



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGIA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

EFFECTO DE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEYO Y EL VECINDARIO FLORAL EN EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE DOS ESPECIES DEL GÉNERO SALVIA EN LA ESTACIÓN CIENTIFICA LAS JOYAS, MANANTLAN JALISCO.

T E S I S
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

PRESENTA:
MARIA ELISA PARRA ORDÓÑEZ

TUTOR PRINCIPAL: DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
UNAM

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
UNIVERSIDAD AUTONOMA DE TLAXCALA UAT

MEXICO, D.F. NOVIEMBRE 2015



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 AUTONOMA DE MEXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGIA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**EFFECTO DE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO Y EL VECINDARIO FLORAL EN EL ÉXITO
REPRODUCTIVO DE DOS ESPECIES DEL GÉNERO SALVIA EN LA ESTACIÓN CIENTIFICA LAS
JOYAS, MANANTLAN JALISCO.**

T E S I S
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

PRESENTA:
MARIA ELISA PARRA ORDÓÑEZ

TUTOR PRINCIPAL: DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
UNAM
DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
UNIVERSIDAD AUTONOMA DE TLAXCALA UAT

MEXICO, D.F. NOVIEMBRE 2015

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 8 de octubre de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL) de la alumna PARRA ORDOÑEZ MARÍA ELISA con número de cuenta 94051289, con la tesis titulada "Efecto de la estrategia de forrajeo y el vecindario floral en el éxito reproductivo de dos especies del género *Salvia* en la Estación Científica Las Joyas, Manantlán Jalisco", realizada bajo la dirección de la DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIGA:

Presidente: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
Vocal: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS
Secretario: DRA. KARINA BOEGE PARÉ
Suplente: DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ÁLVAREZ
Suplente: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 14 de agosto de 2015.

M. del Coro Arizma
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECICMIENTOS

Agradezco en primer lugar al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por darme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado en esta institución.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT por la beca otorgada para la realización de mis estudios de Posgrado.

Al proyecto de Investigación PAPIIT IN 210908 2 008-2010. Factores determinantes de la diversidad y abundancia de los colibríes en México: implicaciones para la conservación del mutualismo; por el apoyo recibido para la realización de este trabajo.

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga por su dirección y apoyo, al Dr. Jorge Ernesto Schundube Friedewold y al Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez por ser parte de mi comité tutor, ya que sus comentarios y correcciones dieron dirección a este trabajo enriqueciéndolo de manera valiosa.

AGRADECIMIENTOS

Mi más profundo agradecimiento a mi directora de tesis la Dra. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA, por el apoyo, la supervisión, la paciencia, el tiempo y sobre todo la comprensión que tuvo conmigo para hacer posible la realización de este estudio.

A mi madre y mi abuela por ser el apoyo más grande en mi educación universitaria, ya que sin ellas no hubiera logrado llegar a esta meta.

A Ricardo Xavier por apoyarme y ayudarme siempre, siempre, siempre, te amo.

A Violeta González Romero por ayudarme y hacer más amena la estancia en campo en la realización de este trabajo.

A todo el personal de la estación científica “Las Joyas” por su compañía, por sus pláticas y apoyo en la realización de este trabajo.

DEDICATORIA.

A mis dos tesoros más valiosos:

SANTIAGO ALVAREZ PARRA

Y

SAÚL SERRANO PARRA

INDICE

RESUMEN	II
INTRODUCCIÓN	1
2.1 Arquitectura floral y polinización ornitófila	2
2.2 Conducta de forrajeo.....	3
2.3 El género <i>Salvia</i> y la polinización por colibríes.....	4
HIPÓTESIS.....	7
OBJETIVOS	8
4.1 Objetivo General.....	8
4.2 Objetivos Particulares	8
SITIO Y ESPECIES DE ESTUDIO	9
MATERIAL Y MÉTODOS.....	10
6.1 Morfología floral.....	10
6.2 Cuantificación de las recompensas.....	11
6.3 Visitas florales	11
6.4 Análisis de Transporte de Polen.....	12
6.5 Deposito de polen en los cuerpos de los visitantes	12
6.6 Éxito Reproductivo	13
ANÁLISIS DE DATOS.....	13
7.1 Cuantificación de las recompensas.....	13
7.2 Visitas florales	14
7.3 Transporte de polen.....	14
7.4 Éxito reproductivo	14
RESULTADOS	15
8.1 Cuantificación de las recompensas.....	15

8.1.1 Volumen de néctar	15
8.1.2 Concentración de néctar.....	15
8.2 Frecuencia de Visitas	16
8.3 Transporte de polen.....	21
8.4 Capturas de colibríes	21
8.5 Sitios de depósito de polen	21
8.6 Preferencias florales	23
8.7 Éxito reproductivo	27
DISCUSIÓN.....	29
9.1 Néctar.....	29
9.2 Frecuencia de Visitas	31
9.3 Transporte de polen.....	33
9.4 Preferencias florales	36
9.5 Éxito reproductivo	43
CONCLUSIONES	45
LITERATURA CITADA.....	46
ANEXO 1.....	54

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura. 1 Transferencia de polen con A) mecanismo de balancín activo presente en *Salvia mexicana*, y B) con mecanismo de balancín inactivo presente en *Salvia iodantha* (tomado de Wester y Claßen-Bockhoff. 2007).....5
- Fig. 2. Localización de la Estación Científica Las Joyas en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (editado de la página del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad)..... 9
- Fig. 3. Producción de néctar (\pm error estándar) de las dos especies de *Salvia*. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas. A=crecimiento aislado, M=crecimiento mixto..... 15
- Fig. 4. Concentración (promedio, \pm e. e.) de néctar en las dos especies de *Salvia*, entre ellas y entre sitios existen diferencias significativas. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). A=crecimiento aislado, M=crecimiento mixto..... 16
- Fig. 5. Promedio de frecuencia de visitas (promedio \pm e. e.) de colibríes a las flores de *S. iodantha* y *S. mexicana* en los dos vecindarios florales. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.001$)17
- Fig. 6. Frecuencia de visitas (promedio (\pm e. e) a las dos especies de *Salvia* en relación con las diferentes estrategias de forrajeo utilizadas por los colibríes, en dos condiciones de crecimiento distintas..... 18
- Fig. 7 Promedio (\pm e. e) de la frecuencia de visitas de las diferentes especies de colibríes a las flores de *S. iodantha* y *S. mexicana* en las dos condiciones de vecindario floral. HYLE= *Hylocharis leucotis*, AMBE= *Amazilia beryllina*, SERU= *Selasphorus rufus*, SEPL= *Selasphorus platycercus*, COTH= *Colibrí thalassinus*, LAM= *Lampornis amethystinus* EUFU= *Eugenes fulgens*, ATHE= *Atthis heloisa*, STCA= *Stellula calliope*.....20
- Fig. 8. Lugar de depósito de polen (experimento con polvos fluorescentes) en seis especies de colibrí de la ECLJ. Flecha roja indica la longitud de depósito de polen de *S. iodantha*, flecha azul indica la longitud de depósito de polen de *S. mexicana* y flecha blanca indica la longitud del pico del colibrí, Polvo verde indica la posición de polen de *S. iodantha* y polvo naranja indica la posición del polen de *S. mexicana*..23
- Fig. 9. Análisis de Correspondencias, para la frecuencia de aparición de polen de plantas en 9 especies de colibríes. Las especies de la comunidad de colibríes formaron principalmente dos grupos. Significado de los símbolos: ■ M1-M11= morfoespecies de granos de polen identificados con microscopio óptico, S. mex= Granos de polen de *S. mexicana*, S.iod= Granos de polen de *S. iodantha*, " especies de colibríes, EufuA= *Eugenes fulgens* Almeal, HyleA= *Hylocharis leucotis* Almeal, HyleSC= *Hylocharis leucotis* San Campus, HyleX= *Hylocharis leucotis* Xilosuchitlan, HyleB= *Hylocharis leucotis* Belloteadero, AmbeA= *Amazilia beryllina* Almeal, AmbeX= *Amazilia beryllina* Xilosuchitlan, AtheB= *Atthis heloisa* Belloteadero, AtheA= *Atthis heloisa* Almeal, LaamA= *Lampornis amethystinus* Almeal, LaamB= *Lampornis amethystinus* Belloteadero, CothA= *Colibrí thalassinus* Almeal, CothB= *Colibrí thalassinus* Belloteadero, StcaA= *Stellula calliope* Almeal, SeruA= *Selasphorus rufus* Almeal, SeruB= *Selasphorus rufus* Belloteadero, SeplA= *Selasphorus platycercus* Almeal, SeplSC= *Selasphorus platycercus* San Campus, SeplB= *Selasphorus platycercus* Belloteadero.24
- Fig. 10. Proporción de polen transportado por los colibríes visitantes en los diferentes sitios de crecimiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).....25
- Fig. 11. Proporción de polen de las dos especies de *Salvias* y de polen interespecífico en los diferentes sitios de crecimiento. IDO: *Salvia iodantha*, MEX: *Salvia mexicana*, OTROS: otras especies en floración, SERU: *Selasphorus rufus*, AMBE: *Amazilia beryllina*, HYLE: *Hylocharis leucotis*, LAAM: *Lampornis amethystinus*, EUFU: *Eugenes fulgens*, SEPL: *Selasphorus platycercus*, ATHE: *Atthis heloisa*, STCA: *Stellula calliope*, COTH: *Colibrí thalassinus*.....26
- Fig. 12 Promedio del número de frutos (\pm e. e) producidos en los tres tratamientos de polinizaciones manuales realizados en las dos especies de *Salvia*. Auto= Autopolinización, Pol. Cruzada= Polinización Cruzada, Pol. Mixta= Polinización Mixta. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$)..27

Fig. 13. Promedio del número de semillas (\pm e.e) producidas en los tres tratamientos de polinizaciones manuales realizados en las dos especies de Salvia. Auto= Autopolinización, Pol.Cruzada= Polinización Cruzada, Pol. Mixta= Polinización Mixta. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$)..28

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resultados del Modelo Lineal Generalizado con los distintos factores.....	17
Tabla 2. Especies de colibríes visitantes compartidas por las dos especies de <i>Salvia</i> en las dos condiciones de crecimiento.....	19

RESUMEN

La floración sincrónica entre distintas especies de plantas se considera una estrategia exitosa que permite una mayor atracción de polinizadores, a la vez que estas especies maximizan diferentes estrategias individuales que puedan incrementar el éxito reproductivo. En este trabajo se evaluó el efecto que tiene la floración sincrónica de *Salvia iodantha* y *Salvia mexicana* (Lamiaceae) bajo dos vecindarios florales diferentes (de manera aislada y juntas en mezcla con otras plantas) sobre la tasa de visitas, la estrategia de forrajeo, y las cargas de polen de colibríes en la Estación Científica Las Joyas en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Estas especies de Salvias son visitadas frecuentemente por colibríes y tienen diferente morfología floral. Aunque la relación entre los colibríes y el género *Salvia* ha sido ampliamente descrita, aún se necesitan estudios descriptivos y experimentales sobre funciones morfológicas específicas y su relación con sus visitantes para entender la diversidad de caracteres del género. En éste estudio se cuantificó el volumen y concentración de néctar de *Salvia mexicana* y *S. iodantha* en diferente vecindario floral describiendo su relación con la tasa de visitas y además se determinó la depositación de polen sobre el cuerpo de los colibríes y la proporción de polen que es transportada por cada estrategia de forrajeo (territorial o ruterero) para ambas especies de *Salvia* en los dos vecindarios florales. Se encontró una diferencia significativa ($F_{3, 116}=38.035$, $p < 0.05$) en el volumen de néctar solo cuando crecen aisladas y que el néctar de *S. iodantha* se acerca más a la concentración óptima para los colibríes. Por otro lado *S. iodantha* recibió un mayor número de visitas hechas por más especies de colibríes que *S. mexicana* cuando crecen juntas de manera mezclada y es más visitada por parte de colibríes territoriales en los dos vecindarios florales, mientras que *S. mexicana* es más utilizada por especies rutereras como un recurso alternativo. Adicionalmente, se pudo asumir que la transferencia de polen de ambas especies de Salvias se da de manera diferente y las consecuencias negativas de crecer en mezcla pueden verse reducidas.

ABSTRACT

The synchronous flowering between different plant species is considered a successful strategy that allows a greater attraction of pollinators, while maximizing these species different individual strategies to increase reproductive success. In this work the effect of synchronous flowering *Salvia iodantha* and *Salvia Mexican* (Lamiaceae) under two different floral neighborhoods (in isolation and together mixed with other plants) on the rate of visits, foraging strategy was evaluated, and pollen loads of hummingbirds in the Scientific Station in Las Joyas Manantlán Sierra, Jalisco. These species of *Salvias* are frequently visited by hummingbirds and have different floral morphology. Although the relationship between hummingbirds and genus *Salvia* has been widely described, descriptive and experimental studies on specific morphological features and its relationship with its visitors to understand the diversity of gender characters are still needed. In this study the volume and concentration of nectar *Salvia mexicana* y *S. iodantha* in different floral neighborhood was quantified describing his relationship with the rate of visits and further deposition of pollen on the body of hummingbirds and the proportion of pollen is determined carried by each foraging strategy (territorial or trapliners) for both species of *Salvia* in two floral neighborhoods. A significant difference ($F_{3,116} = 38,035$, $p < 0.05$) was found in the volume of nectar only when grown isolated and *S. iodantha* nectar is closer to the optimum concentration for hummingbirds. Furthermore *S. iodantha* received an increased number of visits by more species of hummingbirds *S. mexicana* when they grow together in mixture and is accessed by territorial hummingbirds in two floral neighborhoods, while *S. mexicana* is trapliners species used as an alternate resource. Additionally, it was assumed that the transfer of pollen of both species of *Salvias* occurs differently and the negative consequences of growing up in a mixture can be reduced.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de las plantas con flor dependen de interacciones eficientes con agentes externos para lograr su éxito reproductivo (Feinsinger 1983), muchas de ellas compiten por los servicios de polinización. Particularmente, la competencia por el servicio de polinización (competencia por explotación) y competencia por la transferencia de polen interespecífica (competencia por interferencia) han sido sugeridas como fuerzas de organización importantes que estructuran a las comunidades de plantas (Rathcke 1983, Waser y Price 1983, Campbell y Motten 1985). Las interacciones competitivas pueden influir en la estructura de una comunidad de plantas por distintos procesos ecológicos. Algunos de ellos son la clasificación de especies, donde la exclusión competitiva elimina a competidores inferiores de la comunidad; o por evolución, con el desplazamiento de caracteres donde la selección direccional conduce la divergencia de rasgos que están directamente relacionados con las interacciones entre planta-polinizador (Waser 1978b). Por otro lado, se ha propuesto que las interacciones positivas deben ser incluidas dentro de la teoría ecológica como otro factor importante en la organización de las comunidades (Bruno *et al.* 2003). La facilitación es la interacción mediante la cual una especie mejora la supervivencia, crecimiento o estado general de otra (Callaway 1995). Por lo tanto juega un papel tan relevante como la competencia en la estructuración de las comunidades vegetales, de manera que combinaciones complejas de competencia y facilitación parecen ser lo común en la naturaleza (Bruno *et al.* 2003). Los procesos de facilitación entre plantas pueden aumentar el éxito reproductivo de especies creciendo en asociación con otras especies, es decir, plantas con flores poco atractivas o recompensas pobres en volumen y calidad podrían tener servicios de polinización deficientes y un transporte de polen limitado, lo

que traería como consecuencia una producción de semillas reducida (Callaway 1995). Sin embargo, si estas especies poco atractivas florecen sincrónicamente con especies más atractivas, estas últimas podrían atraer a polinizadores que también visiten a las especies menos atractivas, provocando que el total de atractivos de una mezcla de especies de plantas asociadas aumente la tasa de visitas para las especies involucradas (Schemske 1981, Thomson 1982, Feinsinger *et al.* 1986). A través de estrategias de este tipo, las plantas podrían incrementar los beneficios de los servicios de polinización. Otro tipo de estrategias están relacionadas con la presentación y composición de las recompensas ofrecidas tratando de ser más atractivas para polinizadores específicos, o buscando colocar estratégicamente el polen en el cuerpo de los visitantes. De este modo, se evita la transferencia de polen interespecífico y se promueve el movimiento de polen intraespecífico, incrementando el flujo génico y la polinización cruzada (Schemske 1980, Armbruster *et al.* 1994).

