este trabajo especialmente a mis padres, Alicia Quiroz y Luis Caballero, quienes me dieron la vida y me dieron la oportunidad de ser lo que soy. A mi esposo, Francisco Cruz, quien me enseñó que el amor es realmente incondicional y eterno, y a mis hermanitos, Gordo y el Ganso quienes han sido y serán por siempre cómplices y amigos.

A mis amigos: Laura (la Burris), Mel, Dey, Chofi, Lui, Ari, Normis, Maye, Ili, Yubo, el Calabazo, Roo, Juan, y al "Clan del Oso de la UP" (Claudia, La Chaparra, La Tía Rebe, Alina y la Chilis), quienes me han demostrado que la amistad es para siempre. Y a todos mis amigos de Kaiser Consultores Ambientales, especialmente a Héctor Lesser quien me ha dado la oportunidad de aprender de mi errores.

AGRADECIMIENTOS

Le agradezco al Doctor César Domínguez por su paciencia y apoyo en la realización de este trabajo; al los Doctores Rodolfo Dirzo, Carlos Cordero, Eduardo Morales y Luis Eguiarte por revisar y aportar cosas positivas a este estudio; a todos los estudiantes del LIPA por su ayuda en el campo (Reyna, Luis, Lalo, Fer, Gume, Raulito, César y Sergio); y a la Universidad Nacional Autónoma de México por darme ésta oportunidad, la cual forma parte de las experiencias más maravillosas de toda mi vida.

ÍNDICE

	Página
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVO GENERAL	7
OBJETIVOS PARTICULARES	7
ESPECIE DE ESTUDIO	8
ÁREA DE ESTUDIO	10
MÉTODOS	11
RESULTADOS	21
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	29
BIBLIOGRAFÍA	34

INTRODUCCION

La inmovilidad de las plantas ha propiciado la evolución de una serie de atributos que permiten la donación de polen hacia los estigmas de otras flores, ya sea de la misma o de otras plantas (Barrett y Harder 1996). Entre esos atributos se incluyen las recompensas que ofrecen las plantas para sus polinizadores (Wilson y Ågren 1989). Dentro de la gama de recompensas que puede ofrecer una planta se encuentran el polen, el néctar, ceras, secreciones glandulares y fragancias o esencias. Por su parte, los polinizadores presentan estructuras especializadas que les permiten obtener tales recompensas, incluyendo modificaciones de la proboscis y la presencia de escopas. Las adaptaciones de las plantas y sus polinizadores, así como su interacción, generalmente se han considerado como uno de los mejores ejemplos de evolución por mutualismo (Faegri y Vander Pijl 1979). En dicha interacción hay un intercambio de recompensas por el servicio de la transferencia de gametos (Boucher 1995).

Sin embargo, la existencia de interacciones mutualistas permite la posibilidad de la evolución de características en individuos que obtienen los servicios de los polinizadores sin pagar los costos de la producción de recompensas (Dafni 1984, Bell 1986). Se han descrito numerosos ejemplos en los que flores (Pasteur 1982), individuos (Baker 1979), poblaciones (Brown y Kodric-Brown 1979), o especies (Little 1983) han perdido, total o parcialmente, la capacidad para producir recompensas, por lo cual su polinización depende de las flores, individuos, poblaciones o especies que si las producen. En teoría, la no-producción de recompensas podría ser favorable para una planta si los costos de su producción son elevados. Por otra parte, la disminución en la producción de recompensas podría ser desventajosa si produce una reducción drástica en la probabilidad de que los polinizadores visiten a las flores. En teoría, las plantas que no producen recompensas (o producen menos) han "solucionado" el problema de atraer a los polinizadores por medio del "engaño". Este engaño se manifiesta en la evolución de una alta similitud entre las flores con y sin recompensa, de tal manera que las flores sin recompensa

“engañan” a los visitantes a través de su parecido a las flores que sí la producen (Little 1983, Dafni 1984).

La estrategia de “engaño” sólo sería exitosa si la frecuencia de individuos tramposos que no producen recompensa es menor que la de los que sí la ofrecen (Castillo et al. 1999). La proporción de individuos con y sin recompensa en una población está determinada por la selección dependiente de la frecuencia (SDF). Este tipo de selección ocurre cuando la adecuación de un fenotipo/genotipo depende tanto de su frecuencia, como de la frecuencia de los fenotipos/genotipos alternativos en la población (Maynard-Smith 1982). El fenómeno de la polinización por engaño se puede interpretar como un caso de mimetismo Batesiano, el cual es un sistema tripartita formado por un modelo (las flores que producen recompensa), un mimo (Las flores que no producen recompensa) y un operador (el polinizador que es engañado por el mimo)(Fig. 1). Esta situación, en términos de la relación entre las flores con y sin recompensa y sus polinizadores, se ha descrito en la literatura como el síndrome de polinización por engaño (Little 1983, Dafni 1984).

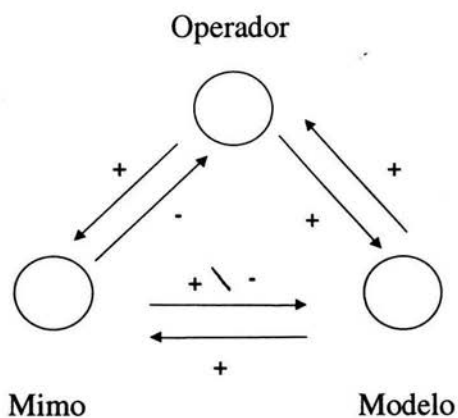


Fig. 1. Esquema que indica un caso general de mimetismo Batesiano. En el caso de la polinización por engaño las flores con recompensa corresponden al modelo del sistema, ya que son las únicas que producen recompensas para los polinizadores; las flores que no producen recompensa son el mimo (imitan al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

La polinización por engaño está asociada a los casos en los cuales hay polimorfismo en la producción de recompensa (el hecho de que unos produzcan recompensa y otros no) y ocurre generalmente en plantas con flores unisexuales, ya sean dioicas o monoicas. En la mayoría de estas especies las únicas flores que producen recompensa son las masculinas, y por lo tanto las flores femeninas “engañan” a los polinizadores para ser visitadas (Baker 1976, Little 1983, Dafni 1984). Se ha considerado que estas flores “manipulan” a los polinizadores explotando el parecido entre las flores de ambos sexos y que dicho parecido ha sido favorecido por la selección natural (Little 1983, Dafni 1984). Sin embargo, algunos autores opinan que la semejanza entre las flores masculinas y femeninas de la misma especie no es suficiente evidencia de que ésta haya evolucionado en respuesta a las presiones ejercidas por la polinización por engaño, sino que simplemente son el resultado de un patrón de desarrollo similar, ya que éstas se derivaron del tipo hermafrodita ancestral de las angiospermas (Baker1976, Willson y Ågren 1989). De hecho se ha mencionado que solo en aquellos casos en los que el mimetismo ocurre entre estructuras homólogas, es posible hablar de un verdadero mimetismo (Bawa 1980, Dafni 1984).

En teoría la selección sexual ha favorecido la divergencia de la morfología de las flores de ambos sexos, ya que de esta manera es posible optimizar el diseño para la donación (flores masculinas) y la recepción de polen (flores femeninas) (Lloyd y Barrett, 1996). Willson y Ågren (1989) mencionan algunas especies, monoicas y dioicas, en las que las flores masculinas y femeninas son diferentes y en las que ambos tipos de flor ofrecen recompensa para los polinizadores (e.g. *Cordia collococa*, *Cucumis sativus*, *Salís caprea* y *S. Cinerea*, *Cucúrbita pepo*, entre otras). Bajo este panorama se puede argumentar que la polinización por engaño genera presiones de selección convergentes sobre la morfología de las flores de ambos sexos posteriormente a la separación de los sexos (Bawa 1980, Little1983, Dafni 1984).

