



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto de la polinización sobre los patrones de
producción de néctar en *Echeveria gibbiflora***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Giovanna Michelle Maldonado Maldonado



**DIRECTORA DE TESIS:
Dra. Karina Boege Paré**

Ciudad Universitaria, Cd. de Mx., 2017



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno	1. Datos del alumno
Apellido paterno	Maldonado
Apellido materno	Maldonado
Nombre (s)	Giovanna Michelle
Teléfono	044 55 75 34 55 04
Carrera	Licenciatura en Biología
Número de cuenta	309276845
Universidad Nacional Autónoma de México	
Facultad de Ciencias	
2. Datos del tutor	2. Datos del tutor
Grado	Dra
Nombre (s)	Karina
Apellido paterno	Boege
Apellido materno	Paré
3. Datos del sinodal 1	3. Datos del sinodal 1
Grado	Dr
Nombre (s)	César Augusto
Apellido paterno	Domínguez
Apellido materno	Pérez-Tejada
4. Datos del sinodal 2	4. Datos del sinodal 2
Grado	M en C
Nombre (s)	Irene
Apellido paterno	Pisanty
Apellido materno	Baruch
5. Datos del sinodal 3	5. Datos del sinodal 3
Grado	Dra
Nombre (s)	Rocío
Apellido paterno	Santos
Apellido materno	Gally
6. Datos del sinodal 4	6. Datos del sinodal 4
Grado	Dra
Nombre (s)	Guadalupe Judith
Apellido paterno	Márquez
Apellido materno	Guzmán
7. Datos del trabajo escrito	7. Datos del trabajo escrito
Título	Efecto de la polinización sobre los patrones de producción de néctar en <i>Echeveria gibbiflora</i>
Número de páginas	27 páginas
Año	2017

Agradecimientos institucionales

A mi *Alma máter*, la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al proyecto PAPIIT-212314 por el financiamiento para la realización de este proyecto de investigación. Responsable: Dr. César Augusto Domínguez Pérez-Tejada

Al proyecto CONACyT 132404 por el financiamiento para la realización de este proyecto de investigación. Responsable: Dr. Juan Fornoni Agnelli y Mark Olson.

Agradecimientos personales

A la Dra. Karina Boege por recibirme como su estudiante y apoyarme con todo lo que fue necesario desde un inicio. Gracias por ayudarme a iniciar en la investigación con este maravilloso proyecto.

A los doctores del Laboratorio Interacción Planta-Animal (LIPA). A la Dra. Rocío Santos por las agradables pláticas que ampliaron mis conocimientos y contribuyeron en gran medida mi trabajo de tesis. Al Dr. César Domínguez por maravillarme con cada palabra y ayudarme a concretar mis ideas. Al Dr. Juan Fornoni por todos los consejos que me dio y por su ayuda para mejorar mis análisis.

Al M. en C. Rubén Pérez Ishiwara quien me apoyó en más de una ocasión más allá de lo que la obligación dicta. Gracias por el apoyo logístico y administrativo en la realización de este proyecto.

A la M. en C. Blanca Mejía por enseñarme todo lo que necesitaba en campo. Sin duda tu apoyo y consejo fue esencial.

A mis compañeros y amigos del LIPA les agradezco infinitamente todo el apoyo académico, las salidas a campo, las pláticas en la comida y todos los buenos momentos dentro y fuera del laboratorio. Gracias Sofía Ochoa, Xóchitl Damián y Guadalupe Andraca, por todas las preguntas que me han ayudado a responder, las admiro y aprecio más de lo que unas cuantas palabras escritas me permiten expresar. Gracias Paulina Zedillo y Sergio Soria por acompañarme en innumerables aventuras. Gracias Miguel Castañeda por mostrarme que los proyectos van más allá de la academia. Gracias Ania por escucharme y por ser mi colega nectaróloga. Gracias Inari Sosa, Emiliano Mora, Guadalupe Roldán, Víctor Taracena Roberto Rebollo, Oscar Dorado, Coni Maubecin, por su ayuda y por todo lo compartido, sin ustedes no hubiera sido lo mismo.

A Irvin Mendoza por haber sido mi compañero de campo. Tu apoyo y compañía incondicional durante la carrera y mi proyecto de tesis es invaluable.