Arquitectura floral y polinización por colibríes. Cuando un polinizador visita flores de dos o más especies de plantas durante una misma sesión de forrajeo puede “perder” algunos granos de una especie mientras visita otra. Cada “transferencia de polen interespecífico” puede reducir los eventos de reproducción de las plantas involucradas (Waser 1978a y b, Galen y Gregory 1989, Armbruster y McGuire 1991, Feinsinger y Tiebout 1991). Por ejemplo, granos de polen interespecífico que caen en la superficie estigmática podrían interferir química o físicamente con la germinación de granos de polen intraespecífico (Waser 1978b, Sukhada y Jayachandra 1980, Khon y Waser 1985, Ganeshiah *et al.* 1986, Waser y Fugate 1986). Si el polen es depositado en distintos sitios especie-específicos del cuerpo de los animales visitantes, se espera que la transferencia de polen interespecífico se reduzca (Feinsinger 1983, Waser y Price 1983, Feinsinger *et al.* 1986). En algunos casos, la arquitectura floral de las plantas define la

posición de la transferencia de polen intraespecífico, colocando las estructuras reproductoras (anteras y estigmas) estratégicamente para tratar de evitar mezclas con polen de otras especies. Esto no ocurre si la arquitectura floral es similar y la depositación del polen en los cuerpos de los visitantes ocurre en los mismos sitios (Murcia y Feinsinger 1996). Por ello, existe una relación estrecha entre los agentes polinizadores y las características florales incluyendo el néctar, el color, la longitud y ancho de la corola, la posición de la antera y el estigma (Campbell, 1989), así como el tamaño de la inflorescencia (Campbell *et al.* 1991). Lo anterior, se conoce como síndrome de polinización (Thomson *et al.* 2000). Especies con corolas tubulares largas, de colores llamativos, comúnmente son asociadas con una baja diversidad de polinizadores que presentan lenguas o picos largos, con lo que la planta pretende “esconder” el néctar de los polinizadores generalistas (Nilsson 1988). Los colibríes son atraídos generalmente por corolas tubulares de color rojo, péndulas y con néctar rico en azúcares, no obstante otras flores con formas no especializadas para estas aves y que secretan néctar de diferentes características también son utilizadas y aparentemente polinizadas por colibríes (Castellanos *et al.* 2003).

Conducta de forrajeo. El éxito en el resultado de las interacciones mutualistas entre plantas y sus polinizadores no solo está condicionado por el grado de similitud morfológica entre la flor y el polinizador, sino que también por otros elementos como: la conducta individual de un polinizador en particular, el modo de forrajeo, así como la secuencia y frecuencia de visitas hechas a las flores (Lara y Ornelas 2001).

La conducta de forrajeo afecta directamente la mezcla de polen interespecífico y la dispersión del polen (Handel 1983). Los colibríes pueden modificar su estrategia de forrajeo de acuerdo con cambios ambientales, la disponibilidad de las flores, la

producción del néctar y la competencia con otros nectarívoros (Feinsinger y Chaplin 1975; Feinsinger y Cowell 1978).

Las estrategias de forrajeo de los colibríes han sido agrupadas dentro de dos categorías básicas: territoriales y no territoriales o ruteros (“traplinners”). Los individuos territoriales defienden y explotan un número de recursos agrupados, de árboles o arbustos con grandes cantidades de flores, moviendo el polen solo dentro de su territorio, evitando en cierta medida la mezcla con polen interespecífico. Los individuos no territoriales o ruteros forrajean a lo largo de rutas regulares sobre muchas agregaciones dispersas de flores (“traplining”), dispersando el polen a mayores distancias y favoreciendo el flujo genético de las plantas (Feinsinger y Chaplin 1975).

La selección de alguna estrategia para maximizar la eficiencia del forrajeo puede resultar en diferentes requerimientos energéticos para los colibríes. Los colibríes no territoriales o ruteros son energéticamente más económicos ya que visitan relativamente pocos parches (agrupaciones de flores) disminuyendo la probabilidad de competencia por el recurso, y por lo regular las recompensas de néctar son bastante ricas para compensar la energía gastada al viajar entre flores dispersas (Hainsworth 1989). Por otro lado, los colibríes territoriales explotan y restringen su alimentación a densas aglomeraciones florales de árboles o arbustos que además defienden de otros visitantes con constantes y veloces vuelos de supervisión llegando a establecer combates con otros individuos, lo cual representa un gasto de energía muy alto (Feinsinger, 1987).

El género *Salvia* y la polinización por colibríes. Las plantas del género *Salvia*, pertenecen a la familia *Lamiaceae* y presentan una diversidad notable de formas de crecimiento, compuestos secundarios, morfología floral y biología de la polinización. Es un género bien conocido por tener un mecanismo de transferencia de polen dorsal, generalmente realizado por aves e insectos (Wester y Claßen-Bockhoff 2006). Algunas

especies de este género se caracterizan por tener en sus flores 2 estambres fértiles con una modificación en la parte inferior del filamento que actúa como una articulación, dándole movimiento de palanca a los estambres, a lo que se le llama mecanismo de balancín (Figura 1). Así, cuando un visitante floral (ave o insecto) activa este mecanismo, presiona las anteras sobre la cabeza del visitante colocándole el polen en un lugar específico. Después, al visitar una segunda flor de la misma especie en la misma sesión de forrajeo, deposita el polen colectado sobre el estigma y entonces ocurre la polinización (Claßen-Bockhoff *et al.* 2003). Sin embargo, este mecanismo puede tener variaciones dentro del género o incluso puede llegar a estar inactivo en algunas especies (Wester y Claßen-Bockhoff. 2007).

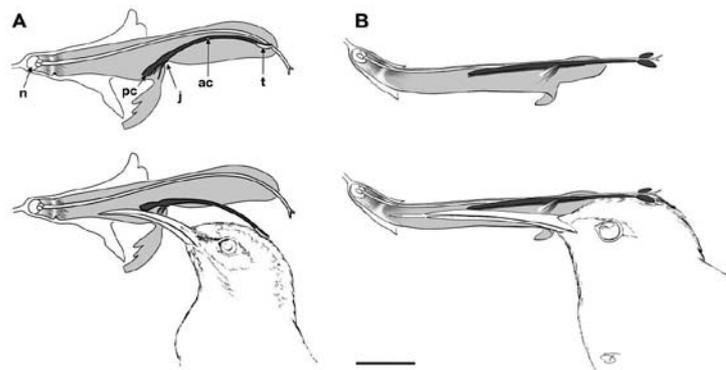


Figura. 1 Transferencia de polen con A) mecanismo de balancín activo presente en *Salvia mexicana*, y B) con mecanismo de balancín inactivo presente en *Salvia iodantha* (tomado de Wester y Claßen-Bockhoff. 2007).

En el presente estudio se seleccionaron dos especies de *Salvia* visitadas frecuentemente por colibríes, con floración sincrónica y masiva y que presentan flores de distinta morfología. Esta selección se basó en la información de estudios previos como son Arizmendi y colaboradores (1996), Arizmendi (2001) y Rodríguez-Flores (2009). *Salvia mexicana* y *Salvia iodantha* son comúnmente encontradas en áreas en proceso de sucesión en bosques de pino y menos frecuentemente en bosques nublados (Arizmendi 1994). Las flores de *S. mexicana* tienen corolas cortas de color púrpura, son

hermafroditas autocompatibles, y duran 4 días (Arizmendi *et al.* 1996), esta especie cuentan con la articulación en el filamento o mecanismo de balancín activado dándole el movimiento de palanca a los estambres (Wester y Claßen-Bockhoff 2007). Las flores de *S. iodantha* tienen una corola de tamaño medio y de color marrón-rojizo, son también hermafroditas, autocompatibles, y también duran 4 días (Arizmendi, com. pers.), en esta especie el mecanismo de balancín se encuentra inactivo, es decir que sus estambres no tienen ningún movimiento (Wester y Claßen-Bockhoff 2007).

Con respecto polinizadores efectivos de *Salvia*, muchos autores han coincidido en que es difícil considerar específicamente a un polinizador como polinizador efectivo, debido a que este concepto está medido por la intervención de varios factores los cuales pueden incluir tamaño de la carga del polen (Liede, 1994), duración de la visita (Pellmyr and Thompson, 1996), frecuencia de la visita (Herrera, 1989), forma del contacto con las anteras y estigma (Carthew, 1993), remoción del polen (Young and Stanton, 1990), depositación del polen (Thomson, 1986; Herrera, 1989; Pettersson, 1991; Hurlbert *et al.* 1996), efecto en la producción de frutos y semillas (Dieringer, 1992). Sin embargo es probable que de todas las especies de colibríes que visitan las flores de *Salvia spp.* los de picos cortos como *Selasphorus spp.* sean probablemente mejores polinizadores, ya que el polen de las especies que visita es depositado abundantemente en sus cabezas y frentes (Arizmendi 1994). Este tipo de colibríes son abundantes en la Estación Científica Las Joyas en la Sierra de Manantlán (Jalisco) durante el periodo de reproducción de *Salvia spp.*

El estudio del transporte de polen y su influencia en el éxito reproductivo es importante ya que permite identificar la función de las interacciones en las comunidades. En particular en este estudio se evaluó la eficiencia del transporte de polen por colibríes que presenten distintos tipos de forrajeo (territoriales vs ruterros)

sobre el éxito reproductivo de dos especies del género *Salvia*; *S. mexicana* y *S. iodantha* creciendo juntas de manera mezclada y en aislamiento, que son patrones de distribución observados en distintas plantas de la zona de estudio (Arizmendi 2001).

HIPÓTESIS

La floración sincrónica es reportada como un factor importante que puede tener un impacto positivo sobre la polinización y la producción de frutos, ya que al haber un gran número de flores abiertas ofreciendo una recompensa, se espera que la tasa de visita de los polinizadores sea más alta. Sin embargo, también representa desventajas para las plantas ya que al atraer a un gremio común de polinizadores, el polen de las especies puede mezclarse, y por lo tanto la polinización puede ser menos efectiva (Feisinger 1983). Debido a lo anterior, las plantas responden maximizando diferentes estrategias que les aseguren el éxito reproductivo, promoviendo: a) la separación espacial del polen en el cuerpo de los polinizadores evitando mezclas de polen interespecífico (diferente arquitectura floral), o bien, b) la separación de los visitantes mediante la manipulación de las recompensas o de las ofertas florales (Murcia y Feinsinger 1996).

Por lo anterior, en este trabajo se plantean las siguientes hipótesis:

El género *Salvia* en general produce néctar de condiciones similares pero cuando *Salvia iodantha* y *Salvia mexicana* florecen sincrónicamente en un mismo vecindario floral, la producción de néctar será variable en cantidad y concentración para maximizar la tasa de visitas, manipulando así las recompensas ofrecidas en relación con el vecindario floral.

La diferente arquitectura floral de *Salvia iodantha* y *Salvia mexicana* ayudara a maximizar su éxito reproductivo, al diferenciar la proporción y el lugar de depósito del polen, para evitar la mezcla con polen interespecífico.

Los colibríes territoriales que visiten las flores de las dos especies de *Salvia* seleccionadas, transportaran menor mezcla de polen interespecífico.

La mezcla de polen interespecífico será menor en los vecindarios florales con parches monoespecíficos aislados.

OBJETIVOS

Objetivo General

- Analizar el efecto de la floración sincrónica de *S. mexicana* y *S. iodantha* bajo diferentes vecindarios florales (crecimiento en parches monoespecíficos aislados y en parches mixtos) sobre la tasa de visitas, la estrategia de forrajeo, y las cargas de polen de colibríes en la Estación Científica Las Joyas en la Sierra de Manantlán, Jalisco.

Objetivos Particulares

- Cuantificar la producción de néctar y la concentración de azúcar de *Salvia mexicana* y *S. iodantha* en diferentes vecindarios florales.
- Cuantificar el índice de visitas florales de las distintas especies de colibríes sobre las dos especies de *Salvia* seleccionadas que crecen en los diferentes vecindarios florales seleccionados (parches monoespecíficos aislados y parches mixtos)
- Determinar la proporción del polen de *S. mexicana* y *S. iodantha* que es transportada por colibríes (territoriales y rutereros) en los diferentes vecindarios florales.
- Determinar la depositación espacial del polen de *S. mexicana* y *S. iodantha* en los cuerpos de los colibríes.
- Evaluar la efectividad de polinización estimando la cantidad de frutos producidos por la visita de las diferentes especies de colibríes en *S. mexicana* y *S. iodantha* creciendo en los diferentes vecindarios florales.

SITIO Y ESPECIES DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló en la estación Científica “Las Joyas” (ECLJ) de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM). La estación está situada en el centro de la RBSM (Fig. 2), con una extensión de 1245 ha y presenta altitudes entre 1600 y 2180 msnm. La topografía es irregular, con pendientes pronunciadas. El clima es templado subhúmedo (Cw2), según la clasificación de Köppen. La temperatura media anual es de 18°C y la precipitación media anual oscila entre 1500 y 1800 mm con lluvias en verano. La época seca abarca de Octubre a Mayo con lluvias ocasionales en invierno. En la ECLJ se encuentran los siguientes tipos de vegetación, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque mesófilo de montaña, bosque de galería y matorrales secundarios, formando un complejo mosaico de hábitats (Jardel 1992).



Fig. 2. Localización de la Estación Científica Las Joyas en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (editado de la página del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad).

El género *Salvia* es el más grande e importante de la familia Lamiaceae con cerca de 900 especies de distribución cosmopolita (Wester y Claßen-Bockhoff. 2007). Los centros de mayor diversidad para el género se encuentran en la zona del Mediterráneo, las serranías mexicanas (vertiente del Pacífico y Eje neovolcánico Mexicano) y en las montañas sudamericanas. Se piensa que la diversidad de especies que presenta este género en México es la mayor que se tiene para el género completo

(Espejo y Ramamoorthy 1993). Aunque se considera que la mayor diversidad de especies del género se encuentra en las zonas montañosas de México, su distribución abarca prácticamente todo el país y todos los tipos de vegetación presentes. Según Ramamoorthy y Elliot (1998) las aproximadamente 300 especies de *Salvia* de México se distribuyen en las tierras bajas tropicales, bosques de *Abies*, bosques de pino-encino, bosques de encino, bosques caducifolios, desiertos, zonas áridas, e inclusive regiones alpinas.

Generalmente son plantas herbáceas o arbustivas, comúnmente perennes, con flores en espiga de verticilastros (ubicadas en un mismo nudo), normalmente densos y distanciados. Corola bilabiada con el labio superior más largo que el inferior y por lo general curvada. Androceo con dos estambres, en ocasiones con conectivo articulado (mecanismo de balancín) con el filamento y ramas desiguales (Ramamoorthy 2001). Dentro del género se encuentran al menos 186 especies polinizadas por aves, principalmente colibríes (Wester y Claßen-Bockhoff 2007).

El polen de todas las especies del género *Salvia* es similar, formado de granos simples, isopolares, radiosimétricos, con 6 colpos. La exina es semitectada, eureticulada y la ornamentación está constituida por espínulas. El fruto es un cenobio o tetraquenio, que se divide en cuatro clusas libres, secas, indehiscentes, elipsoides de color pardo encerradas en el cáliz (Espejo y Ramamoorthy 1993).

MATERIAL Y MÉTODOS

Morfología floral

Se seleccionaron 50 flores al azar de 50 plantas diferentes, de cada una de las especies de *Salvia* que se encontraban en el segundo día de anthesis. A cada flor se le tomaron

medidas de longitud de la corola, longitud de las anteras, longitud de los estambres y pistilo.

Cuantificación de las recompensas

Se seleccionaron al azar un total de 30 botones florales de 30 plantas distintas dentro de dos tipos de vecindario floral (i. e., creciendo en parches monoespecíficos aislados de características similares como tamaño, incidencia de luz y temperatura, a los cuales se les nombro Belloteadero y Xilosuchitlan, y en dos parches mixtos los cuales contaban con características similares como tamaño, incidencia de luz y temperatura nombrados Almeal y San Campus) las cuales se protegieron de los visitantes con bolsas de malla. Se extrajo el néctar acumulado de 24 horas con ayuda de un capilar graduado sin heparina para cuantificar la producción de néctar solamente en flores de segundo día de antesis. La concentración de azúcar en el néctar se determinó mediante un refractómetro manual (ERMA 0-32% Brix).