En un sistema de polinización por engaño la selección natural debería favorecer a las flores femeninas que más se parezcan a las flores con recompensa (flores masculinas). Por esta razón se esperaría que las flores femeninas que mejor imiten los atributos de las flores masculinas tendrían un mayor número de visitas por los polinizadores, y por lo tanto un mayor éxito reproductivo (Ågren y Schemske 1991). Según Little (1983) el parecido entre las flores femeninas, que no ofrecen recompensa, y las masculinas, que sí la ofrecen, debería basarse en aquellos atributos que el polinizador utiliza como indicadores de la calidad y/o la cantidad de la recompensa (mimetismo funcional).

Por otra parte, el éxito de este síndrome de polinización no depende exclusivamente del parecido entre las flores de ambos sexos, sino que, tal como se mencionó en párrafos anteriores, está en función de las frecuencias relativas del modelo (flor masculina, con recompensa) y del mimo (flor femenina, sin recompensa) (SDF). En una población donde la proporción sexual estuviera sesgada hacia las flores masculinas el éxito de una flor femenina sería muy elevado, ya que existiría una alta probabilidad de que fuera visitada. Esta situación favorecería la producción de más flores femeninas hasta el punto en el cual la probabilidad de que los polinizadores encontraran una flor con recompensa fuera muy baja. El resultado de esta nueva situación sería un decremento en la adecuación de las flores femeninas, que favorecerá a su vez un incremento en la frecuencia de flores masculinas (Castillo et al. 1999). Debido a esto se esperaría que las proporciones sexuales estuvieran fluctuando hasta alcanzar el equilibrio. La proporción sexual en equilibrio determinada por SDF, sería aquella en la que ningún sexo tiene ventajas sobre el otro (Williams 1992). Es importante mencionar que este modelo debe ser modificado cuando el morfo que ofrece recompensa (modelo) y el que no la ofrece (mimo) pertenecen a un mismo individuo, ya que la máxima ganancia individual en adecuación se alcanza a través de la suma de ambas funciones sexuales.

Ågren y Schemske (1991) hicieron dos predicciones a través de las cuales podría estar ocurriendo el engaño a los polinizadores por parte de las flores femeninas. La primera predice que habrá selección estabilizadora en aquellos atributos de las flores femeninas que correspondan al fenotipo promedio de los machos, promoviendo así un fenotipo femenino óptimo. Esto es, las flores femeninas podrían estar “imitando” aquellos atributos florales que los polinizadores utilizan o encuentran con más frecuencia en las flores masculinas. La segunda explicación predice que si los polinizadores utilizan señales visuales u olfatorias para localizar a las flores masculinas (con recompensa), estas señales podrían ser amplificadas por las flores femeninas. En este caso esperaríamos que las flores femeninas más exitosas fueran aquellas que son capaces de exagerar los atributos análogos a los que usan los polinizadores durante el forrajeo y que son indicadores de las recompensas presentes en las flores masculinas (selección direccional).

Una tercera posibilidad, podría ser aquella en la que el engaño a los polinizadores está dado por un aumento de la variación fenotípica de la forma y del tamaño de las flores, de tal manera que al polinizador se le dificulte formar un patrón de búsqueda, visitando por "error" a las flores sin recompensa. Este parece ser es el caso de *Begonia gracilis*, una especie polinizada por engaño (Castillo 1999).

Castillo (1999) sugiere que el “engaño” que ocurre en *B. gracilis* está basado en la variación del tamaño de las flores, ya que a pesar de las marcadas diferencias en el tamaño de las flores masculinas y femeninas, los polinizadores parecen elegir a las flores en función del tamaño relativo de los órganos reproductores (área del androceo o gineceo / área de la corola). En esta especie, el área relativa del androceo (o del gineceo) fue el mejor predictor de la probabilidad que tiene una flor (de cualquier sexo) de ser visitada por los polinizadores. Los polinizadores visitaron preferentemente a las flores masculinas que ofrecieron más recompensa, y sus resultados sugieren que se guiaron, al menos parcialmente, por el tamaño relativo del androceo. Además, las flores femeninas con valores altos del

tamaño relativo del estigma fueron las que tuvieron mayores probabilidades de producir frutos. Como en otras especies polinizadas por engaño, el mimetismo juega un papel muy importante en la polinización de las flores femeninas de *Begonia gracilis*, sólo que este mimetismo difiere en su forma de operar a la descrita en otras especies. Castillo (1999) sugiere que la peculiaridad de este mimetismo es que el engaño proviene tanto de las flores masculinas como de las femeninas. Y debido a que las plantas de esta especie son cosexuales, lo que se observa es una “cooperación” entre los dos sexos, ya que la adecuación de un individuo se obtiene a través de las dos funciones.

Aunque los resultados de Castillo (1999) sugieren que el mimetismo de *B. gracilis* está basado en el tamaño relativo de los órganos reproductores, sus conclusiones se basan en estudios correlativos. Por esta razón es necesario llevar a cabo experimentos donde artificialmente se produzca variación en la morfología de las flores para confirmar esas conclusiones de manera definitiva. La hipótesis del tamaño relativo predice que los polinizadores prefieren las flores que aparentemente ofrecen más recompensa. Esta apariencia se lograría a través de la manipulación del androceo o gineceo y del tamaño de la corola. Por esta razón se esperaría que hubiera mucha variación en el tamaño de la corola y las estructuras reproductoras, ya que de esta forma se evitaría enviar una “señal honesta” a los polinizadores. Asimismo, que la frecuencia de visita debería ser mayor en aquellas flores que tengan el tamaño relativo de los órganos reproductores más grande, independientemente del tamaño absoluto de la flor o del androceo; y la probabilidad de producir un fruto debería ser más alta en las flores femeninas que presenten el tamaño relativo del gineceo mayor.

De acuerdo a lo anterior, este trabajo pretende probar de forma experimental las predicciones que se derivan de proponer la existencia de un mimetismo basado en el tamaño relativo de las estructuras reproductoras más que en el tamaño absoluto de estos atributos florales.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar experimentalmente el tipo de mimetismo que opera en la polinización por engaño de *Begonia gracilis*, así como determinar cuáles son los atributos florales involucrados en este fenómeno.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Evaluar la variación entre los individuos de *B. gracilis* en el tamaño de la corola, estructuras reproductoras y tamaño relativo de las estructuras reproductoras de las flores.
- Evaluar experimentalmente el efecto de la variación en el tamaño de la corola y por lo tanto en el tamaño relativo de los órganos reproductores sobre la tasa de visita por flor.
- Evaluar experimentalmente el efecto de la variación en el tamaño en el tamaño de la corola y por lo tanto en el tamaño relativo de los órganos reproductores sobre el éxito reproductivo de las flores femeninas.