Visitas florales

Para estimar la frecuencia de visitas de los colibríes a las especies elegidas se realizaron observaciones en plantas seleccionadas al azar dentro de 4 parches en el vecindario donde crecen juntas en mezcla y 4 parches donde crecen en aislamiento. Las observaciones en cada parche se hicieron durante 3 días, de las 8 de la mañana a las 12 del día, debido a que es el periodo con la mayor actividad de forrajeo de colibríes y la mayor producción de néctar de las plantas (Arizmendi *et al.* 1996). Asimismo, en cada parche se registró el número de flores de la planta y el número de flores totales por parche (incluyendo el número de otras especies floreciendo en el parche cuando era el caso). Se contó el número de visitas realizadas así como la identidad de las especies visitantes, cuando fué posible se registró también el sexo de cada visitante. Para cada

colibrí se observó lo siguiente: (1) legitimidad de la visita (si es por la entrada de la flor), ilegitimidad (si es examinada por la base), o robo (cuando la flor es perforada de alguna manera), y (2) con qué estrategia de forrajeo fue visitada cada flor (territorial o rutero).

Análisis de Transporte de Polen

Para cada tipo de parche se realizaron capturas de colibríes, mediante 3 redes de niebla de (12 x 3 m) por 6 horas durante las primeras horas de la mañana, durante 3 días consecutivos. Las redes fueron colocadas cerca de plantas con flores. A cada colibrí capturado se le tomaron muestras de polen transportado (cargas de polen) de la cabeza, y pico mediante la técnica de gelatina-glicerina (Beattie 1971). Posteriormente se identificó la identidad de los granos de polen en el laboratorio. Para cada colibrí capturado se registraron medidas morfológicas como longitud de pico y peso (Rodríguez-Flores y Stiles 2005). En algunos casos una vez que fueron manipulados los colibríes y registrados los datos anteriores, estos individuos fueron usados para los experimentos de depositación de polen descritos enseguida.

Depósito de polen en los cuerpos de los visitantes

Después de que se tomaron las muestras de polen, se determinó el sitio donde las flores de cada especie de *Salvia* depositan el polen sobre el cuerpo de sus visitantes. Para lo anterior, cada colibrí fue introducido en una jaula de 4.26 x 3.04 m que fue colocada estratégicamente sobre una planta de *S. mexicana* o *S. iodantha* a la cual le fue removido el polen de sus anteras para colocarle polvo fluorescente de un color diferente en cada planta. Se esperó a que el colibrí enjaulado visitara la planta al menos 5 veces.

Después de las visitas a la planta con polvos fluorescentes se capturó al colibrí y se tomaron fotografías utilizando una lámpara de luz ultravioleta, de esta manera se

registró el lugar exacto de depósito de los polvos fluorescentes sobre el cuerpo del colibrí.

Éxito Reproductivo

Para evaluar el efecto de los diferentes visitantes florales y los diferentes vecindarios florales (aislamiento y mezcla) sobre el éxito reproductivo, se eligieron de manera aleatoria 15 botones florales de al menos 10 plantas diferentes de cada. Se embolsaron hasta la antesis y se observó al primer colibrí visitante, se registró la identidad de la especie visitante y la técnica de forrajeo utilizada. Posteriormente, cada flor visitada se embolsó con tela de malla para evitar la visita de otros animales. Para excluir la visita de hormigas que pudieran interferir en el proceso de polinización se colocó una capa muy delgada de una mezcla de resina natural alrededor del tallo a 3 cm de la última flor que quedaba dentro de la bolsa de malla. Se utilizó un tratamiento control, en el cual se utilizaron flores expuestas a polinización natural y flores polinizadas manualmente (autopolinización, polinización mixta y polinización cruzada).

Las polinizaciones manuales se efectuaron utilizando mezclas de polen propio/polen ajeno conocidas para evaluar el efecto de crecer en mezcla. Todas las flores fueron monitoreadas diariamente hasta la producción de frutos, los cuales se colectaron para estimar el número de semillas producidas para cada tratamiento.

ANÁLISIS DE DATOS

Cuantificación de las recompensas. Para la cuantificación del volumen de néctar acumulado, se utilizó la fórmula del volumen del cilindro ($\pi * r^2 * h$) y la concentración de azúcar se expresó como el porcentaje de masa sobre volumen. Para saber si existían diferencias en la producción de néctar entre las dos especies de *Salvia* se utilizó una prueba de análisis de varianza (ANOVA) de una vía.

Visitas florales. Para determinar el efecto 1) la condición del vecindario floral (aislada y mixta), 2) las especies de colibríes visitantes (9 especies) y 3) la estrategia utilizada durante la visita (rutero y territorial) sobre la frecuencia de visitas se utilizó un Modelo Lineal Generalizado considerando una distribución Poisson y una función de enlace Log. Posteriormente se realizaron pruebas de comparaciones múltiples (LSD) para estimar las diferencias en la frecuencia de visitas entre los vecindarios florales y las especies de plantas.

Transporte de polen. Para precisar las diferencias en las características de las estructuras florales entre las dos especies de *Salvias* y su posible efecto en el éxito reproductivo, se compararon las longitudes de las anteras y los pistilos en una muestra de 50 plantas con una prueba de T (Student).

Para establecer si la mezcla de polen en las cargas de las diferentes especies de colibríes son diferentes, se realizó un análisis de correspondencias para observar posibles agrupaciones de especies, de acuerdo con la estrategia de forrajeo de los visitantes, y si este patrón se modifica en los distintos vecindarios florales (aislado y en mezcla). Para este análisis se proyectó simultáneamente la ordenación de las especies de colibríes y las especies de plantas visitadas.

Para saber si existen diferencias significativas entre las proporciones de polen transportadas por las diferentes especies de colibríes se utilizó un Modelo Lineal Generalizado, considerando como factores: 1) vecindario floral, 2) especies de colibríes.

Éxito reproductivo. Para analizar el efecto de los tratamientos de polinización y la especie de planta sobre la producción de frutos, se realizaron modelos lineales generalizados considerando como factores a la especie de planta: *S. iodantha* y *S. mexicana*, y el tratamiento: autopolinización, polinización cruzada y polinización mixta,

así como la interacción de estos factores. Se utilizó una distribución Poisson y una función de enlace log.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 15.0.

RESULTADOS

Cuantificación de las recompensas

Volumen de néctar. La producción de néctar en *Salvia mexicana* fue significativamente mayor que en *Salvia iodantha*, cuando ambas se encontraron en parches monoespecíficos aislados ($F_{3, 116}=38.035$, $p < 0.05$). Sin embargo, cuando las dos especies se encontraron floreciendo juntas en parches mixtos no existieron diferencias significativas entre el volumen de néctar producido (Fig. 3).

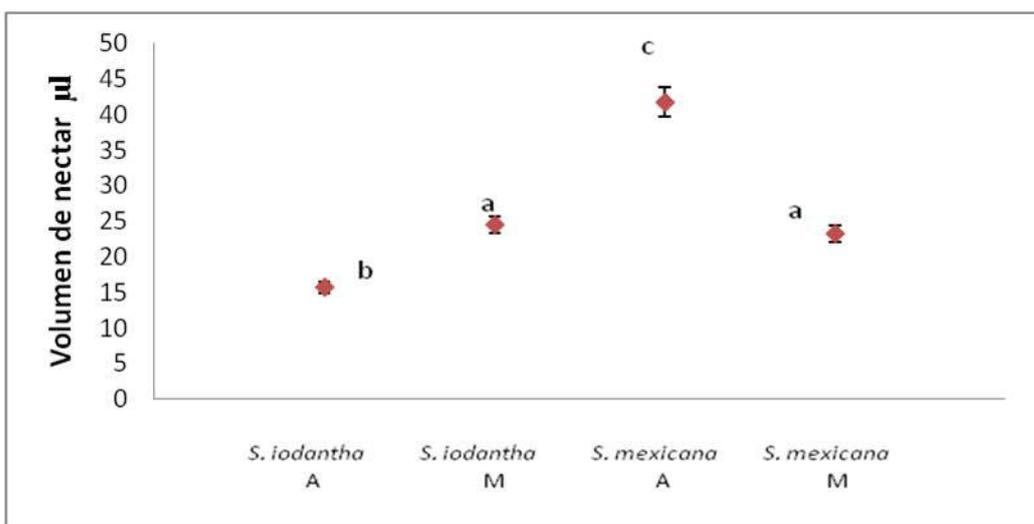


Fig. 3. Producción de néctar (\pm error estándar) de las dos especies de *Salvia*. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas. A=crecimiento aislado, M=crecimiento mixto.

Concentración de néctar. *Salvia mexicana* produjo néctar con la mayor concentración de azúcar cuando creció en vecindarios de parches mixtos y fue significativamente diferente cuando creció aisladamente y que *S. iodantha* bajo cualquier condición. ($F_{3,116}= 20.9$, $p < 0.005$). En contraste, la concentración del néctar de *S. iodantha* fue similar en los dos vecindarios florales e incluso fué similar a la concentración de *S.*

mexicana cuando esta última creció de forma aislada. La concentración de néctar de *S. iodantha* y *S. mexicana* en condición aislada es significativamente diferente (Fig. 4).

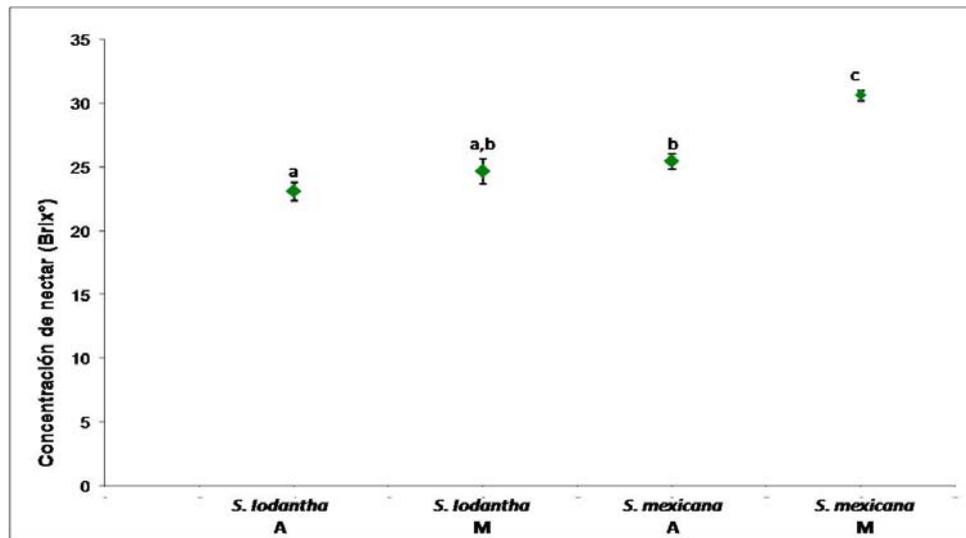


Fig. 4. Concentración (promedio, \pm e. e.) de néctar en las dos especies de *Salvia*, entre ellas y entre sitios existen diferencias significativas. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). A=crecimiento aislado, M=crecimiento mixto.

Frecuencia de Visitas

Se registró un total de 2842 visitas de 5 especies de colibríes para *S. mexicana* creciendo en parches monoespecíficos aislados, y un total de 3193 visitas de 6 especies de colibríes cuando esta especie ocurrió en parches mixtos.

Por otro lado, *S. iodantha* creciendo en parches monoespecíficos aislados recibió un total de 2854 visitas de 6 especies de colibríes, mientras que la misma especie creciendo en parches mixtos recibió un total de 5471 visitas de 8 especies de colibríes.

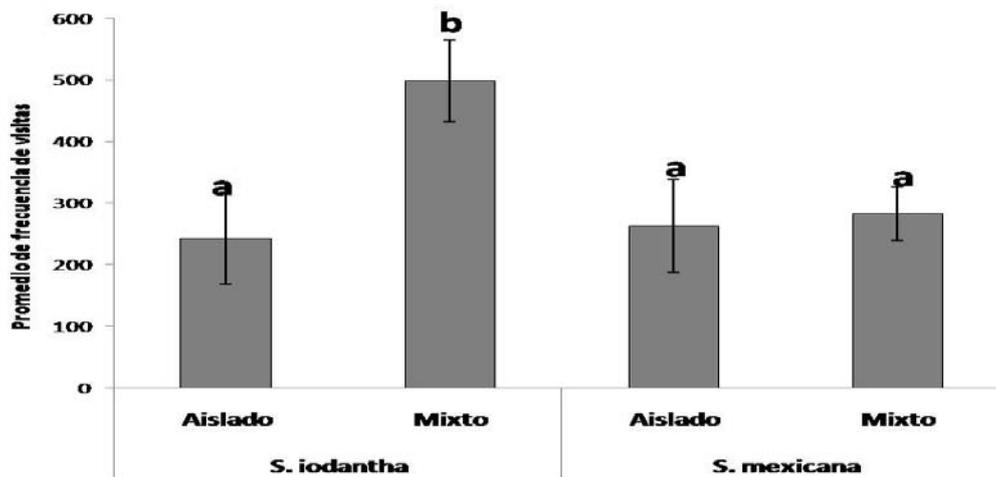


Fig. 5. Promedio de frecuencia de visitas (promedio, \pm e. e.) de colibríes a las flores de *S. iodantha* y *S. mexicana* en los dos vecindarios florales. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.001$).

Por otro lado, se observaron diferencias significativas en la frecuencia de visitas de los colibríes entre los dos vecindarios florales para ambas especies de *Salvia*, la interacción entre el factor condición de crecimiento y el factor especie de planta fue significativo (Tabla 1). El promedio de frecuencias de visitas fue mayor cuando las dos especies de *Salvia* crecieron en juntas de manera mezclada que cuando crecieron de forma aislada (Fig.5). En parches mixtos, *S. iodantha* recibió un mayor número de visitas que *S. mexicana*.

Tabla 1. Resultados del Modelo Lineal Generalizado con los distintos factores.

Fuente de Variación	Chi ²	gl	P
Vecindario floral	25.744	1	0.0001
Parches	12.146	3	0.007
Especies de colibríes visitantes	48.332	8	0.0001
Estrategia de forrajeo	0.154	1	0.695
Especie de planta (<i>S. mexicana</i> y <i>S. iodantha</i>)	12.319	1	0.001

Asimismo, considerando las distintas estrategias de forrajeo, se registró una mayor incidencia de visitas a las flores de *S. iodantha* por parte de colibríes territoriales en los dos vecindarios florales. Por otro lado, para *S. mexicana* se registró un mayor número de visitas de colibríes ruteros en las dos condiciones de crecimiento. No obstante la mayoría de visitas realizadas con estrategia territorial a esta misma planta fueron hechas por una sola especie de colibrí (*Hylocharis leucotis*) (Fig.6). Sin embargo la estrategia de forrajeo no fue un factor importante en la frecuencia de visitas. (Tabla 1)

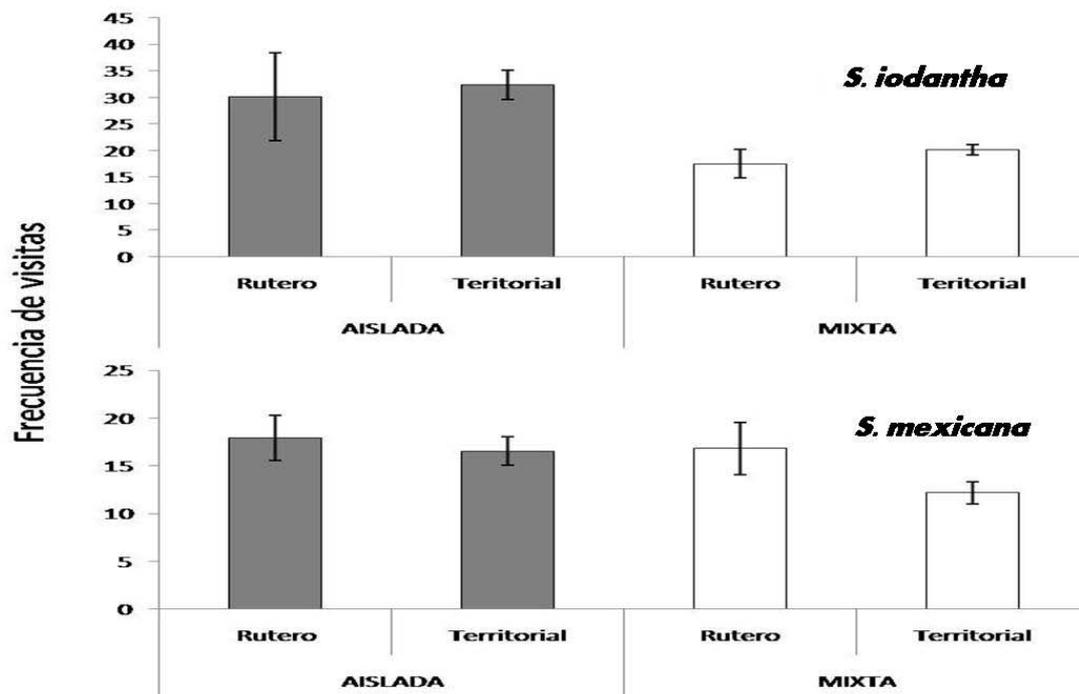


Fig. 6. Frecuencia de visitas (promedio \pm e. e) a las dos especies de *Salvia* en relación con las diferentes estrategias de forrajeo utilizadas por los colibríes, en dos condiciones de crecimiento distintas.