ESPECIE DE ESTUDIO

El género monóico *Begonia* (Begoniaceae) está representado en los Neotrópicos por alrededor de 600 especies (Burt-Utley 1985). En México hay aproximadamente 100 especies, de las cuales 74 son endémicas. En Centroamérica se han reportado 66 especies, cifra que incluye 39 endémicas (Burt-Utley 1991). *Begonia gracilis* H.B.K. es una planta herbácea monoica y perenne. Su distribución va desde México hasta Guatemala en comunidades xerofíticas y bosques templados. Preferentemente se le encuentra en lugares sombríos y húmedos, generalmente entre oquedades de piedras (Rzedowski y Rzedowski 1985). Esta planta está formada por un solo eje de aproximadamente 60 cm de altura que en ocasiones produce ramas en la base del tallo. Presenta bulbilos en las axilas de las hojas que pueden dar origen a nuevos individuos. *Begonia gracilis* es una planta cosexual que produce flores unisexuales. En cada nudo se produce una inflorescencia que genera una sola flor de cada sexo. Las flores son de color rosa y sin aroma aparente al olfato humano. Las flores masculinas son las únicas que ofrecen recompensa (polen). Tienen cuatro tépalos; el androceo está formado por un gran número de estambres que se unen por la base, de tal forma que las anteras forman una densa cabezuela color amarillo brillante. Las flores femeninas constan de cinco tépalos y el gineceo lo forman tres estigmas con pequeñas vellosidades cuyos lóbulos son bífidos y curvos de un color amarillo intenso (Fig. 2).

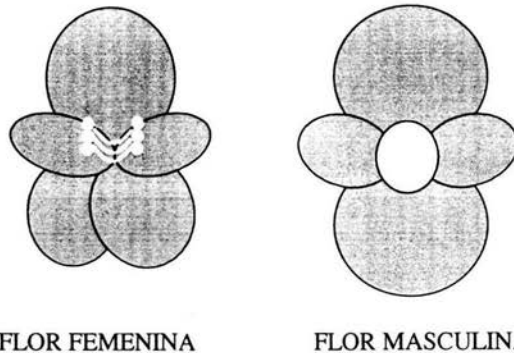


Fig. 2. Esquema que ilustra la morfología de las flores de *B. gracilis*

En “El Pedregal de San Angel” *B. gracilis* es visitada por abejas (*Apis mellifera* y varias especies de Halictidae), moscas (Syrphidae), y mariposas (varias especies de Lycaenidae). Aunque los polinizadores más importantes son las abejas. Castillo (1999) encontró que la tasa de visita más alta ocurre en las poblaciones que tienen un sesgo hacia las flores masculinas (0.65) y una alta densidad. El fruto es una cápsula trilocular dehiscente que contiene numerosas semillas que se dispersan por acción del viento o la gravedad.

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel". Esta es una comunidad arbustiva xerofítica que se desarrolla sobre un afloramiento basáltico producido por el volcán Xitle (Rzedowski, 1954; Eguiarte y Búrquez, 1987). La Reserva se localiza al suroeste del Valle de México (entre los 19°13'45" y 19°20'33" de latitud norte y los 99°08'26" y 99°14'37" de longitud oeste), a una altura de 2,250 m s.n.m. La topografía es muy irregular y abrupta, originando una comunidad xerofítica, predominando un estrato herbáceo bien desarrollado, un estrato arbustivo ligeramente menos importante y pocos elementos arbóreos (Rzedowski, 1954). El clima es templado subhúmedo (Cb (w1); Köppen, modificado por García). Se distingue una época de temperaturas elevadas de marzo a mayo y una época fría de diciembre a enero, la temperatura media anual es de 15.5 °C. Presenta lluvias moderadas en verano, de mayo a septiembre, y la precipitación pluvial es de 870 mm anuales.

MÉTODOS

Los individuos de *B. gracilis* utilizados en este estudio se obtuvieron de una población natural de la reserva ecológica del “Pedregal de San Angel” durante la época reproductiva de 1998. Los experimentos de este trabajo fueron divididos en cuatro partes. La primera consistió en caracterizar la variación fenotípica entre los individuos en el tamaño de la corola, estructuras reproductoras y el tamaño relativo de los órganos reproductores. En la segunda parte se evaluó experimentalmente el efecto de la variación en el tamaño de la corola, y por lo tanto en el tamaño relativo de los órganos reproductores, sobre la tasa de visita por flor. En la tercera parte, se evaluó experimentalmente el efecto de la variación en el tamaño de la corola y por lo tanto en el tamaño relativo de los órganos reproductores, sobre el éxito reproductivo de las flores femeninas. Por último, en la cuarta parte se realizaron experimentos de polinización manual con la finalidad de asegurar que la manipulación de las flores y la posición del tratamiento no afectan el desarrollo y la maduración de los frutos.

Variación en el tamaño de la corola, órganos reproductores y en el tamaño relativo de los organos reproductores.

Castillo (1999) sugirió que los polinizadores de *B. Gracilis* eligen a las flores con base en el tamaño relativo de los órganos reproductivos (área del androceo o gineceo / área de la corola), esto permitiría que las plantas manipularan el tamaño de la corola y de los órganos reproductores independientemente y la variación en estos atributos debería influir sobre la probabilidad de visita de los polinizadores y, en el caso de las flores femeninas, en la probabilidad de producir un fruto.

Con el propósito de caracterizar la variación en el tamaño de la corola, el tamaño de los órganos reproductores, y el tamaño relativo de los órganos reproductores entre los individuos de *B. gracilis* se trabajó con una población de 100 plantas. Esta población consistió de individuos, elegidos

aleatoriamente, transplantados de las poblaciones naturales a macetas (un individuo por maceta). Cada individuo de esta población se numeró y se llevó un registro detallado de la producción de flores, así como el sexo y el tamaño de la corola, el androceo y el gineceo de cada flor.

La caracterización de la variación de la corola, el tamaño de los órganos reproductores y el tamaño relativo de los órganos reproductores entre los individuos se estimó con dos análisis de varianza (JMP Statistics and Graphics Guide. 1985), uno para las flores femeninas y otro para las flores masculinas. En estos análisis se incluyeron las áreas de las corolas, de los órganos reproductores y el tamaño relativo de estos como variables dependientes, mientras que la identidad de los individuos fue la variable independiente.

Análisis de correlación entre el tamaño de la corola y el tamaño de los órganos reproductores.

Con el objeto de determinar si existe alguna relación entre el tamaño de la corola y el tamaño de las estructuras reproductoras de las flores masculinas y femeninas de las diferentes plantas de la población se realizó un análisis de correlación entre estos atributos (Índice de Correlación de Pearson, JMP Statistics and Graphics Guide. 1985). En este análisis se tomó en cuenta a todas las flores de la población experimental de cada sexo, es decir que no se separaron por individuos.

Tasa de visita por polinizadores.

Para evaluar el efecto de la variación en el tamaño de la corola y en el tamaño relativo de los órganos reproductores sobre la tasa de visita por flor, se realizaron experimentos en los que se colocaron corolas artificiales a los individuos transplantados a las macetas. El diseño experimental consistió en la sustitución de la corola natural por corolas de papel. Estas corolas artificiales permitieron controlar el tamaño absoluto, así como el tamaño relativo de los órganos reproductores. Las plantas utilizadas en

este experimento produjeron 430 flores en total (141 flores femeninas y 289 flores masculinas). Las flores de cada individuo fueron asignadas de manera aleatoria a uno de dos tratamientos: tamaño relativo chico (TRCh) o tamaño relativo grande (TRG). Esta asignación se realizó separando a las flores por sexo. El tratamiento de TRCh consistió en la sustitución de la corola natural por una corola de papel relativamente grande, de tal manera que la comparación de los órganos reproductivos contra una corola relativamente grande produjera la ilusión de un androceo/gineceo pequeño. En contraste, en el tratamiento de TRG, el tamaño de la corola de papel fue más pequeño, dando así la impresión de un androceo/gineceo relativamente grande. El tamaño absoluto (en cm^2) de las corolas experimentales se determinó calculando el promedio de la corola de las flores masculinas y el de las femeninas de todas las plantas (para las flores masculinas $\bar{X}=3.79 \text{ cm}^2$ y para las flores femeninas $\bar{X}=2.78 \text{ cm}^2$), para después sumar y restar dos desviaciones estándar a cada uno de estos valores (Schemske et al. 1995). De esta manera, el tamaño (en cm^2) de las corolas grandes asignado a las flores masculinas fue de 4.32 cm^2 , y el de las corolas chicas de 3.26 cm^2 ; y los de las flores femeninas fueron 3.13 cm^2 y 2.43 cm^2 para el tratamiento de corola grande y chica respectivamente.

Las corolas de cada flor fueron removidas con tijeras, dejando una pequeña plataforma alrededor de la estructura reproductora para evitar que se estrangulara al momento de colocar la corola artificial (Fig. 3.)

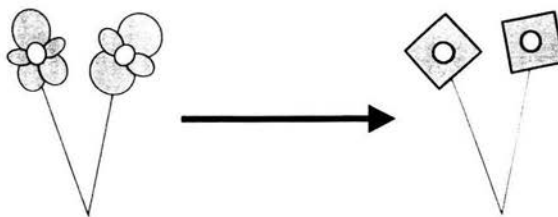


Fig.3. Esquema que ilustra la forma en que fueron cortadas las corolas naturales de las flores

La corola de papel se ajustó alrededor del pedicelo de la flor. El papel utilizado para las corolas se eligió después de probar tres tipos de papel: lustre, crepé y bond tipo post-it de color rosa. El que mejor semejó el color y la firmeza de los pétalos naturales de acuerdo al ojo humano fue el papel bond tipo post-it. Este papel tiene un extremo con goma adhesiva, al parecer inodora, que fue de gran ayuda para cerrar el corte que se hizo a las circunferencias y permitir que la corola quedara firme (Fig. 4.).

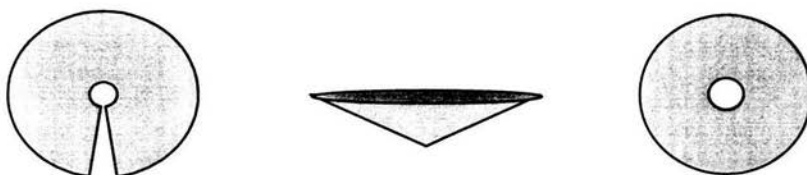


Fig. 4. Esquema que ilustra la forma de las corolas de papel.

En la Tabla 1 se muestra el número total de plantas, el total de flores por sexo y el número de flores asignadas a cada tratamiento de tamaño relativo.

Tabla 1. Tamaño de muestra del número total de plantas, el total de flores por sexo y el total de flores con tamaño relativo grande y chico de cada sexo.

N plantas	N flores	N tamaño relativo	
		grande	chico
100	141 ♀	68	73
	289 ♂	146	143
	<hr/>	<hr/>	<hr/>
	430	214	216

Una vez que a todas las flores experimentales se les colocó la corola de papel, las plantas fueron trasladadas al lado este del Instituto de Ecología en donde se encuentra una explanada natural de piedra volcánica. Este sitio ofrece condiciones similares a las del Pedregal de San Angel, por lo que las observaciones fueron realizadas en una situación seminatural. Dado que el objetivo de este experimento fue evaluar el efecto de la variación del tamaño de la corola y del tamaño relativo de los órganos reproductores sobre la tasa de visita por flor, se realizaron censos de los visitantes florales a las flores de la población experimental. Las observaciones de polinizadores se realizaron durante 4 horas diarias por una semana, del día 3 al día 9 de octubre de 1998 con un horario de 10:00 a m a 2:00 p.m. El registro de las visitas se realizó desde un punto en el cual se tuvo un perfecto control del individuo y la flor visitada. Estas observaciones fueron realizadas por una sola persona, ya que las flores de *B. gracilis* no tienen una alta tasa de visita por polinizadores. Durante el tiempo de observación se llevó a cabo el registro detallado del número de la planta, el sexo de la flor visitada, el tratamiento al cual pertenecía la flor visitada (TRCh/TRG) y la identidad específica del polinizador. El número de flores de la población se mantuvo constante a lo largo del periodo de observación, de manera que si alguna flor se caía era reemplazada por otra del mismo sexo y con el mismo tamaño relativo que tenía al iniciar las observaciones. El reemplazo de las flores ocurrió aproximadamente cada dos días, ya que en este periodo las flores pierden las características óptimas para el experimento (turgencia del pedicelo y de las estructuras reproductoras, principalmente).

El numero de visitas a las flores femeninas y masculinas fue analizado con Pruebas Exactas de Fisher. La prueba fue aplicada para evaluar 1) La relación entre el tratamiento (tamaño relativo chico y grande) y la probabilidad de recibir una visita (en flores femeninas y masculinas); 2) La relación entre el tratamiento (tamaño relativo chico y grande) y la probabilidad de ser visitada por moscas para los dos

tipos de flor y, 3) La relación entre el tratamiento (tamaño relativo chico y grande) y la probabilidad de ser visitada por abejas.

Éxito reproductivo de las flores femeninas.

La relación entre el éxito reproductivo de las flores femeninas y el tamaño relativo de los órganos reproductores se estimó con base en la probabilidad de las flores femeninas de producir un fruto. Para cumplir con este objetivo se siguió un procedimiento similar al descrito en la sección anterior, es decir, comparando flores femeninas a las que se les modificó el tamaño relativo de manera experimental. En contraste con el diseño anterior, en esta ocasión se usaron 30 individuos de una población natural localizada dentro de la Reserva del Pedregal de San Angel. En esta población se marcaron individuos elegidos de manera aleatoria. En cada individuo se eligieron 3 flores femeninas, a las cuales se les midieron los siguientes atributos: el tamaño de la corola y el del gineceo, el largo y el diámetro del tallo y el número de nudos totales. Es importante mencionar que las plantas elegidas para estos experimentos fueron embolsadas antes de aplicar los tratamientos para evitar que las flores fueran polinizadas. El diseño experimental consistió en tres tratamientos: TRCh, TRG y un control natural.

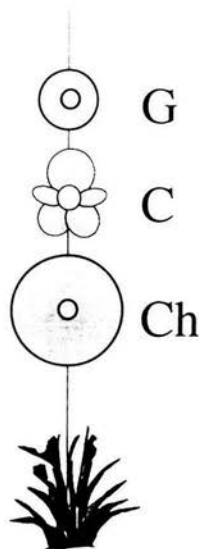


Fig. 5. Esquema que indica la posición de los tratamientos usados para estimar el éxito reproductivo de las flores femeninas de *B. gracilis*. G= Tamaño relativo grande, C= Control, Ch= Tamaño relativo chico.

Los tamaños de las corolas artificiales, así como la manipulación experimental fueron idénticos a los descritos en la sección anterior (ver también Fig. 3). Los tratamientos quedaron ubicados en cada planta con el siguiente orden: tamaño relativo grande arriba, control en medio y tamaño relativo chico abajo (Fig. 5). Este patrón de asignación fue el mismo para las 30 plantas ya que Castillo (1999) mostró que la posición de las flores femeninas en la planta no afecta la probabilidad de producir un fruto.

Las flores experimentales fueron censadas cada tercer día durante 3 semanas hasta la maduración del último fruto en las flores experimentales, o bien hasta la caída de las flores sin fecundar. El criterio para considerar que un fruto había madurado fue que tuviera los lóculos de la cápsula abiertos. Durante este periodo se registró el destino final de cada flor en cada uno de los tratamientos.