Las dos especies de *Salvia* estudiadas compartieron diferentes especies de colibríes que visitaron sus flores de acuerdo con las condiciones del vecindario floral en la que se encontraban. Cuando *S. mexicana* y *S. iodantha* crecían en parches mono-específicos aislados, compartieron 3 especies de colibríes de las 9 registradas en todo el muestreo. Asimismo, cuando las dos especies de plantas crecieron juntas en vecindarios

de parches mixtos, compartieron un total de 5 especies de colibríes, aunque es importante mencionar que *Atthis heloisa* (ATHE) y *Eugenes fulgens* (EUFU) solo realizaron una visita (Tabla 2). Además se registró una especie de colibrí que solo fue visitante de *S. mexicana* (*Lampornis amethystinus*) en los dos vecindarios, y una especie que sólo fue visitante de *S. iodantha* (*Stellula calliope*) en los dos vecindarios.

Tabla 2. Especies de colibríes visitantes compartidas por las dos especies de *Salvia* en las dos condiciones de crecimiento

Especies compartidas	
<u> AISLADO </u>	<u> MIXTO </u>
<i>Selasphorus rufus</i>	<i>Selasphorus rufus</i>
<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Hylocharis leucotis</i>
<i>Amazilia beryllina</i>	<i>Selasphorus platycercus</i>
	<i>Atthis heloisa</i>
	<i>Eugenes fulgens</i>

Las especies de colibríes que realizaron un mayor número de visitas fueron distintas de acuerdo con el vecindario floral donde se encontraban las plantas (Fig. 7). En las flores de *S. mexicana*, *Selasphorus rufus* y *Selasphorus platycercus* fueron las dos especies con mayor número de visitas en los vecindarios con parches mixtos. Por otro lado en los vecindarios con parches monoespecíficos aislados las especies con más visitas fueron *Hylocharis leucotis* y *Lampornis amethystinus*, y muy pocas visitas en condiciones de parche mixtos, esta última especie de colibrí no se observó visitando a *S. iodantha* en ninguno de los vecindarios florales. (Fig. 7).

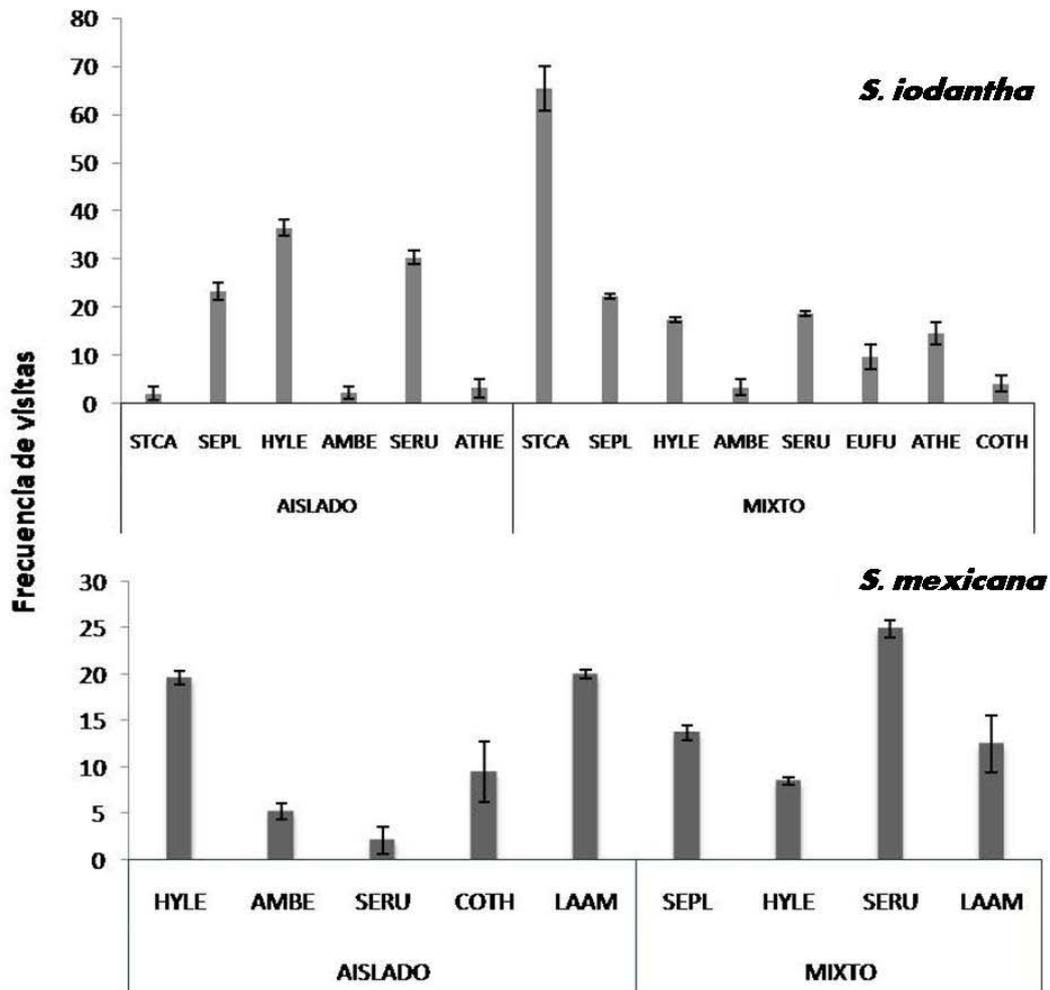


Fig. 7 Promedio (\pm e. e) de la frecuencia de visitas de las diferentes especies de colibríes a las flores de *S. iodantha* y *S. mexicana* en las dos condiciones de vecindario floral. HYLE= *Hylocharis leucotis*, AMBE= *Amazilia beryllina*, SERU= *Selasphorus rufus*, SEPL= *Selasphorus platycercus*, COTH= *Colibrí thalassinus*, LAM= *Lampornis amethystinus* EUFU= *Eugenes fulgens*, ATHE= *Atthis heloisa*, STCA= *Stellula calliope*

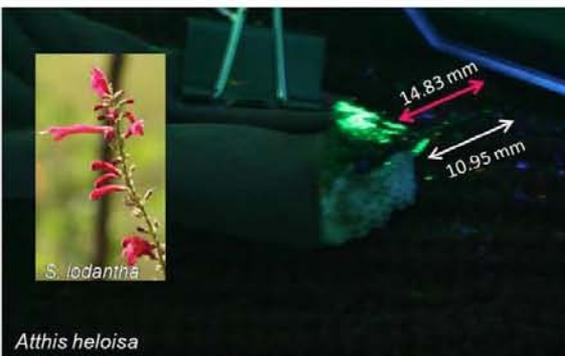
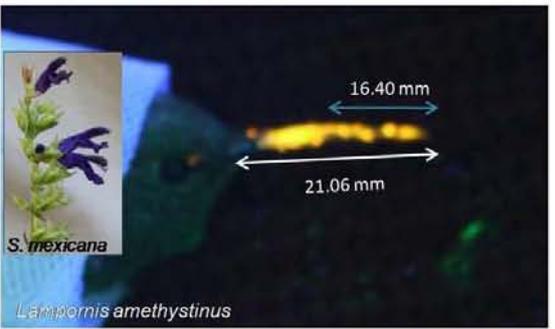
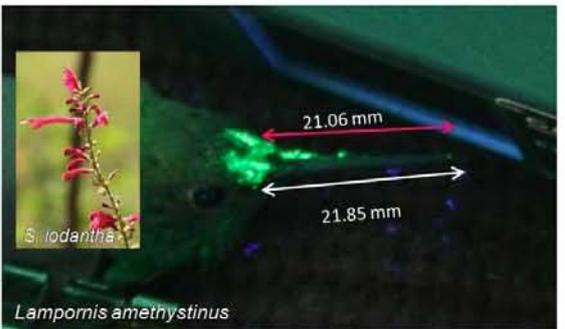
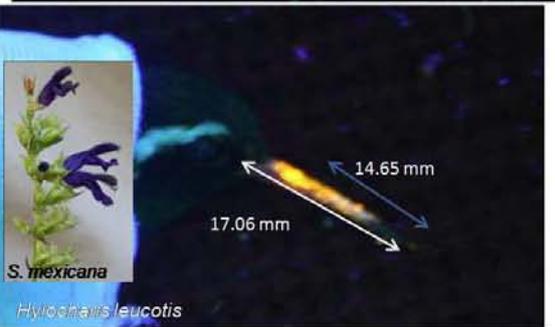
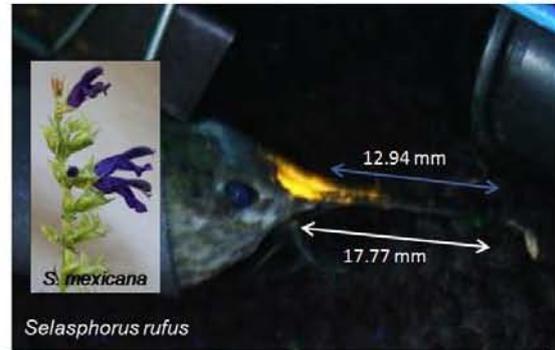
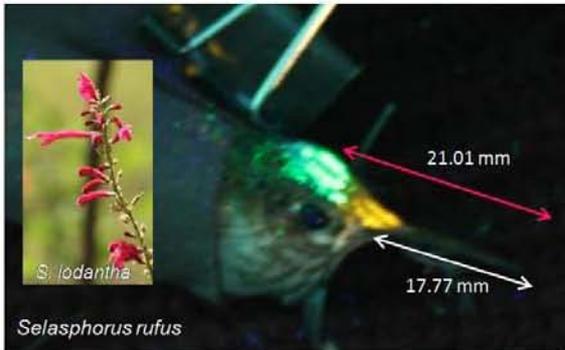
Por otra parte, las especies de colibríes que registraron un número mayor de visitas a flores de *S. iodantha* en los dos vecindarios florales, aislado y mixto, fueron *Hylocharis leucotis*, *Selasphorus platycercus* y *Selasphorus rufus* en orden de mayor a menor número de visitas en vecindarios con parches mixtos. Es importante mencionar que la especie de colibrí *Stellula calliope* también tuvo un número alto de visitas a las flores de *S. iodantha* en los vecindarios florales con parches mixtos como rutero, pero no se registró ninguna visita de esta misma especie de colibrí en flores de *S. mexicana* en ninguno de los dos vecindarios (mezclado y aislado).

Transporte de polen

Capturas de colibríes. Durante el periodo de muestreo (Enero-Marzo de 2009) se logró capturar un total de 200 colibríes, de 9 especies. Los granos de polen fueron identificados y fotografiados con microscopia electrónica con ayuda y colaboración del Laboratorio de Microscopia Electrónica de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (Lamina 1, Anexo 1). Con base en el análisis de las 200 cargas de polen que se colectaron de las 9 especies de colibríes registradas en todo el estudio, se lograron reconocer 12 morfoespecies de polen diferentes. Lamentablemente solo se pudieron identificar 7 de los 12 morfoespecies hasta el nivel de familia.

Sitios de depósito de polen

Las fotografías en las que se utilizaron polvos fluorescentes en los colibríes muestran que el sitio de depósito de polen de ambas especies de *Salvia* varía dependiendo de la longitud del pico, ya que la longitud promedio de las anteras de *S. mexicana* de 15.84 ± 0.2 mm es más corta que la de *S. iodantha*, con una longitud promedio de 20.64 ± 1.2 mm encontrándose diferencias significativas entre las dos longitudes ($t = 12.95$, $gl = 93$; $p < 0.001$). *S. mexicana* deposita su polen en la parte proximal (zonas cercanas al inicio de la cabeza) en especies de colibríes con picos cortos, mientras que en colibríes con picos largos, el polen es depositado en la parte distal e intermedia de los picos. En contraste, *S. iodantha* deposita su polen directamente en la parte superior de la cabeza en especies de colibríes con picos cortos y para las especies de colibríes con pico largo lo hace solo en la parte proximal o base del pico. Asimismo, se encontró una diferencia significativa entre la longitud de los pistilos en las dos especies de *Salvia* ($t = 21.92$, $gl = 93$; $p < 0.001$). La longitud promedio del pistilo de *S. mexicana* es de 24.08 ± 0.17 mm mientras que la longitud promedio del pistilo de *S. iodantha* es de 32.80 ± 0.34 mm (Fig. 8).



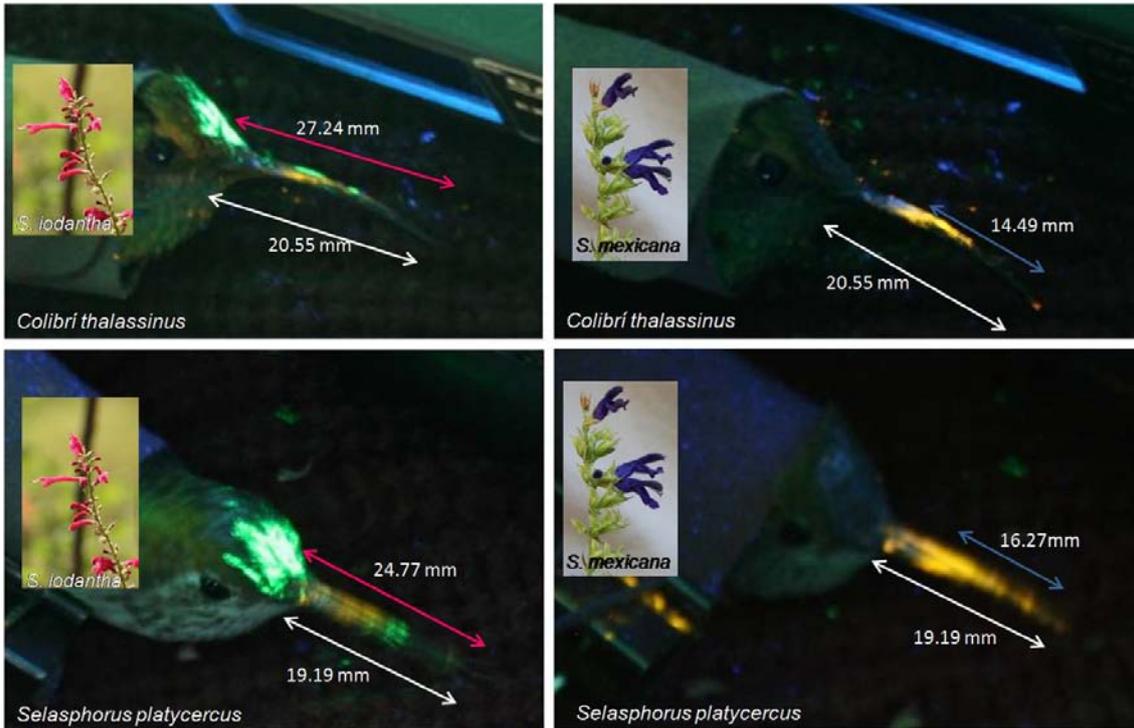


Fig. 8. Lugar de depósito de polen (experimento con polvos fluorescentes) en seis especies de colibrí de la ECLJ. Flecha roja indica la longitud de depósito de polen de *S. iodantha*, flecha azul indica la longitud de depósito de polen de *S. mexicana* y flecha blanca indica la longitud del pico del colibrí, Polvo verde indica la posición de polen de *S. iodantha* y polvo naranja indica la posición del polen de *S. mexicana*.