El análisis del éxito reproductivo de las flores femeninas se dividió en dos partes. En la primera se analizó el efecto del tratamiento (tamaño relativo chico, tamaño relativo grande y control) sobre la

probabilidad de producir un fruto maduro. La segunda consistió en evaluar si el tamaño relativo de los estigmas de las flores que produjeron fruto fue, en promedio, mayor del de las flores que no produjeron frutos. El único criterio de agrupamiento en este análisis fue si las flores produjeron o no frutos, independientemente del tratamiento que recibieron.

Experimentos de polinización manual.

Estos experimentos se realizaron con la finalidad de comprobar que la manipulación de las flores (cortar los pétalos, colocar corolas artificiales), y la posición de los tratamientos no afectaron el desarrollo y la maduración de los frutos. Los experimentos de polinización manual se realizaron de la siguiente manera. Se marcaron 24 individuos elegidos de forma azarosa de una población natural de la Reserva del Pedregal de San Ángel. De cada individuo se escogieron 2 flores femeninas, y antes de la antesis fueron cubiertas con bolsas de tul para evitar que fueran visitadas por polinizadores. Después de la antesis se removieron las bolsas de tul, y la corola de una de las dos flores fue substituida por una corola artificial siguiendo el procedimiento descrito anteriormente (Fig. 3). La otra flor funcionó como el control. El patrón de asignación de los tratamientos fue el siguiente. Los 24 individuos se dividieron en dos grupos de 12 individuos. A cada grupo se le asignó un tamaño relativo: tamaño relativo grande y tamaño relativo chico al otro. El tamaño de las corolas que se utilizó en este experimento fue el mismo que el de las de los experimentos anteriores. Como se mencionó anteriormente sólo a una de las dos flores de cada individuo se le aplicó el tratamiento, ya que la otra flor fue el control del experimento. En cada grupo de 12 plantas el control se movió de posición, quedando en 6 plantas arriba y en 6 abajo de la flor experimental del tratamiento (Fig. 6).

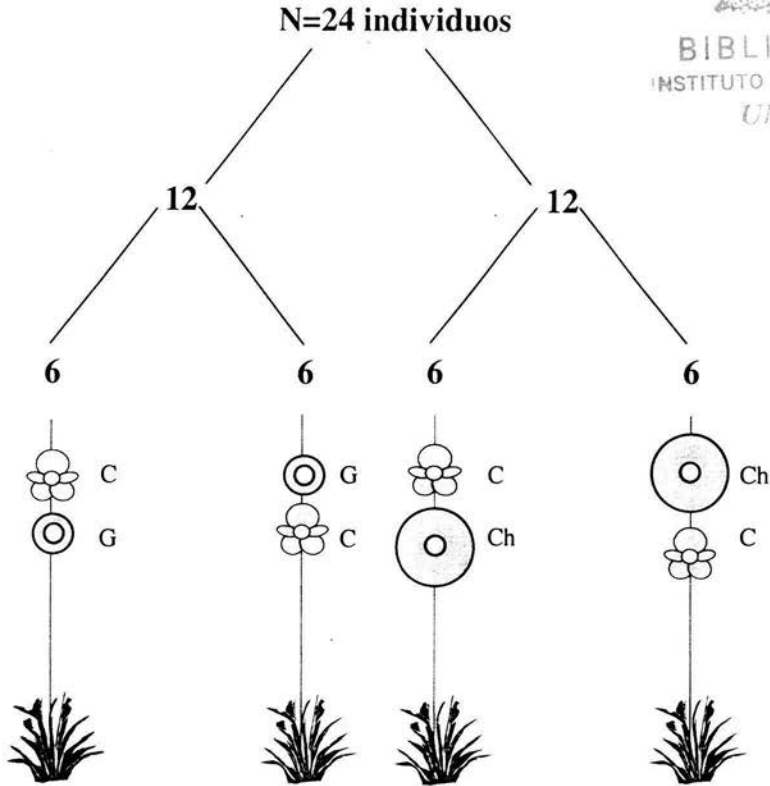


Fig. 6. Esquema que ilustra la posición de los tratamientos para estimar el efecto de la manipulación de las flores femeninas de *B. gracilis*. C= control, Ch= tamaño relativo chico, G= tamaño relativo grande

Una vez que se colocaron las corolas artificiales las flores de ambos tratamientos fueron polinizadas manualmente. Las polinizaciones se hicieron con una mezcla de polen de un día de edad de tres flores masculinas tomadas de plantas que estuvieran por lo menos a 10 m de distancia de la planta experimental (ver Castillo 1999). El polen de los donadores se mezcló en una caja petri pequeña; la mezcla se tomó con pinzas y se frotaron en los estigmas de las flores femeninas. En todos los casos se verificó que éstos quedaran bien saturados de granos de polen. Las pinzas se limpiaron con alcohol etílico y agua destilada al cabo de cada polinización para evitar su contaminación con polen extraño. Concluida la polinización, las flores se cubrieron nuevamente con las bolsas de tul para evitar la visita

de polinizadores. Las bolsas fueron retiradas una vez que se observó el marchitamiento de los estigmas, lo que indica que la etapa de receptividad de la flor ha terminado. Se visitó la población diariamente por 15 días hasta la maduración de los frutos de todos los tratamientos.

Los datos obtenidos fueron analizados con X^2 y son presentados en tres partes; 1) Análisis de la relación entre el tratamiento (control y experimental que incluye tamaño relativo chico y tamaño relativo grande) y la probabilidad de producir un fruto; 2) Análisis de la relación entre el tamaño de la corola (Corola chica y corola grande) y la probabilidad de producir un fruto; y 3) Análisis de la relación entre la posición del tratamiento (arriba o abajo del control) y la probabilidad de producir un fruto.

RESULTADOS

Variación en el tamaño de la corola, órganos reproductores y en el tamaño relativo de los órganos reproductores.

La caracterización de la variación de la corola, tamaño de los órganos reproductores y el tamaño relativo de los órganos reproductores entre los individuos se estimó con dos análisis de varianza, uno para las flores femeninas y otro para las flores masculinas. En estos análisis se incluyeron las áreas de las corolas, de los órganos reproductores y el tamaño relativo de éstos últimos como variables dependientes, mientras que la identidad de los individuos fue la variable independiente.

Los resultados indicaron que en los dos sexos no hubo variación significativa entre los individuos en cuanto al tamaño de la corola, estructuras reproductores y el tamaño relativo de estas (Tabla 2).

Tabla 2. Que muestra los resultados del análisis de varianza para las flores masculinas y femeninas en cuanto a sus atributos florales.

SEXO	ATRIBUTO FLORAL	F	P
MACHOS	Corola	$F_{(98, 288)} = 0.9527$	$P = 0.6007$
	Androceo	$F_{(98, 288)} = 0.8969$	$P = 0.7242$
	Tamaño Relativo del Androceo	$F_{(99, 330)} = 1.1023$	$P = 0.2829$
HEMBRAS	Corola	$F_{(99, 330)} = 0.8969$	$P = 0.6744$
	Gineceo	$F_{(99, 330)} = 1.4122$	$P = 0.1075$
	Tamaño Relativo del Gineceo	$F_{(99, 330)} = 0.9952$	$P = 0.5218$

Este resultado indica que la variación en estos atributos en las flores masculinas y femeninas es mayor dentro de los individuos que entre ellos.