Preferencias florales

En el análisis de correspondencia se puede observar cierta tendencia sobre las preferencias florales utilizando el polen transportado como criterio de organización. Se observa la formación de un grupo asociado a *S. iodantha* con una marcada consistencia por parte de las siguientes especies de colibríes: *Selasphorus platycercus*, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus rufus*, sin importar el vecindario floral (Fig. 9). Es importante señalar que, en estas tres especies también se encontraron los valores más altos en la frecuencia de visitas a las flores de *S. iodantha*, en la mayoría de los casos utilizando la técnica de forrajeo territorial. Por otro lado, se observa un segundo grupo más relacionado con resto de los morfoespecies de granos de polen y a *S. mexicana*, aunque este grupo se muestra inconsistente en la condición de forrajeo. Es interesante resaltar que dentro de este grupo se encuentran especies de colibríes que realizaron sus visitas

frecuentemente como ruteros como *Amazilia beryllina*, *Eugenes fulgens* y *Atthis heloisa* (Fig. 9).

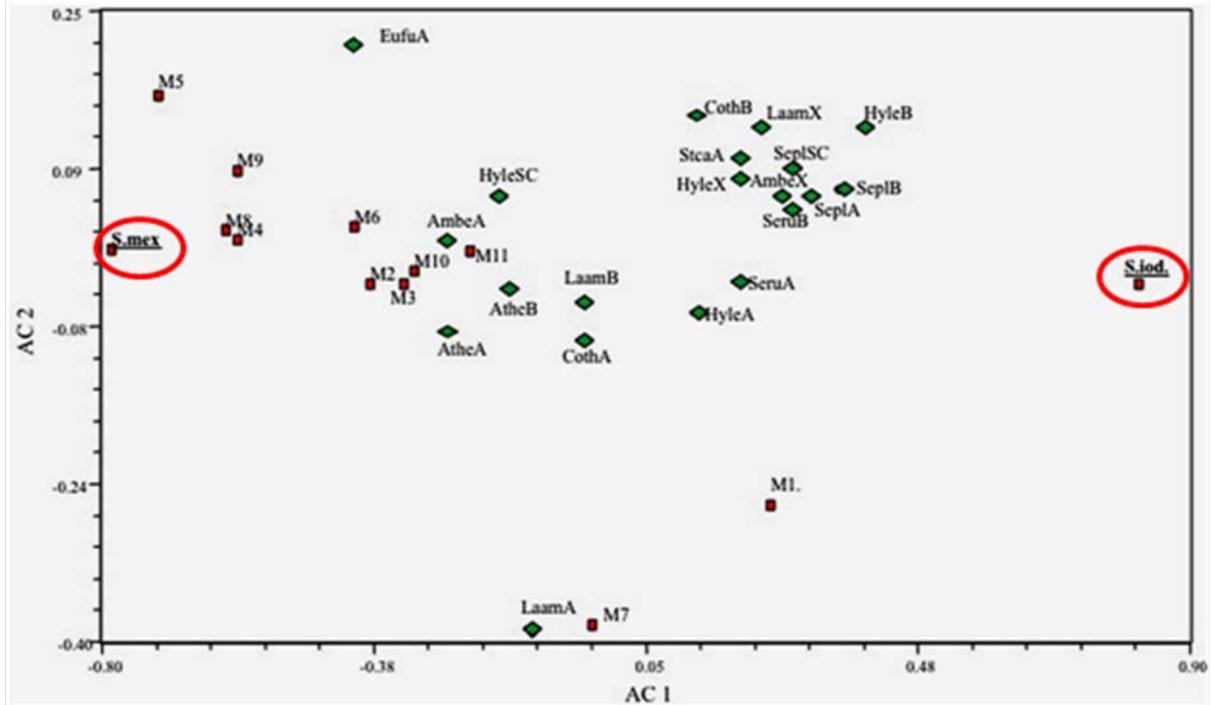
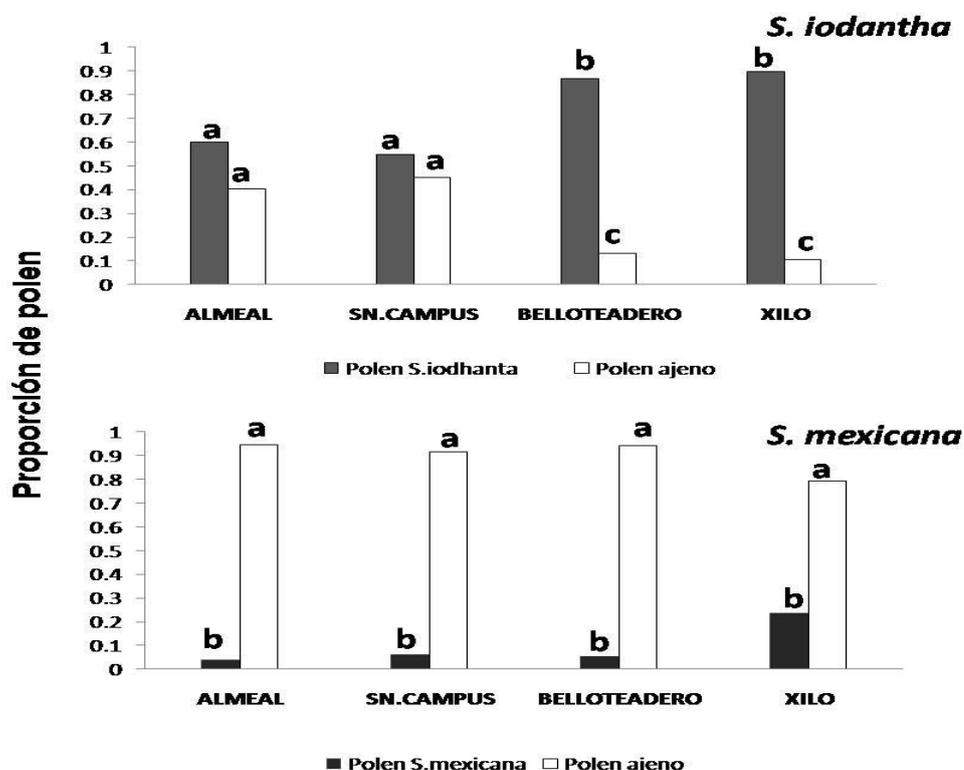


Fig. 9. Análisis de Correspondencias, para la frecuencia de aparición de polen de plantas en 9 especies de colibríes. Las especies de la comunidad de colibríes formaron principalmente dos grupos. Significado de los símbolos: ■ M1-M11= morfoespecies de granos de polen identificados con microscopio óptico, S. mex= Granos de polen de *S. mexicana*, S.iod= Granos de polen de *S. iodantha*, " especies de colibríes, EufuA= *Eugenes fulgens* Almeal, HyleA= *Hylocharis leucotis* Almeal, HyleSC= *Hylocharis leucotis* San Campus, HyleX= *Hylocharis leucotis* Xilosuchitlan, HyleB= *Hylocharis leucotis* Belloteadero, AmbeA= *Amazilia beryllina* Almeal, AmbeX= *Amazilia beryllina* Xilosuchitlan, AtheB= *Atthis heloisa* Belloteadero, AtheA= *Atthis heloisa* Almeal, LaamA= *Lampornis amethystinus* Almeal, LaamB= *Lampornis amethystinus* Belloteadero, CothA= *Colibrí thalassinus* Almeal, CothB= *Colibrí thalassinus* Belloteadero, StcaA= *Stellula calliope* Almeal, SeruA= *Selasphorus rufus* Almeal, SeruB= *Selasphorus rufus* Belloteadero, Sep1A= *Selasphorus platycercus* Almeal, Sep1SC= *Selasphorus platycercus* San Campus, Sep1B= *Selasphorus platycercus* Belloteadero.

Con el fin de hacer una diferenciación detallada de las condiciones de crecimiento se asignó un nombre a cada parche, quedando de la siguiente forma: Almeal y San Campus son los nombres de los parches de crecimiento mixto y Belloteadero y Xilosuchitlan son los parches con crecimiento aislado. Por lo tanto, los resultados del transporte de polen entre los sitios de crecimiento indican que la mayor mezcla de polen ocurre en sitios con crecimiento de parches mixtos (Almeal y San Campus), mientras que en los sitios con crecimiento de parches monoespecíficos aislados (Belloteadero y Xilosuchitlan), la mezcla de polen es muy baja y existen diferencias significativas ($F_{3,101} = 12.99$; $p < 0.05$) entre las proporciones de polen de *S. iodantha* y del polen ajeno que es transportado por los colibríes visitantes. Por otro lado, la mezcla de polen entre los sitios de crecimiento de *S. mexicana* es mucho mayor, ya que la proporción de polen ajeno supera fuertemente a la proporción de polen de *S. mexicana* (Fig. 10).

Fig. 10. Proporción de polen transportado por los colibríes visitantes en los diferentes sitios de crecimiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).



En relación con el transporte de polen por especies de colibríes en los diferentes sitios de crecimiento, se observó un mayor número de colibríes visitantes en el sitio Almeal. En este sitio existe una forma de crecimiento en parches mixtos y se registró una mayor mezcla de polen en todos sus visitantes, aunque con una mayor cantidad de polen de *S. iodantha*. Por el contrario, en los sitios en donde el vecindario floral está formado por parches monoespecíficos aislados de *S. iodantha* y *S. mexicana* (Belloteadero y Xilosuchitlan, respectivamente) se observaron menos especies de colibríes visitantes en las dos especies de *Salvia*, sin embargo existe una menor mezcla de polen interespecífico en dichos visitantes. Es importante mencionar que en el sitio considerado con crecimiento en parches monoespecíficos aislados de *S. mexicana* (Xilosuchitlan), la proporción de polen de *S. iodantha* encontrado fue mayor (Fig. 11).

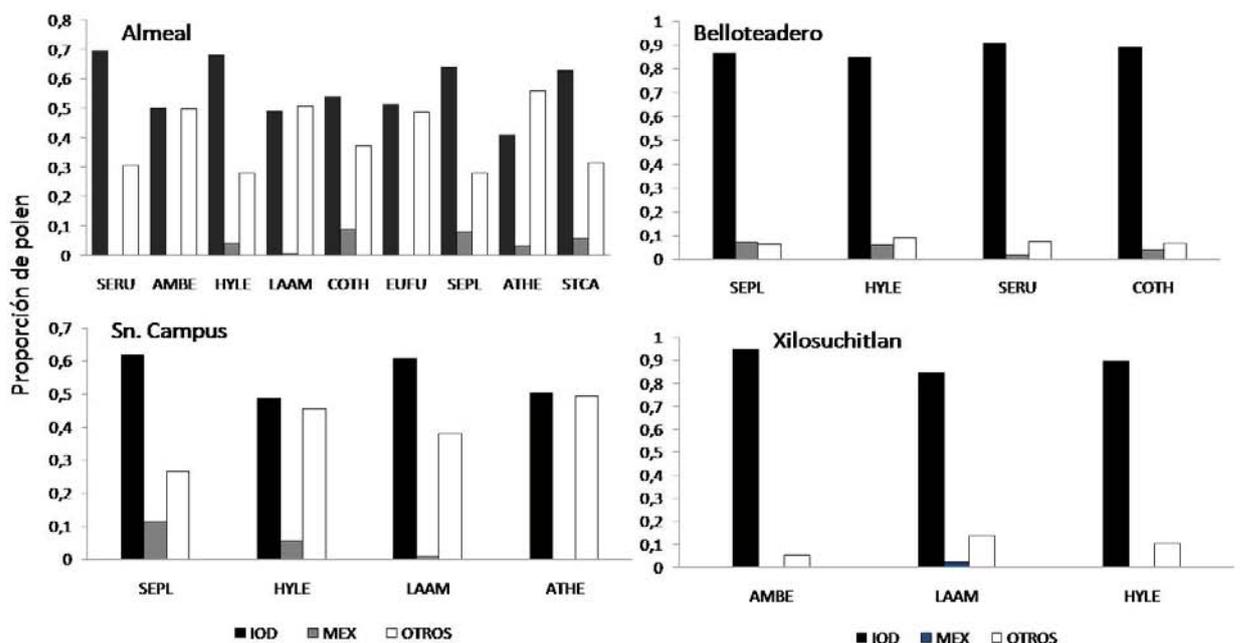


Fig. 11. Proporción de polen de las dos especies de *Salvias* y de polen interespecífico en los diferentes sitios de crecimiento. IOD: *Salvia iodantha*, MEX: *Salvia mexicana*, OTROS: otras especies en floración, SERU: *Selasphorus rufus*, AMBE: *Amazilia beryllina*, HYLE: *Hylocharis leucotis*, LAAM: *Lampornis amethystinus*, EUFU: *Eugenes fulgens*, SEPL: *Selasphorus platycercus*, ATHE: *Atthis heloisa*, STCA: *Stellula calliope*, COTH: *Colibrí thalassinus*.

Éxito reproductivo

En relación con el éxito reproductivo, se encontraron diferencias significativas entre el número de frutos producidos por las dos especies de plantas ($F_{5,132}=5,494$; $p<0.001$). El número de frutos producidos en los tratamientos de polinizaciones manuales en *S. iodantha* fue mayor en la polinización cruzada, sin embargo no fue significativamente diferente al tratamiento de autopolinización, mientras que el menor número se registró en la polinización mixta. Por otro lado, en *S. mexicana* se presentó el caso contrario, ya que el número de frutos que se obtuvo en las polinizaciones mixtas fue mayor, lo que podría sugerir que a *S. iodantha* le afecta de manera más severa la mezcla de polen interespecífico. En los demás tratamientos (autopolinización y polinización cruzada) no se observó diferencias en la producción de frutos lo que sugiere que estas dos especies son autocompatibles (Fig. 12).

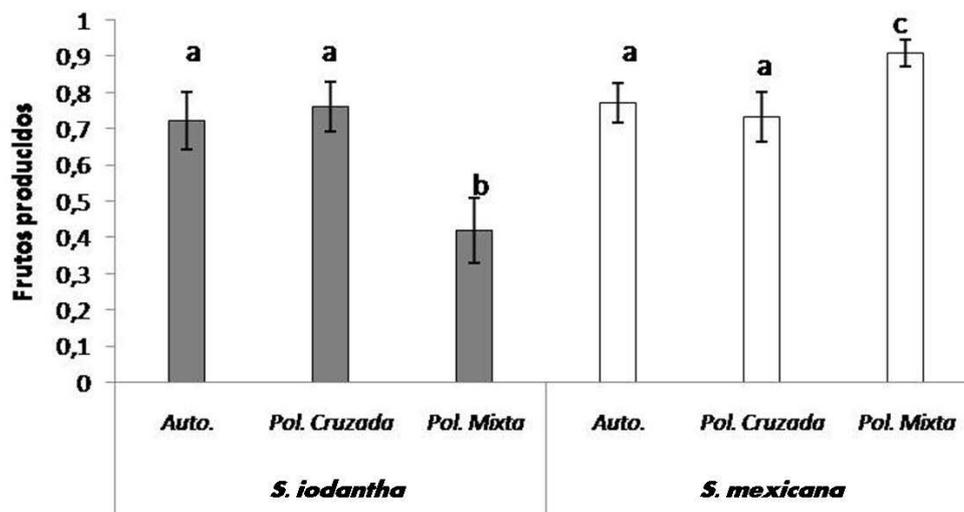


Fig. 12 Promedio del número de frutos (\pm e. e) producidos en los tres tratamientos de polinizaciones manuales realizados en las dos especies de *Salvia*. Auto= Autopolinización, Pol. Cruzada= Polinización Cruzada, Pol. Mixta= Polinización Mixta. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$).

Los diferentes tratamientos de polinización manual para las dos especies de *Salvia* presentaron diferencias significativas ($F_{5,132}= 5,15$; $p<0.05$) en la producción de

semillas. El tratamiento de autopolinización en *S. iodantha* produjo un número mayor de semillas, y éste fue significativamente diferente al de todos los demás tratamientos. Por otro lado, el tratamiento de polinización cruzada en *S. mexicana* produjo el mayor número de semillas, mientras que en el tratamiento de polinización mixta se encontró el menor número de semillas producidas para las dos especies de *Salvia* (Fig. 13).