Análisis de correlación entre el tamaño de la corola y el tamaño de los órganos reproductores

El análisis de correlación entre el tamaño de la corola y el tamaño de las estructuras reproductoras indicó que no existe una relación significativa entre estas variables para ninguno de los sexos ($r = 0.0204$, $P = 0.7292$ para las flores masculinas, y $r = -0.0015$, $P = 0.9861$ para las flores femeninas). Esto quiere decir que la variación en el tamaño de los órganos reproductores es independiente del de la corola.

Tasa de visita por polinizadores

Las flores de *B. gracilis* son visitadas por tres grupos de animales: mariposas (varias especies de Lycaenidae), moscas (Syrphidae) y abejas (*Apis mellifera* y varias especies de Halictidae), aunque posiblemente los que están movilizandando el polen de las flores masculinas a los estigmas sean estas últimas, en particular los halictidos (Castillo, 1999).

A pesar de que las observaciones de polinizadores se realizaron durante 28 horas, el número de visitas fue muy reducido. En total sólo se observaron 23 visitas a las flores masculinas y 9 a las flores femeninas. El reducido tamaño de muestra impidió realizar análisis estadísticos, ya que en la mayoría de los casos los valores esperados fueron menores de cinco. Por esta razón, mas allá de decir que hubo más visitas a las flores masculinas, los resultados de esta sección no fueron concluyentes.

Éxito reproductivo de las flores femeninas

La relación entre el éxito reproductivo de las flores femeninas y el tamaño relativo de los órganos reproductores se estimó con base en la probabilidad de las flores femeninas de producir un fruto. Los resultados indicaron que las flores con tamaño relativo grande y las flores control tuvieron una probabilidad significativamente mayor de producir un fruto que las flores que recibieron el tratamiento de tamaño relativo chico ($\chi^2_{(89)} = 6.634$, $P > 0.03$).

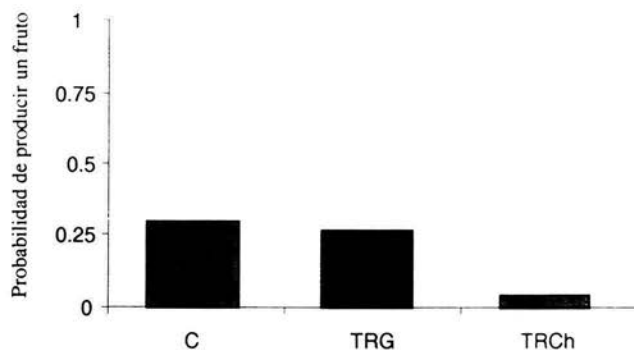


Fig. 7. Probabilidad de madurar un fruto de las flores femeninas de *B. gracilis* en función del tratamiento que recibieron (C, control; TRG, tamaño relativo grande y TRCh, tamaño relativo chico).

Como se puede observar en la Fig. 7, la probabilidad de producir un fruto de las flores que recibieron el tratamiento de tamaño relativo grande y las flores control fue casi la misma. Para comprobar que la similitud entre ambas probabilidades fue debida a que las flores control tenían un tamaño relativo grande de forma natural, se realizó un análisis en el que se incluyeron los tamaños relativos de todas las flores sin importar el tratamiento que recibieron. En este análisis se verificó la relación entre el tamaño relativo de todas las flores y la probabilidad de producir un fruto. De forma consistente con los resultados anteriores la mayor probabilidad de producir un fruto se presentó en aquellas flores con tamaño relativo grande (Mann-Whitney $U=2.31$, $P= 0.021$) (Fig. 8). Es decir, que independientemente del tratamiento que recibieron las flores, la mayor probabilidad de producir un fruto se relaciona con la presencia de un tamaño relativo grande.

Cabe mencionar que la similitud entre los tratamientos control y tamaño relativo chico pudo deberse también a que las flores control conservaron la corola natural y esto pudo ser un factor que influyó la conducta de los polinizadores.

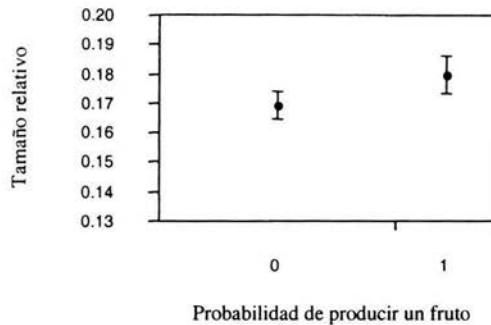


Fig. 8. Probabilidad de madurar un fruto de las flores femeninas de *B. gracilis* en función del tamaño relativo de los estigmas (área estigmas/área corola). En el análisis están incluidos los tres tratamientos, corola chica, corola grande y control.

Por otro lado, para descartar el efecto confundido de la manipulación y aclarar que el hecho de que la probabilidad de producir un fruto se debe al tamaño relativo de los órganos reproductores y no al tamaño absoluto de la corola, se realizó un análisis en el que se comparó el tamaño absoluto de la corola con respecto al éxito reproductivo. Los resultados de este análisis indicaron que no hubo diferencias significativas en la probabilidad de madurar un fruto de acuerdo al tamaño absoluto de la corola ($U=0.7484$, $P= 0.39$). Esto quiere decir que el tamaño absoluto de la corola no tiene influencia sobre la probabilidad de madurar un fruto (Fig. 9).

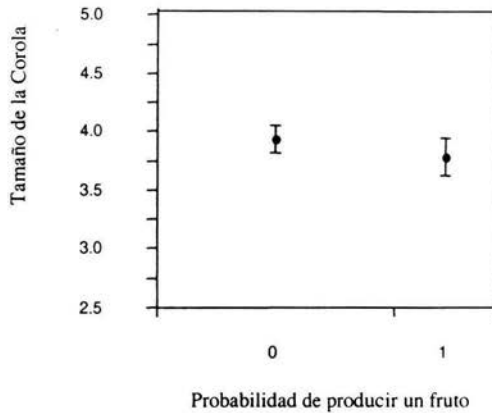


Fig. 9. Probabilidad de madurar un fruto de las flores femeninas de *B. gracilis* en función del tamaño absoluto de la corola.

En el análisis están incluidos los tres tratamientos, corola chica, corola grande y control.

Experimentos de polinización manual

Los experimentos de polinización manual se realizaron con la finalidad de asegurar que la manipulación de las flores (cortar los pétalos y colocar corolas artificiales), el tamaño de la corola artificial (chica y grande), y la posición del tratamiento no afectan el desarrollo y la maduración de los frutos. Los resultados de este análisis mostraron que no hubo diferencias significativas entre las flores manipuladas (tamaño relativo grande y tamaño relativo chico), y las control cuando fueron polinizadas experimentalmente ($\chi^2_{(47)} = 0.356, P > 0.5507$). Es decir, las diferencias que observamos en la sección anterior son el resultado de los tratamientos sobre la conducta de los polinizadores y no un efecto secundario de la manipulación de la corola (Fig.10).

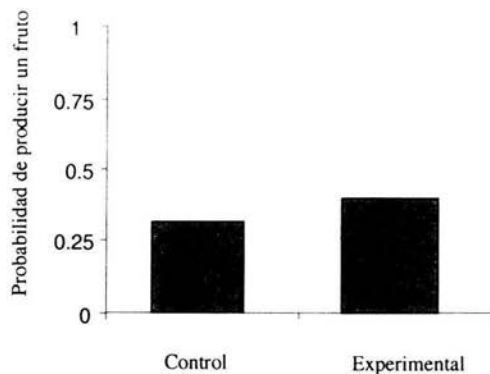


Fig. 10. Probabilidad de madurar un fruto de flores de *B. gracilis* con corolas artificiales (corola chica y corola grande) y de flores sin manipulación (control) que fueron polinizadas manualmente.

Cuando se analizó la probabilidad de producir un fruto maduro en función del tamaño de la corola que se colocó a las flores experimentales (tamaño relativo grande y tamaño relativo chico), se encontró que tampoco hubo diferencias significativas ($X^2_{(47)} = 0.3256$, $P > 0.5507$). Esto significa que el tamaño, y por lo tanto el peso de la corola artificial no están afectando dicha probabilidad (Fig. 11). Lo anterior indica que la probabilidad de producir un fruto no se ve afectada por la manipulación experimental, sugiriendo que la probabilidad de producir un fruto de las flores femeninas está asociada con la visita por parte de los polinizadores.

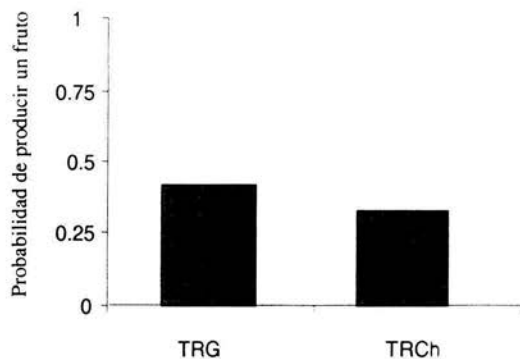


Fig. 11. Probabilidad de madurar un fruto de las flores de *B. gracilis* polinizadas manualmente en función del tratamiento (corola chica y corola grande).

Por último, el análisis de la probabilidad de madurar un fruto en función de la posición del tratamiento muestra que no hay diferencias significativas cuando la flor experimental se encuentra arriba del control y cuando se encuentra abajo de éste ($X^2_{(47)} = 3.247$, $P > 0.072$). Esto quiere decir que la probabilidad de producir un fruto no se encuentra asociada a la posición de las flores dentro del experimento (Fig.12).

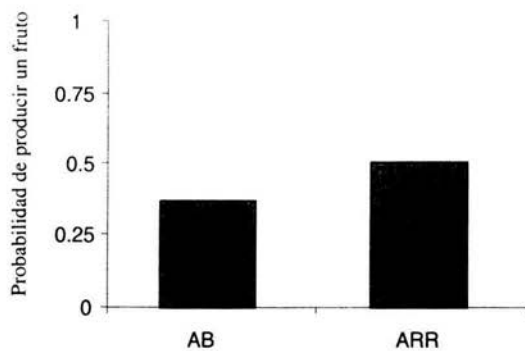


Fig. 12. Probabilidad de madurar un fruto de las flores polinizadas manualmente de *B. gracilis* en función de la ubicación del tratamiento en la planta.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados más importantes del presente trabajo son: 1) Las flores masculinas y femeninas de *B. gracilis* no mostraron variación significativa entre los individuos en cuanto al tamaño de la corola, tamaño de los órganos reproductores y el tamaño relativo de los órganos reproductores, lo cual significa que la variación es mayor dentro que entre los individuos. 2) La corola y las estructuras reproductoras de ambos sexos no covarían, lo que tiene como consecuencia un aumento en la varianza del tamaño relativo. Esto sugiere que las plantas “engañan” a los polinizadores a través de la variación independiente de los tamaños de los órganos reproductivos y la corola. De esta forma un androceo/gineceo grande asociado a una corola grande parecerá ser más pequeño de lo que es, y por el contrario un androceo/gineceo pequeño asociado con una corola pequeña, parecerá más grande de lo que en realidad es. 3) Debido al reducido número de visitas observadas en la población artificial, no fue posible evaluar el efecto del tamaño relativo de los órganos reproductores en la tasa de visita de los polinizadores. Es posible que el mal tiempo que se presentó durante las observaciones haya afectado negativamente la actividad de los polinizadores; o bien, que el lugar elegido para las observaciones no haya sido el adecuado ya que se encontraba muy cerca de las instalaciones del Instituto de Ecología. 4) A pesar de que no fue posible evaluar el efecto del tamaño relativo de los órganos reproductores sobre la tasa de visita de los polinizadores, el tamaño relativo tuvo efectos significativos sobre el éxito reproductivo. Las flores femeninas que tuvieron un tamaño relativo del gineceo grande tuvieron una mayor probabilidad de producir un fruto. Dado que la producción de un fruto requiere de la actividad de los polinizadores (Castillo 1999), podemos suponer que el engaño ocurrió a través de este mecanismo. Así mismo, los resultados de los análisis realizados para descartar los efectos confundidos de la manipulación, indicaron que no hubieron diferencias significativas en la probabilidad de madurar un fruto de acuerdo al tamaño absoluto de la corola cuando las flores fueron polinizadas manualmente.

Este resultado indica que la probabilidad de producir un fruto en condiciones naturales está influenciada por el tamaño relativo del gineceo, y por la actividad de los polinizadores.

En conjunto, los resultados de este estudio sugieren que el engaño a los polinizadores de las flores de *B. gracilis* está basado en el Tamaño Relativo de los órganos reproductores (área del androceo o gineceo / área de la corola) y que las flores con Tamaño Relativo Grande son más exitosas.

Sin embargo las flores masculinas y femeninas no presentaron diferencias entre los individuos en este atributo, lo que significa que las flores de cada individuo son muy variables. Esto posiblemente es debido a que:

i) La selección pudiera ser tan intensa operando en el mimetismo, que pudo haber acabado con la varianza genética aditiva,

ii) Los altos niveles de variación encontrados dentro de los individuos de *B. gracilis* pudieran deberse a inestabilidad durante el desarrollo. Möller (1996 y 1997) muestra que dicha inestabilidad se encuentra asociada con altos niveles de homocigosis, generalmente expresada en individuos provenientes de cruces endogámicas.

Partiendo de esta premisa, *B. gracilis* es completamente autocompatible y está sujeta a un alto régimen de endogamia (Castillo, 1999), lo cual podría estar explicando la variación encontrada dentro de los individuos en cuanto a dichos atributos.

iii) Otra explicación podría ser que la variación encontrada pudiese tener una función directa sobre el “engaño” a los polinizadores y por lo tanto ser mantenida por la selección natural. Aunque habría que validar de forma experimental esta suposición.

La información generada en el presente trabajo apoya las predicciones derivadas de la hipótesis de la polinización por engaño. Los experimentos mostraron que uno de los componentes básicos de la polinización por engaño, el mimetismo intersexual, está presente en esta especie. El mimetismo está basado en el tamaño relativo de los órganos reproductores (área del androceo o estigmas / corola) más que en el tamaño absoluto de estos atributos. Las plantas “engañan” a los polinizadores a través de la variación independiente del androceo, estigmas y la corola.

Pese a que no fue posible evaluar el efecto del tamaño relativo de los órganos reproductores en la tasa de visita de los polinizadores, las flores femeninas con el tamaño relativo del gineceo más grande tuvieron mayor probabilidad de producir un fruto. La relación entre el tamaño relativo de los estigmas y la probabilidad de producir un fruto es un indicador que resume los eventos ocurridos durante la vida de una flor, entre los cuales se encuentra la actividad de los polinizadores. Además, el trabajo de Castillo (1999) muestra que tanto la probabilidad de visita como la probabilidad de producir un fruto están relacionadas con el tamaño relativo de los órganos reproductores. De acuerdo con lo anterior podemos suponer que la asociación entre el tamaño relativo del gineceo y la probabilidad de producir un fruto se explica por la preferencia de los polinizadores hacia las flores con tamaños relativos grandes.