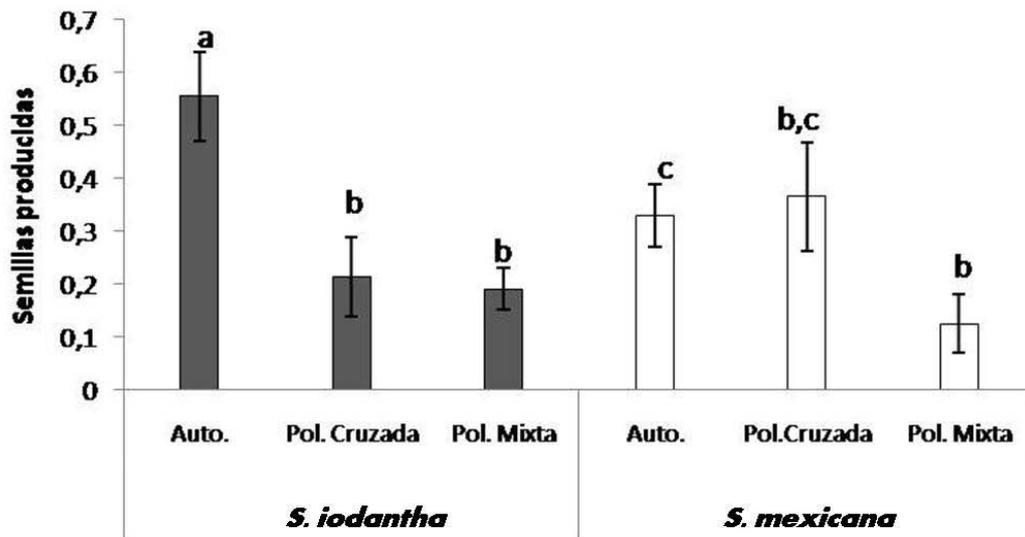


Fig. 13. Promedio del número de semillas (\pm e.e) producidas en los tres tratamientos de polinizaciones manuales realizados en las dos especies de *Salvia*. Auto= Autopolinización, Pol.Cruzada= Polinización Cruzada, Pol. Mixta= Polinización Mixta. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

DISCUSIÓN

Se ha reportado que la floración sincrónica es un mecanismo para maximizar la atracción de los polinizadores (Schemske 1981, Thomson 1982, Feinsinger *et al.* 1986), teniendo la desventaja de promover mezcla de polen al visitar flores de especies diferentes de forma consecutiva. Las plantas responden a este dilema expresando diferentes estrategias que les aseguran el éxito reproductivo, promoviendo: a) la separación espacial del polen en el cuerpo de los polinizadores evitando mezclas de polen interespecífico (diferente arquitectura floral), o bien, b) la separación de las distintas especies visitantes mediante la manipulación de las recompensas florales (Murcia y Feinsinger 1996). En las especies estudiadas pudimos detectar algunos mecanismos que pueden mitigar estos daños maximizando las tasas de visita y de polinización.

Néctar. En general, los resultados muestran que los valores promedio de la producción y concentración de néctar obtenidos son cercanos a los que han reportado para otras especies del mismo género, y que igualmente son polinizadas por colibríes (Lara y Ornelas 2001). Esto confirma que las dos especies de *Salvia* estudiadas actúan como un recurso importante para las especies de colibríes en el periodo de floración de invierno en la Estación Científica Las Joyas (ECLJ).

Se ha sugerido que la producción de néctar es un factor determinado genéticamente (Feinsinger 1987), sin embargo las condiciones microclimáticas alrededor de la flor también influyen sobre este parámetro (Corbet *et al.* 1979). En las flores de *Salvia mexicana* y *Salvia iodantha* las tasas de producción de néctar fueron muy variables entre condiciones vecindario, indicando una gran plasticidad con respecto a esta característica. En condiciones aisladas *S. mexicana* produce mucho más néctar

que *S. iodantha*, esta diferencia en la zona de estudio, podría estar relacionada con las condiciones ambientales de los parches, ya que el parche de *S. mexicana* se encuentran al lado de un arroyo donde la humedad es alta y puede estar influenciado el volumen de néctar. Por otro lado, el parche monoespecífico aislado de *S. iodantha* se encuentra a una altitud mayor y predominan las bajas temperaturas lo que podría disminuir la producción de néctar de la planta (Baker 1975). De hecho, algunas características morfológicas de las flores pueden influir sobre las tasas de producción, atrapando el aire húmedo de la transpiración de la flor y evitando la evaporación. De esta forma, los gradientes locales de humedad, altitud y temperatura de los diferentes parches pueden intervenir directamente en el volumen de néctar acumulado de las flores de *S. mexicana* y *S. iodantha* en la ECLJ.

En relación con la concentración de néctar de *S. mexicana* y *S. iodantha* en las diferentes condiciones de vecindario se encontraron diferencias significativas entre ellos. Mientras que en los parches aislados *S. mexicana* produce néctar ligeramente más concentrado, en la misma condición *S. iodantha* produce néctar más diluido aunque en menor cantidad. Sin embargo para *S. iodantha* el producir néctar bajo estas características con concentraciones bajas de 20-25% se consideran óptimas para colibríes (Baker 1975, Pyke y Waser 1981), asociado con el color rojo de sus flores, es suficiente atractivo para los colibríes y forma parte de las estrategias para aumentar su frecuencia de visitas. (Pflum 1985, Cnaani *et al.* 2006). Asimismo, es interesante observar que mientras *S. mexicana* y *S. iodantha* crecen juntas en parches mixtos secretan néctar de concentraciones diferentes. *S. mexicana* produce néctar muy concentrado (alrededor del 30%) que se ha citado como óptimo para las abejas. A pesar de que el producir néctar de características particulares en cuanto a concentración y volumen representa un costo para las plantas, se asume que el beneficio que obtienen en

términos del éxito reproductivo es mayor (Thomson 1982). Particularmente en estos parches mixtos, el alimento puede estar constituido por agregaciones de varias especies de plantas con flor, por lo que los consumidores muestran preferencias por ciertos tipos de flores. La base para esta preferencia puede ser la calidad del alimento ofrecido por cada especie de planta. No obstante, aun cuando *S. mexicana* produce néctar muy concentrado, recibe visitas por parte de los colibríes de la zona debido a que cuando una población de plantas es muy grande y el néctar se acumula en las flores, los colibríes pueden convertirse en visitantes asiduos e incluso defender territorios de plantas que no cumplen con todas sus preferencias (Castellanos *et al.* 2003).

Frecuencia de Visitas. La calidad del recurso de los parches preferidos no es constante, por lo que los colibríes evalúan constantemente si las condiciones del parche o vecindario son las óptimas para seguir explotándolo, defendiéndolo, o simplemente para decidir por cuánto tiempo quedarse en él, con el fin de maximizar la tasa de ganancia de energía en cada sesión de forrajeo. A esta estrategia de evaluación se le conoce también como la teoría del forrajeo óptimo en el modelo de parches (Stephens y Krebs 1986).

Se observó una mayor frecuencia de visitas a *S. iodantha* junto con el mayor número de visitantes en los parches mixtos que estuvieron conformados por al menos otras cuatro especies de plantas más, que también ofrecieron recompensas a sus visitantes. Esta disponibilidad del recurso (flores) se considera un factor importante que puede determinar el tipo y frecuencia de un visitante así como su conducta de forrajeo, lo que define cómo los visitantes explotan el recurso (Feinsinger 1976). Lo anterior es un patrón esperado, ya que la mayoría de los polinizadores procuran visitar individuos floreciendo juntos o en parches en secuencia, como un resultado de la limitación de energía (Harder 1998). Sin embargo, Stiles (1976, 1980) propone que lo importante en

la selección de las plantas que utilizan los colibríes es la cantidad y calidad del néctar, lo cual repercute directamente en la eficiencia de extracción del mismo. En el presente estudio, las flores de *S.iodantha* visitadas con mayor frecuencia tuvieron néctar relativamente más diluido, lo que está acorde con el patrón general (Stiles y Freeman 1993). Por lo tanto, un néctar diluido promueve que el colibrí deba visitar varias flores para satisfacer su requerimiento energético y de esta manera la planta tiene mayor probabilidad de ser polinizada (Bolten y Feinsinger 1978).

En el caso de *S. mexicana*, que se encontraba también de manera abundante en los parches mixtos pero que recibió menos visitas por parte de los colibríes hay que considerar lo planteado por Stiles (1976) sobre la jerarquía de preferencia de los colibríes: factores energéticos sobre estímulos de sabor. Esta especie de planta posiblemente representa una porción substancial de los requerimientos energéticos e hídricos de los colibríes; como un complemento de una buena oferta de néctar con el azúcar preferido por estos visitantes (Stiles 1976, Meléndez *et al.* 1997). Lo anterior sugiere que, mientras *S. mexicana* se encuentre creciendo en simpatria con *S. iodantha*, solo será visitada como un recurso alternativo.

Por otro lado cuando *S. iodantha* y *S. mexicana* crecen separadas en parches aislados, a las dos las visitan menos especies de colibríes y reciben menos número de visitas ya que al no encontrar una recompensa abundante los polinizadores dedican menos tiempo a explotar flores dentro de las poblaciones de parches con pocas recompensas (Peakall y Beattie 1996). La baja tasa de visitas en poblaciones separadas puede deberse a la dificultad de las dos especies de *Salvia* en mantener el interés de los polinizadores cuando se encuentran con un número reducido de flores (Peakall y Beattie 1996, Johnson *et al.* 2003) lo que conduce a una disminución de la disponibilidad de los polinizadores (Alexandersson y Agren 1996, O'Connell y Johnston 1998).

Aunque la baja densidad usualmente tiene un efecto negativo en el éxito de la polinización o en la producción de frutos y semillas (Kunin 1993, Bosch y Waser 1999, Kirchner *et al.* 2005), se ha propuesto que plantas creciendo en poblaciones dispersas aisladas pueden tener una distancia de dispersión de polen relativamente más larga, comparada con aquellas creciendo en poblaciones densas (Morris 1993, Stacy *et al.* 1996). Incluso, aunque los parches pequeños y aislados reciben pocos colibríes estando limitados por polinizadores, las dos especies de *Salvia* podrían obtener otros beneficios relacionados con la competencia, la dispersión del polen o la reducción de la depredación de semillas y la herbívora. De la misma forma, las escasas visitas a flores en parches aislados podrían justificarse como un beneficio alternativo para los colibríes que las visiten, debido a la oferta alterna de néctar por flor (Farji-Brener 1991).

Transporte de polen. Aparentemente, el sitio donde el polen es depositado en los polinizadores y recogido por el estigma está influenciado por la arquitectura de la estructura reproductiva de las flores; en particular la ubicación exacta de las anteras y del estigma. Por lo tanto, en especies de plantas con arquitecturas sexuales divergente, se espera que la transferencia de polen sea menos interespecífica que en plantas con una arquitectura sexual similar (Murcia y Feinsinger 1996).

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que el solapamiento en el depósito de polen entre *S. mexicana* y *S. iodantha* disminuye parcialmente ya que el transporte de polen se lleva a cabo de manera diferencial desde la parte media y base del pico hasta la cabeza de los polinizadores. De esta manera, *S. mexicana* distribuye el polen en la mayoría de los colibríes a lo largo de la parte apical y la base del pico; mientras que *S. iodantha* lo hace en la frente y cabeza de los estos. El resultado de esta separación espacial es un menor solapamiento de las cargas de polen, por consiguiente, esto produce una menor interferencia entre los procesos reproductivos de *S. mexicana* y

S.iodantha (Campbell *et al.* 1994). Debido a este comportamiento, aun cuando *S. mexicana* y *S. iodantha* comparten polinizadores, la transferencia de polen interespecífico y las consecuencias negativas de crecer en mezcla con otras especies de plantas pueden verse reducidas (Feinsinger 1983, Waser y Price 1983, Armbruster *et al.* 1994).

Es importante señalar que aun cuando en las fotografías digitales se observa una gran cantidad de polvo fluorescente dispuesto sobre el pico de los colibríes, al momento de tomar las muestras de las cargas de polen no se encontró polen abundante sobre los picos. Lo anterior podría deberse al hecho de que la cantidad de polen dispuesta en la parte media y apical del pico está condicionada por el hábito de limpieza de los colibríes (Grant y Grant 1968).

Aun cuando en este trabajo no se evaluaron cuantitativamente las diferencias en la arquitectura floral de las dos especies estudiadas visiblemente se relacionan con distintos síndromes de polinización. El pétalo inferior de *S. mexicana* es claramente más ancho que el de *S. iodantha* lo cual concuerda con un síndrome de polinización por abejas (melitofilia), ya que este tipo de pétalo o labio inferior sirve a las abejas o abejorros como plataforma de aterrizaje y soporte mientras forrajea, aunque en *S. mexicana* es débil para soportar tal peso. Otra característica es el proteger de un posible robo de polen a las tecas, embolsándolas con el labio superior (Castellanos *et al.* 2003). En el caso de *S. iodantha*, el tener una corola larga y angosta reduce las vistas por abejas aunque podría favorecer el robo de néctar por las mismas. Igualmente, estas características mejoran el ajuste morfológico con la ejerción de las anteras, aumentando la precisión en la depositación del polen sobre la cabeza del colibrí (Claßen-Bockhoff *et al.* 2004). Los dos tipos florales ilustran claramente el alcance morfológico funcional de las flores y los estambres, particularmente para el género *Salvia* (Waser y Claßen-

Bockhoff 2006). Incluso se ha propuesto que la presencia del mecanismo de balancín provee beneficios en términos de un aumento en la adecuación (Claben-bockhoff *et al.* 2004b; Westerkamp y Claben-Bockhoff 2007) ya que asegura la depositación precisa del polen y se convierte en una herramienta efectiva en el mantenimiento del aislamiento reproductivo entre especies simpátricas (Ramamoorthy y Elliott 1998, Claßen-Bockhoff *et al.* 2004). No obstante a lo anterior, los resultados obtenidos muestran que en especies como *S. mexicana* donde el mecanismo de balancín está completamente activado, la depositación del polen no parece ser en un mismo sitio. Aparentemente, la depositación es imprecisa debido a un “efecto de untado”, incrementado por la orientación diagonal de la teca que provoca que una gran parte del pico de los polinizadores sea espolvoreado con polen (Waster y Claßen-Bockhoff 2006). Es importante mencionar que el efecto de “untado del polen” también puede contribuir a una transferencia exitosa. Particularmente para *S. mexicana*, el tejido receptivo es pequeño y está restringido a la punta del lóbulo inferior de la superficie estigmática, por lo tanto la oportunidad de ser directamente polinizada incrementa con el tamaño del área de la carga del polen en las aves visitantes (Fernández 2008). Aunado a lo anterior, Armbruster y colaboradores (1994) indicaron que la medida de separación en la colocación de polen de dos especies simpátricas puede ser tan pequeña como 2 mm, y aun así daría lugar a un flujo de polen eficazmente segregado.

Por otra parte *S. iodantha* pertenece al grupo de *Salvias* que se caracterizan por una falta de movimiento del mecanismo de balancín en las cuales el polen es libremente accesible. El tubo de la flor es a menudo más largo y estrecho forzando al colibrí a introducir el pico en la flor en una posición específica en donde toque la teca con la cabeza, como se pudo observar en las fotografías digitales. Estas características corresponden a un síndrome de polinización ornitófila (Castellanos *et al.* 2003), debido

a que la excursión de los estambres de *S. iodantha* impide un contacto efectivo en el caso de agentes visitantes como lepidópteros o himenópteros.

Las aves han sido consideradas como polinizadores más efectivos que las abejas, debido a que no colectan polen y cubren distancias más largas (Thomson *et al.* 2000). Además se considera que las plumas son un medio óptimo de transferencia de polen (Faegri y Van der Pijil 1979, Johnsgard 1983, Arizmendi *et al.* 1996) lo que significa una ventaja el depositar el polen sobre la cabeza del colibrí y no sobre el pico liso de estos (Wester y Claßen-Bockhoff 2006).

Todas estas ventajas indican la existencia de una fuerte presión de selección por parte de los visitantes sobre las características de las plantas, sin que por esto exista una fuerte restricción de visitas por parte de los colibríes hacia un tipo específico de flor. Por lo tanto, se reconoce entonces el oportunismo ocasional en el comportamiento de forrajeo de los colibríes, que se ve reflejado en visitas a flores "no-ornitófilas", o en visitas donde no hay transferencia de polen, o donde la transferencia es inadecuada.

Preferencias florales. La interacción mutualista colibrí-planta, implica adaptaciones orientadas desde el punto de vista de la planta a encontrar el transporte de polen óptimo, y desde el punto de vista del colibrí a tener una fuente de néctar óptima (Stiles 2000).

Los resultados obtenidos demostraron un patrón de correspondencia de mayor intensidad de uso de un recurso floral por parte de algunas especies de colibríes. Así, el análisis ordenó grupos de plantas y de colibríes, lo que permitió visualizar las principales asociaciones planta-colibrí existentes en los sitios de estudio, logrando reconocer dos grupos de plantas de acuerdo con el uso que los colibríes hicieron de éstas. Se observó en el primer grupo a tres especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Selasphorus platycercus* y *Selasphorus rufus*) asociados cercanamente con *S. iodantha*

sin importar el vecindario floral ya sea aislado o mixto. Esta relación se hace especialmente valiosa ya que precisamente estas tres especies de colibríes fueron los que más visitaron a *S. iodantha*, e incluso defendieron parches de esta especie. Lo anterior sugiere que existe una interacción más fuerte, en donde la intensidad de uso define la competencia entre las diferentes especies de colibríes (Carpenter 1987). Para que un territorio sea defendido tiene que ofrecer una ganancia en términos de energía, es decir, que el equilibrio entre la energía que se ganará al tener uso exclusivo o preferencial del recurso y la energía gastada en la defensa del parche, debe ser positivo (Stiles y Wolf 1970).

Por lo tanto los colibríes pueden decidir defender o no un recurso o incluso cambiar su técnica de forrajeo de acuerdo con la oferta de néctar disponible (Gass y Sutherland 1985), Particularmente, especies como *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus rufus* tienden a ser territoriales dependientes de la densidad de los parches, en especial en parches mixtos que les proporcionan el alimento óptimo para mantener sus altos requerimientos energéticos (Carpenter *et al.* 1983, Lara 2006, Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008).

Otra especie fuertemente relacionada con *S. iodantha* fue *Selasphorus platycercus* que defendió y estableció su territorio en parches pequeños y aislados de esta planta, este comportamiento se debe a que se considera una especie territorial pasiva que no explota el ambiente al que es enfrentada más de lo necesario; es decir, no tomará el riesgo de buscar otra opción cuando finalmente ha elegido y localizado un recurso (Gómez *et al.* 2013).

En relación a *S. mexicana*; una especie territorial que la visitó fue *Lampornis amethystinus*, considerada una especie típica de bosques (Arizmendi 2001). Es importante mencionar que independientemente del tipo de ambiente y de las especies de

plantas que utiliza, esta especie de colibrí comúnmente es asociada con otros recursos importantes como los artrópodos (Lara y Ornelas 1998) especialmente aquellos que se encuentran en las copas de los árboles (Stiles 1995, Schuchmann 1999). No obstante, se ha reportado que cuando el recurso floral disminuye, esta especie puede moverse hacia otros ambientes y establecer rutas de forrajeo (Lara 2006). Sin embargo, a pesar de esta movilidad, *L. amethystinus* ha mostrado preferencias a los bordes de bosques mesófilo y ambientes más húmedos, representando los mejores lugares para obtener energía de las flores. En este trabajo *L. amethystinus* se observó defendiendo *S. mexicana* de otros individuos de la misma especie solo en parches monoespecíficos aislados con características ambientales similares con las ya descritas como de su preferencia ya que se encuentra justo en uno de los bordes del bosque de pino de la ECLJ y de un arroyo por lo cual la afluencia de insectos fue alta.

El análisis también reveló que *Eugenes fulgens* tuvo un comportamiento muy flexible respecto al uso de los recursos florales en la reserva, confirmando una asociación más estrecha con bosques de pino y de pino-encino (Stotz *et al.* 1996). Finalmente el resto de las especies de colibríes de la ECLJ muestran un uso de los recursos florales comunes a toda la comunidad, sin mostrar fuertes relaciones con recursos "exclusivos" y la mayoría de las plantas son usadas por la mayor parte de las especies de colibríes. Las flores de *Salvia* constituyen recursos comunes y fundamentales para la comunidad de troquílidos, indicando que determinadas especies de colibríes pueden ser bastantes plásticas con respecto al uso de los recursos en la ECLJ.

Es importante resaltar que el conjunto de recursos disponibles para colibríes dentro la ECLJ presentó variaciones en características florales como abundancia, tamaño, forma y color; registrándose flores que se adaptan a los síndromes de

polinización ornitófila, lepidopterófila o melitófila y otras que no se ajustan totalmente a un síndrome (ver Faegri y Van der Pijil 1979). Además, la variación espacio-temporal en la abundancia de los recursos (total de los recursos en los sitios) y su disponibilidad (la frecuencia con la que un individuo podían acceder a él por localización o por la interacción con otras especies), pudieron haber influenciado y determinando la estructura de los roles ecológicos relacionados con la conducta de forrajeo (Dupont *et al.* 2003).

Es decir, el tipo de parche influye sobre la composición de la comunidad de los polinizadores, encontrando que la mayor diversidad y riqueza específica de colibríes se encontró en los parches mixtos (Almeal y San Campus) y estuvieron relacionadas con la heterogeneidad del sitio, lo cual representó a nivel comunitario la mayor oferta energética para las aves. Lo anterior se corroboró observando una mayor mezcla en las cargas de polen de estos sitios, lo cual podría derivar en una relación negativa entre la abundancia de flores interespecíficas y el éxito reproductivo por la generación de mezcla. Si las flores interespecíficas acompañantes en estos parches resultan ser más atractivas para los colibríes puede ocurrir un aumento en la transferencia de polen interespecífico si los polinizadores visitan especies diferentes durante la misma sesión de forrajeo (Galen y Gregory 1989, Brown *et al.* 2002). Sin embargo, en el caso de *S. iodantha* las cargas de polen demostraron que tanto en los parches mixtos como en los parches aislados la cantidad de polen de esta planta superó la cantidad de polen interespecífico. Lo anterior significa que la comunidad de colibríes prefirió explotar intensamente el recurso que representan las flores de *S. iodantha*, aun por encima de la variedad de recursos que se encontró en los sitios mixtos. Esta preferencia podría deberse a la rentabilidad energética que representa el néctar en las flores disponibles de esta especie como un elemento importante para su elección por parte de los colibríes,

donde al parecer la calidad del néctar, facilidad de extracción, y disponibilidad del recurso puede ser determinante en el transporte de polen entre flores (Wolf *et al.* 1976; Stiles 1981).

En relación con los resultados de la proporción de polen transportado, el polen de *S. iodantha* superó por mucho la cantidad de polen ajeno, y se observó una relación positiva entre la abundancia de flores compatibles y una proporción abundante de polen de *S. iodantha* en los parches aislados. Esto sugiere una mayor disponibilidad de polen compatible en el parche aumenta la probabilidad de una transferencia exitosa, debido a una mejor calidad de las visitas. Stehlik y colaboradores (2006) considera que la efectividad de una visita se debe al aumento en la cantidad de polen compatible y a una mayor disponibilidad de este en un parche determinado que pueda ser depositado en el estigma.

Por el contrario, en el caso de *Salvia mexicana*, el polen ajeno fue mucho más abundante en todos los parches tanto en crecimiento aislado monoespecífico, como en los parches de crecimiento mixto. Sin embargo, los resultados obtenidos podrían estar sesgados por el hábito de limpieza de los colibríes, ya que como se observó en el experimento del lugar de depósito de polen, *S. mexicana* deposita su carga sobre el pico de la mayoría de los colibríes y como se menciono anteriormente la toma de muestras de polen en esta zona fue escasa. De acuerdo con Feinsinger y colaboradores (1986) y Murcia y Feinsinger (1996), el polen ubicado en esta zona es susceptible a pérdidas, por lo que no podemos asegurar que exista una discriminación por parte de los colibríes hacia *S. mexicana*, sobre los demás recursos florales. Aunado a lo anterior la frecuencia de visitas registradas reflejan que *S. mexicana* es un recurso muy solicitado por algunas especies de colibríes.

Con respecto a los colibríes visitantes, la abundancia de granos de polen transportados por especie mostró relación con la diversidad alimentaria de cada uno, ya que las cargas de polen transportadas por individuo variaron a nivel interespecífico e intraespecífico. Las especies ruteras fueron más generalistas, con una dieta más diversa, fueron vectores de una mayor variedad de granos de polen, debido a que al visitar un conjunto más amplio de plantas, aumentan las probabilidades de visitar flores cuya producción de polen puede ser abundante. Por lo tanto, coincidiendo con lo propuesto por Stiles (1985), el transporte de una mayor diversidad y cantidad de granos de polen por parte de las especies de colibríes de la ECLJ tiene relación con su estrategia de forrajeo.

Como ya se mencionó antes, la estrategia de forrajeo de los colibríes por el néctar no es estática. Comparando nuestros resultados con los de otro estudio hecho en el mismo sitio por Rodríguez-Flores (2009) se puede observar que algunas especies de colibríes cambiaron su estrategia de forrajeo al explotar sus recursos alimenticios. *Hylocharis leucotis* en el 2009 realizó la mayoría de las visitas a *Salvia iodantha* como ruterero, mientras que en nuestro estudio fue una de las tres especies que más visitó y defendió los parches de *S. iodantha* de forma territorial. Las muestras de polen revelan una mezcla de polen abundante de *S. iodantha* con polen de otras especies de plantas. La variación en el comportamiento de esta especie ha sido reportada también por Lara (2006) en el Parque Nacional La Malinche, en donde se comporta fuertemente como territorial en parches abundantes de *Panstemon roscus* y *Bouvardia ternifolia*, mientras que en agregaciones menos abundantes de estas mismas especies de plantas que además se encuentra dispersas y aisladas se comporta como ruterero y Schuchmann (1999) considera a *Hylocharis leucotis* una especie generalista y ruterera tolerante a los cambios en el hábitat.

En el caso de *Lampornis amethystinus*, se registró como territorial abundante en parches monoespecíficos aislados de *S. mexicana*, sin embargo en las cargas de polen se observó que había mezcla con polen de otras plantas diferentes a las que se encontraban en los sitios monoespecíficos aislados, aunque casi siempre en igual proporción lo cual podría estar sugiriendo que esta especie de colibrí visita las mismas plantas de manera regular permaneciendo en el mismo sitio por largo tiempo. Este comportamiento concuerda con el reportado por Rodríguez-Flores (2009) y ha sido explicado como una respuesta a la heterogenidad de los hábitats, a la disponibilidad de los recursos y la competencia con otros visitantes (Schondube *et al.* 2004, Lara 2006).

Al igual que lo encontrado por Rodríguez-Flores (2009) *Selasphorus rufus* defendió sitios con flores abundantes aun cuando se tratara de sitios o parches monoespecíficos aislados comportándose como territorial en la mayoría de las visitas. En este trabajo se pudo observar en base a frecuencia de visitas y las cargas de polen una preferencia de esta especie hacia *S. iodantha* sobre *S. mexicana*. Es necesario mencionar que la mayoría de los individuos registrados de esta especie fueron hembras, esta misma situación fue anteriormente observada por Rodríguez-Flores (2009) y Schondube (2004), quienes sugieren una segregación altitudinal entre sexos dada por el establecimiento de territorios a bajas altitudes por parte de los machos adultos, incluso se ha sugerido que este comportamiento está relacionado con el desempeño aerodinámico de los individuos (Stiles *et al.* 2005).

En el caso de especies como *Eugenes fulgens*, *Atthis heloisa*, *Colibri thalassinus* y *Stellula calliope* solo se les observó alimentarse como ruteros en agrupaciones de plantas que se encuentran dispersas y que presentaron pocas flores; y en algunos casos llegaron a visitar las flores de las orillas de parches defendidos por otras especies de colibríes territoriales. Esto se vio reflejado en las cargas de polen ya que presentaban

una mayor mezcla de polen con altas porciones de polen diferente al de las plantas estudiadas.

Desde el punto de vista de la planta la oportunidad de polinización se incrementa con la visita de colibríes territoriales. Estos son constantes polinizadores por que visitan poco otras plantas y por lo tanto transfieren mas granos de polen intraespecíficos que los colibríes ruteros. No obstante por esta misma razón, ellos contribuyen menos al flujo de genes entre diferentes poblaciones de plantas. Sin embargo es importante mencionar que tanto *S. mexicana* como *S. iodantha* son autocompatibles facultativas (Arizmendi *et al.* 1996), por lo que la explotación intensa por parte de especies territoriales no afecta a las poblaciones de estas dos especies de *Salvias* ya que estos colibríes son visitantes constantes que incrementan el movimiento del polen del mismo individuo entre las flores y el intercambio de genes se da dentro de los límites de la población (Wester y Claßen-Bockhoff 2006)

Aunque la relación entre algunas especies de colibríes y las especies de *Salvias* estudiadas pareciera estrecha, no se considera una interacción especializada ya que más bien la comunidad se comportó como una red amplia de interacciones generalistas, con algunas interacciones más fuertes dadas por la intensidad diferencial de uso de los recursos (Amaya-Márquez *et al.* 2001). Por lo tanto ninguna de las dos especies de *Salvias* estudiadas ni los colibríes observados son estrechamente dependientes uno del otro ya que estas plantas pueden ser polinizadas por diferentes especies de colibríes y estos a su vez son capaces de recibir néctar de otras especies de plantas (Wester y Claßen-Bockhoff 2006).

Éxito reproductivo. La baja producción de semillas en *S. iodantha* y *S. mexicana* en los tratamientos de polinización mixta podría deberse a varios factores de los que resaltan la generación de mezcla de polen, lo que podría sugerir que les afecta de

manera importante recibir granos de polen de diferentes especies. La importancia de la carga del polen en el éxito reproductivo no radica simplemente en el hecho de la polinización con la fecundación del óvulo ya que el tamaño de la carga en el estigma puede afectar el número y tamaño de las semillas producidas (Quesada *et al.* 1996). La calidad y cantidad de polen depositado sobre el estigma para la fecundación de los óvulos, puede limitar la producción de semillas dando lugar a la abscisión o absorción de óvulos, semillas o frutos (Ocampo *et al.* 2009).

Sin embargo, de manera general ambas plantas tuvieron una baja producción de semillas en todos los tratamientos y el control, para lo que podrían existir algunas explicaciones como la limitación de polen. Aunque Larson y Barrett (1999) indican que la limitación por polen es menos intensa en especies autocompatibles, como es el caso de las especies bajo estudio. Otra posible explicación a la baja producción en el número de semillas en las flores del tratamiento control podría deberse a la cantidad y calidad de la transferencia del polen por parte de las diferentes especies de colibríes visitantes, ya que las flores fueron embolsadas después de una sola visita hecha por los colibríes y Aximoff y Freitas (2010) han sugerido que se necesita más de una visita para alcanzar el máximo éxito reproductivo en algunas especies de *Salvia*. Otro factor importante que pudo influir en la producción de semillas, fue una manipulación deficiente en el tratamiento de la polinización manual.

CONCLUSIONES

- Cuando *Salvia iodantha* y *Salvia mexicana* florecen juntas en la ECLJ producen un volumen de néctar similar pero de diferente concentración, siendo el néctar de *S. iodantha* el más óptimo para colibríes.
- La abundancia en la frecuencia de visitas está influenciada directamente por la condición del vecindario floral.
- Cuando *S. iodantha* y *S. mexicana* se encuentran en el mismo vecindario floral, existe una marcada preferencia de visita por parte de algunas especies de colibríes hacia las flores de *S. iodantha*. Las especies de colibríes que registraron un número mayor de visitas a esta planta fueron *Hylocharis leucotis*, *Selasphorus platycercus* y *Selasphorus rufus* en orden de mayor a menor número de visitas
- Con base en el análisis de las cargas de polen, se logró reconocer el uso de 12 especies de plantas diferentes por parte de la comunidad de colibríes en la ECLJ durante el pico de floración de invierno.
- La diferente arquitectura floral de las especies de Salvias estudiadas determinó el lugar exacto de depósito de polen sobre el cuerpo de los visitantes, llevándose a cabo una transferencia de polen diferencial entre *S. iodantha* y *S. mexicana* desde la parte media del pico hasta la cabeza de los polinizadores.
- Aunque existe una transferencia de polen diferencial entre estas dos especies de *Salvias*, la producción de semillas de ambas especies se ve más afectada cuando crecen juntas en un vecindario floral mixto creciendo junto a otras especies.