Este es el único estudio en el que se ha probado de forma experimental que existe mimetismo en el tamaño relativo de las flores. El mimetismo en *Begonia gracilis* está basado en el tamaño relativo del androceo (Castillo, 1999) y de los estigmas. En otros estudios se han observado efectos del tamaño de las flores sobre la atracción de los polinizadores (Schemske y Ågren, 1995), lo que sugiere que las flores femeninas con el tamaño más grande serían favorecidas por la selección natural. En contraste, Le Corff *et al.* (1998) en *Begonia urophylla* y Jiménez (2000) en *Begonia sousae* observaron que las flores de ambos sexos son similares en cuanto a su forma y sugieren que el engaño está basado en la forma de las flores más que en el tamaño. Otra forma en la que las flores de una especie polinizada por engaño

pueden ser similares es en sus características o propiedades espectrales (Schemske *et al.*, 1996). En las flores de *Begonia oaxacana* al ser fotografiados con luz ultravioleta, muestran que los órganos reproductores de ambos sexos se ven oscuros (absorben la luz UV) y en contraste con éstos las corolas resaltan en forma brillante (refleja la luz UV).

El otro componente de la polinización por engaño, la SDF (Selección Dependiente de las Frecuencias), el cuál no fue objeto de estudio en el presente trabajo, es un fenómeno con cierta recurrencia en el género *Begonia* (Castillo, 1999). En la gran mayoría de las especies de este género las únicas flores que presentan recompensa son las masculinas, requiriendo las flores femeninas del servicio de los polinizadores para la movilización del polen. En *B. tonduzii* (Le Corff *et al.*, 1998), *B. sousae* (Jiménez, 2000), *B. involucrata* (Ágren y Schemske, 1991) y en *B. gracilis* (Castillo, 1999) por mencionar algunos ejemplos, se encontró que los polinizadores discriminan en contra de las flores femeninas y que esta conducta varía en función de la proporción sexual de la población. Esto nos hace inferir que en estas especies la SDF está jugando un papel importante, aparte del mimetismo entre sus flores para el éxito de la polinización por engaño. De hecho Castillo (1999) concluye en su trabajo que en *B. gracilis* el aspecto determinante del éxito de la polinización por engaño es la SDF y después el mimetismo.

En *B. gracilis* es posible que la SDF esté actuando a dos niveles. Por un lado actúa sobre la proporción de las flores en una población (Castillo, 1999) y por otro podría estar actuando dentro de cada una de las plantas modulando el porcentaje de las flores con androceo grande y androceo chico. Esto nos lleva a proponer que para que la conclusión del presente estudio tenga un mayor fundamento se deben realizar experimentos en los que se manipulen los tamaños relativos de las flores, las proporciones sexuales en la población y las proporciones de androceos chicos y grandes dentro de cada planta.

En el presente trabajo experimental se probó que existe selección natural sobre el tamaño relativo de los órganos reproductores, lo cual no se había probado antes en otros estudios acerca del mimetismo floral en la polinización por engaño. Estos resultados son coherentes con las predicciones derivadas de la hipótesis del mimetismo floral en la polinización por engaño. La selección favorece el parecido en el tamaño relativo de las estructuras reproductoras para el éxito y mantenimiento de la polinización por engaño en *Begonia gracilis*.

Por último podemos mencionar que los diferentes aspectos que se han estudiado, junto con el que aquí se propone, la relación de cómo opera el mimetismo en las especies del género *Begonia* polinizadas por engaño, son un claro ejemplo de la plasticidad de este género para dar solución al problema de la polinización.

BIBLIOGRAFÍA

- Ágren, J. and D. W. Schemske 1991. Pollination by deceit in a neotropical monoecious herb, *Begonia involucrata*. *Biotropica* 23:235-241.
- Baker, H.G. 1976. "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to Cariceae. Pp 161-169, en: J. Burley and B. T. Styles (eds.) *Tropical trees. Variation, breeding and conservation*. Academic Press, New York.
- Barrett, S. C. H., L. D. Harder and A. C. Worley. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351: 1271-1280.
- Bawa, K. S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (CERICACEAE). *Evolution* 34:467-474.
- Bell, G. 1986. The evolution of empty flowers. *J. Theor. Biol.*, 118:253-258
- Boucher, D. H. 1995. *The biology of mutualism*. Oxford Univ. Press, New York.
- Brown J, H. and A. Kodric-Brown. 1979. Convergence, competition and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035.
- Burt-Utley, K. 1985. A revision of Central America species of *Begonia* section *Gereoudia* (Begoniaceae). *Tulane Stud. Zool. Bot.* 25:1-131.
- Burt-Utley, K. 1991. New and noteworthy species in *Begonia* section *Gereoudia* (Begoniaceae) from México. *Brittonia* 42:38-46.
- Castillo, A. R., C. Cordero y C. A. Domínguez. 1999. Ecología y Evolución de la Polinización por engaño. *Bol. Soc. Bot. México* 64: 57-64.
- Castillo, R. 1999. Selección dependiente de la frecuencia : polinización por engaño en *Begonia gracilis* HBK (Begoniaceae). Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología UACPyP-CCH, UNAM. México.

- Dafni, A. 1984.** Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:259-278
- Eguiarte, L. and A. Búrquez. 1987.** Reproductive Ecology of *Manfreda brachystachya*, an interoparous species of Agavaceae. *Southwestern Naturalist.* 32:169-178
- Faegri, K. and L. van der Pijl. 1979.** The principles of pollination ecology. 3a. ed. Pergamon Press, Oxford.
- García, E. (1988).** Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köepen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) 5ª edición 1964. Offset Latrios.
- Jiménez, G. 2000.** Biología reproductiva de una especie polinizada por engaño. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, División de estudios de Posgrado, UNAM. México.
- JMP Statistics and Graphics Guide. 1985.** Versión 3.1 de JMP. SAS. Inst. Inc, Cary.
- Le Corff, J., J. Ågren, and D. W. Schemske. 1998.** Floral display, pollinator discrimination, and female reproductive success in two monoecious *Begonia* species, *Ecology* 79:1610-1619
- Little, R. J. 1983.** A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism, Pp. 294-309, en : C. E. Jones and R. J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology.* Van Nostrand Reinhold. New York.
- Lloyd, D. G. and S. C. H. Barrett (eds). 1996.** *Floral Biology.* Chapman & Hall. New York.
- Maynard Smith, J. 1982.** *Evolution and the theory of games.* Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Möller, A. P. 1996.** Developmental stability of flowers, embryo abortion, and developmental selection in plants. *Proc. R. Soc. London B.* 263:53-56.
- Möller, A. P. 1997.** Developmental stability and fitness: a review. *American Naturalist* . 149:916-932.
- Parker, G.A. 1984.** Evolutionary Stable Strategies. Pp. 30-61, en: J. R. Krebs and N.B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology.* 2a ed. Sinauer Associated.
- Pasteur, G. 1982.** "A Classificatory review of mimicry systems". *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:169-199

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I. P. N. 8:59-129

Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México D.F.

Schemske, D. W. and J. Ågren. 1995. Deceit pollination and selection on females flowers size in *Begonia involucrata*: an experimental approach. Evolution 49:207-214

Schemske, D. W. J. Ågren and J. Le Corff. 1996. Deceit pollination in the monoecious, neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). Pp 292-318, en: D.G. Lloyd and S. C. H. Barrett (eds.) Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants. Chapman and Hall, New York.

Williams, G. C. 1992. Natural Selection: domains, levels and challenges. Oxford Univ. Press. New York.

Willson, M. F. and J. Ågren. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. Oikos 55:23-29.

Wilson M. F. and J. Ågren, 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. Oikos 55:23-29.