LITERATURA CITADA

- Alexandersson R. y Ågren J. 1996. Population size, pollinator visitation and fruit production in the deceptive orchid *Calypso bulbosa*. *Oecologia* 107: 533-540
- Amaya-Marquez M., Stiles F. G. y Rangel-CII O. J. 2001. Interacción planta-colibrí en Amayuca (Amazonas, Colombia): Una perspectiva palinológica. *Caldasia* 23(1): 301-322
- Arizmendi M. C. 1994. Interacciones ecológicas múltiples: el caso de un sistema mutualista colibríes-plantas y el ladrón de néctar *Diglossa baritula* (Passeriformes: Aves). PhD thesis, CCH-Centro de Ecología, UNAM, México, D.F.
- Arizmendi M. C., Domínguez C. A., y Dirzo R. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two species. *Functional Ecology* 10: 119-127
- Arizmendi M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79: 997-1006
- Armbruster W. S., y McGuire A. D. 1991. Experimental assessment of reproductive interactions between sympatric *Aster* and *Erigeron* (Asteraceae) in interior Alaska. *American Journal of Botany* 78: 1449-1457
- Armbruster W. S., Edwards E. M., Debevec M. E. 1994. Character displacement generates assemblage structure of Western Australian triggerplants (*Stylidium*). *Ecology* 75: 315– 329
- Aximoff A. I. y Freitas L. 2010. Is pollen removal or seed set favoured by flower longevity in a hummingbird-pollinated *Salvias* species? *Annals of Botany*. 104: 413-419
- Beattie A. J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan Pacific Entomologist*. 47:82
- Baker H. G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbirds flowers. *Biotropica* 7: 37-41
- Bolten A. y Feinsinger P. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* 10: 307-309
- Bosch M. y Waser N. M. 1999. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae) *American Journal of Botany* 86: 871-879
- Brown B. J., Randall J. M. y Graham S. A. 2002. Competition for pollination between an invasive species (*Purple loosestrife*) and a native congener. *Ecology* 83: 2328-2336

- Bruno J. F., Stachowicz J. J. y Bertness M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18:119-125
- Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349
- Campbell D. R. y Motten A. F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563
- Campbell D. R. 1989. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334
- Campbell D. R., Waser N. M., Price M. V., Lynch E. A, y Mitchell R. J. 1991. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45: 1458-1467
- Campbell D. R., Waser N. M. y Price M. V. 1994. Indirect selection of stigma position in *Ipomopsis aggregata* via a genetically correlated trait. *Evolution* 48: 55-68
- Carpenter F. L., Paton D. C. y Hixon M. A. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant *Rufous Hummingbirds*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Physical Sciences* 80: 7259-7263
- Carpenter F. L. 1987. Food abundance and territoriality: to defend or not defend? *American Zoologist* 27: 387-399
- Carthew S. M. 1993. An assessment of pollinator visitation to *Banksia spinulosa*. *Australian Journal of Ecology* 18: 257-268
- Cnaani J., Thomson J. D. y Papaj D. R. 2006. Flower choice and learning in foraging bumblebees: Effects of variation in nectar volume and concentration. *Ethology* 112: 278-285
- Castellanos M. C., Wilson P. y Thomson J. D. 2003. Pollen transfer by hummingbirds and bumblebees, and the divergence of pollination modes in *Penstemon*. *Evolution* 57: 2742-2752
- Corbet S. A., Wilmer P. G., Beament J. W. L., Unwin D. M. y Prys-Jones E. 1979. Post secretory determinants of sugar concentration in nectar. *Plant Cell Environment* 2: 293-308
- Claßen-Bockhoff R., Wester P. y Tweraser E. 2003. The staminal lever mechanism in *Salvia* a review. *Plant Biology* 5: 33-41
- Claßen-Bockhoff R., Speck T., Tewease E., Wester P., Thimm S. y Reith M. 2004. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. homology reinvestigated. *International Journal of Plant Sciences*. 165: 475-498

- Dieringer G. 1992. Pollinator effectiveness and seed set in populations of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 79: 1018-1023
- Dupont Y. L., Hansen D. M. y Olsen J.M. 2003. Structure of a plant-pollinator network in the high altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Island. *Ecography* 26: 301-310
- Espejo S. A. y Ramamoorthy P. T. 1993. Revisión taxonómica de *Salvia* Sección *Sigmoideae* (Lamiaceae). *Acta Botánica Mexicana* 23: 65-102
- Faegri K. y Van del Pijil L. 1979. *The principles of Pollination*. Ecology. Oxford: Pergamon.
- Farji-Brener A. G. 1991. Forrajeo del colibrí *Selasphorus flammula* en relación con tamaños y distribución de parches florales. *Revista de Biología Tropical* 39: 169-172
- Feinsinger P. y Chaplin B. S. 1975. On the relationship wing disc load and foraging strategy in hummingbird. *American Naturalist* 96: 217-224
- Feinsinger P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological monographs* 46: 257-291
- Feinsinger P. y Colwell R. K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zoology*. 18: 779-795
- Feinsinger P. 1983. Coevolution and pollination. *En Futuyma D. J. y Slatkin M. (eds). Coevolution*, 282-310. Sinauer Associates Inc.
- Feinsinger P., Murray G. K., Kinsman S. y Busby H. W. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67: 449-464
- Feinsinger P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 285-319
- Feinsinger P., y Tiebout H. M. III. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. *Ecology* 72: 1946-1952.
- Fernández A. J. L. 2008. Estudios en Labiate- VI. Hibridación en el género *Salvia* en Colombia y su interés horticultural. *Caldasia* 30: 21-48
- Galen C. y Gregory T. 1989. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine wildflower *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 81: 120-123
- Ganeshiah K. N., Uma Shaanker R. y Shivashankar G. 1986. Stigmatic inhibition of pollen grain germination-its implication for frequency distribution of seed number in pods of *Leucanea leucocephala* (Lam) de Wit. *Oecologia* 70: 568-572

- Gass C. L. y Sutherland D. G. 1985. Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetic profitability and learning. *Canadian Journal of Zoology* 63(9): 2125-2133
- Grant K. y Grant V. 1968. Hummingbird and their flowers. Columbia University Press, New York, New York.
- Gómez R. L., Ortiz-Pulido R y Lara C. 2013. Sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en los colibríes *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*. *Huitzil* 14(1):7-16
- Hainsworth F. R. 1989. "Fas food " vs "haut cuisine": painted ladies, *Vanessa cardui* (L.), select food to maximize net meal energy. *Functional Ecology* 3: 701-708
- Handel S. N. 1983. Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. *Pollination biology*, 163-211
- Harder L. D. 1998. Choice of individual flowers by bumblebees: interaction of morphology, time and energy. *Behaviour* 104: 60-77
- Herrera C. M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248
- Hurlbert, A. H., Hosoi S. A., Temeles E. J. y Ewald P. W. 1996. Mobility of *Impatiens capensis* flowers: effect on pollen deposition and hummingbird foraging. *Oecologia* 105: 243-246
- Jardel E. J. 1992. Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Editorial Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Johnsgard P. A. 1983. The hummingbird of North America, Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Johnson S. D., Peter C. L., Nilsson L. A. y Ågren J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84: 2919-2927
- Kirchner F., Luijten S. H., Imbert E., Riba M., Mayol M., González-Martínez S. C., Mignot A. y Cola B. 2005. Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* 111: 130-142
- Kohn J. R. y Waser N. M. 1985. The effect of *Delphinium nelsonii* pollen on seed set in *Ipomopsis aggregate*, a competitor for hummingbird pollination. *American Journal of Botany* 72: 1144-1148

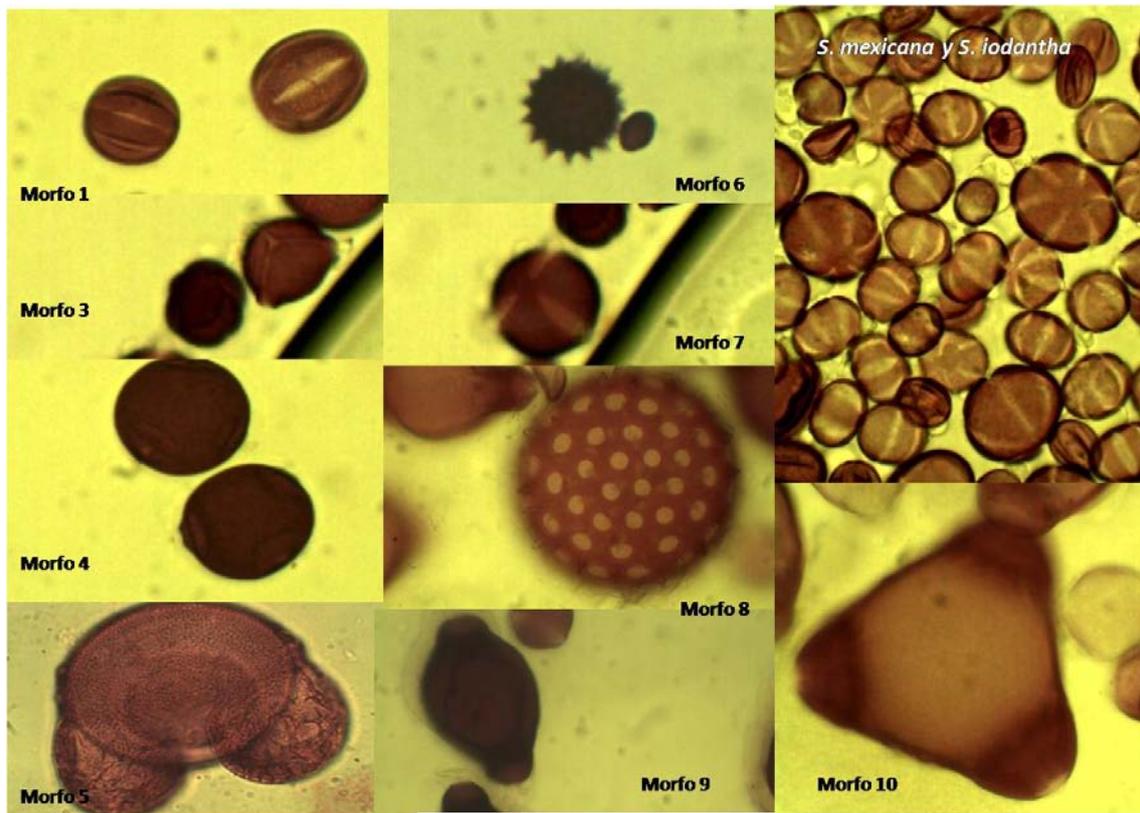
- Kunin W. E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behaviour effects on seed-set. *Ecology* 74: 2145-2160
- Lara C. y Ornelas J. F. 1998. Forrajeo de artrópodos por dos colibríes mexicanos en condiciones de aviario. *Ornitología Neotropical* 9: 41-50
- Lara C. y Ornelas J. F. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia* 128: 263-273
- Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23-29
- Larson B. M. H. y Barrett S. C. H. 1999. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 503-520
- Liede, S. 1994. Some observations on pollination in Mexican Asclepiadaceae. *Madroño* 41: 266-276
- Meléndez E. D., Campbell D. R. y Waser N. 1997. Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology* 78: 2532-2541
- Morris W. F. 1993. Predicting the consequences of plant spacing and biased movement for pollen dispersal by honeybees. *Ecology* 74: 493-500
- Murcia C. y Feinsinger P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: Effects of Floral Architecture. *Ecology* 2: 550-560
- Nilsson L. A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149
- Ocampo V. R., Barrera M. and Suarez R. G. 2009. Reproductive Biology of Mexican organo (*Lippia graveolens* kunth) in three exploitation conditions. *Agrociencia* 43: 475-482
- O'Connell L. M. y Johnson M. O. 1998. Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology* 79: 1246-1260
- Ortiz-Pulido R. y Vargas-Licona G. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancias de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical*. 19: 473-483
- Peakall R. y Beattie A. J. 1996. Ecological and genetic consequences of pollination by sexual deception in the orchid *Caladenia tentaculata*. *Evolution* 50: 2207-2220
- Pellmyr O., y Thompson, J. N. 1996. Sources of variation in pollinator contribution within a guild: the effects of plant and pollinator factors. *Oecologia* 107: 595-604

- Pettersson M. W. 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology* 79: 591-604
- Pyke G. H., y Waser N. M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbirds and honeyeater flowers. *Biotropica* 13: 260-270
- Pflum W. 1985. Influence of nectar-supply rate on the number of flowers visited by a honeybee on each collecting flight. *Oecologia* 66: 207-210
- Quesada M., Winsor J. A. y Stephenson A.G. 1996. Effects of pollen competition on progeny performance in a heterozygous cucurbit. *America Naturalist* 142: 694-706
- Ramamoorthy T. P. y Elliott M. 1998. Lamiaceae de México; diversidad, distribución, endemismo y evolución. *En* Ramamoorthy T. P., Bye R., Lot A., Fa J (eds) *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología Universidad nacional Autónoma de México, pp. 501-526
- Ramamoorthy T. P. 2001. *Salvia* L. *En* Flora fanerogámica del Valle de México, G. Calderón de Rzedowski y J. Rzedowski (eds). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán, pp. 632-644.
- Rathcke B. J. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In L. Real (eds) *Pollination biology*. Academic, Orlando, pp. 305-329
- Rodríguez-Flores C. I. y Stiles F. G. 2005. Análisis eco morfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaetorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana* 3: 7-27
- Rodríguez-Flores C. I. 2009. Dinámica de las estrategias de forrajeo por néctar en colibríes (aves Trochilidae) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán Jalisco México) Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 76
- Schemske D. W. 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. *Biotropica* 12: 169-181
- Schemske D. W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bees pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946-954
- Schondube J. E., Contreras-Martínez S., Ruan-Tejeda I., Calder W. A. y Santana E. 2004. Migratory Patterns of the Rufous Hummingbirds in Western Mexico *En* Nabhan G. P. (eds). *Conserving migratory pollinators and nectar corridors in Western North America*. Arizona-Sonora Desert Museum, pp. 80-95 The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, E.U.A.
- Schuchmann K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds), pp. 468-680. *En* Del Hoyo J., Elliot A. y Sargatal J. (eds). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 5. Barn-owls to hummingbirds. Lynx, Barcelona, España.

- Stacy E. A., Hamrick J. L., Nason J. D., Hubbell S. P., Foster R. B. y Condit R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *American Naturalist* 148: 275-298
- Stehlik I., Caspersen P. J., Barrett C. H. S. 2006. Spatial ecology of mating success in a sexually polymorphic plant. *Proceeding the Royal of Society. Biological Sciences.* 273: 378-394
- Sukhada K. y Jayachandra. 1980. Pollen allelopathy a new phenomenon. *New Phytologist* 84: 739-746
- Stephens D. W. y Krebs J. R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Stiles F. G. y Wolf L. L. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk* 87: 467- 491
- Stiles F. G. 1976. Taste preferences, color preferences and flower choice in hummingbirds. *The Condor* 78: 10-26
- Stiles F. G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest community. *Ibis* 122: 322-343
- Stiles F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323-351
- Stiles F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 36: 757-787
- Stiles F. G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor* 97: 853-878
- Stiles F. G. y Freeman C. E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191-205
- Stiles F. G. 2000. Evaluando la disponibilidad y el uso de los recursos florales para los colibríes. *En Aguirre (eds). Memorias del Ier. Congreso Colombiano de Botánica.* Abril 26-30/ 1999. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá, Colombia.
- Stiles F. G., Altshuler D. L. y Dudley R. 2005. Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbird species. *The Auk* 122(3): 872-886
- Stotz D. F., Fitzpatrick J. W., Parker III T. A. y Moskovits D. K. 1996. Neotropical birds ecology and conservation. The University of Chicag, Chicago, EEUU.

- Thomson J. D. 1982. Patterns of visitation by animal pollinators. *Oikos* 39: 241-250
- Thomson, J. D. 1986. Pollen transport and deposition by bumble bees in *Erythronium*: influences of floral nectar and bee grooming. *Journal of Ecology* 74: 329-341
- Thomson J. D., Wilson P., Valenzuela M. y Malzone M. 2000. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. *Plant Species Biology* 15: 11-29
- Waser N. M. 1978a. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934-944
- Waser N. M. 1978b. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia*. 36: 223-236
- Waser N. M. y Price, M. V. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interactions. *En* Jones, C. E. y Little, R. J. (eds). *Handbook of experimental pollination biology*. pp. 342-359. Scientific and Academic Editions, New York, N.Y.
- Waser N. M. y Fugate M. L. 1986. Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*. 70: 573-577
- Wester P. and Claßen-Bockhoff R. 2006. Bird pollination in South African *Salvia* species. *Flora. Plant Systematics and Evolution*. 257: 133-146
- Wester P. y Claßen-Bockhoff R. 2007. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Annals of Botany* 100: 401-421
- Wolf L.L., Stiles F. G. y Hainsworth F.R. 1976. Ecological organization of a tropical highland community. *Journal of Animal Ecology* 45: 349-379
- Young H. J. y Stanton M. L. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71: 536-547

ANEXO1.



Anexo 1. Diferentes morfoespecies de granos de polen encontrados en las muestras tomadas a los colibríes.