A Mizza Maldonado por ayudarme a obtener mis datos durante el pico de floración. Gracias por soportar el sol, las largas horas en la REPSA y la escasa comida.

A Alí Segovia por tomar hermosas fotos de *Echeveria gibbiflora* en campo para mi trabajo.

A todos los que me apoyaron durante mi muestreo: Sergio Mendoza, Luis Silva, Teresa Hernández, Daniela Vivero, Sarai Juárez, Balam Ishiwara, Iván Ishiwara.

A mis amigos Patricio Juárez, Laura Sánchez, Thania Silva, Elizabeth Aldana, Alan Henestrosa, Alberto Carrasco (Marmota), Maru Matias, Alí Segovia, Yeimi Martínez y Graciela Carrillo. Gracias por acompañarme en cada momento de esta historia.

*A la Edad del Sol,
la mujer que más admiro y amo.
Sin ti no sería la mujer que hoy soy.*

*A mis padres y a mi familia,
quienes siempre me apoyaron y confiaron en mí.
Gracias por estar siempre conmigo en cada paso.*

*A mis profesores, quienes me brindaron las
herramientas para llegar hasta aquí.*

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Variación del néctar y sus causas	1
Efecto de la variación del néctar en la conducta del polinizador	2
Efecto de la conducta del polinizador en el éxito reproductivo de las plantas.....	3
La variación como una estrategia adaptativa ante los costos de la producción de néctar.....	3
OBJETIVOS PARTICULARES	5
HIPÓTESIS	5
MÉTODOS	6
Sitio de estudio	6
Sistema de estudio	7
Selección de individuos y tratamientos de polinización	8
Colecta de néctar	9
Estimación del éxito reproductivo	10
Análisis estadístico	10
RESULTADOS	10
Éxito reproductivo.....	10
Producción de néctar.....	11
Variación en la producción de néctar.....	13
Relación entre la producción de néctar y su variación.....	15
DISCUSIÓN	15
Producción de recompensa	16
Ajuste facultativo en la producción y variación intraindividual del néctar floral	17
Relación entre la producción de néctar floral y su variación	19
CONCLUSIONES Y	20
LITERATURA CITADA	21

RESUMEN

El néctar es una de las principales recompensas producidas por las angiospermas para atraer polinizadores, sin embargo su producción conlleva dos grandes desventajas: alto costo energético y mayor incidencia de autofecundación en plantas autocompatibles al promover mayor duración de la visita dentro de la inflorescencia o del individuo. Diversos autores han propuesto que la variación intraindividual del néctar podría ser una estrategia adaptativa a través de la cual las plantas podrían ahorrar recursos energéticos y manipular la conducta del polinizador para favorecer la entrecruza. Con el objetivo de evaluar si existe el ajuste facultativo en los patrones de producción de néctar que contrarresten dichas desventajas, se realizó un experimento de cruzas controladas y se midió la producción de néctar y su variación en *Echeveria gibbiflora* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Se realizaron tres tratamientos de polinización manual (autopolinización, polinización cruzada y sin polinización) que se compararon con un grupo control (polinización natural). En todos los grupos, se midió la producción de semillas y se determinó el volumen de néctar y la concentración de azúcar promedio y total, así como el coeficiente de variación (CV). Las plantas de *E. gibbiflora* con polinización natural produjeron entre 89.3% y 108.6% más néctar que las plantas bajo algún tratamiento, lo cual no afectó la producción de semillas. Esto sugiere que la especie es capaz de asignar más recursos a la producción de néctar sin comprometer otras funciones. Por otro lado, la producción de néctar y semillas fue similar entre los grupos de autopolinización y polinización cruzada, lo que sugiere que *E. gibbiflora* no ajusta facultativamente su producción de néctar en función del tipo de polinización. Además, se encontró una relación negativa y significativa entre la producción promedio de néctar por individuo y su CV en las plantas con polinización natural y sin polinización, lo que indica que aquellas plantas que producen mayor cantidad de néctar son menos variables. Estos resultados sugieren que la variación puede ser una estrategia para ahorrar recursos energéticos pero no para favorecer la entrecruza cuando hay alta incidencia de autocruza, y que posiblemente la presencia e intensidad de la polinización tienen un papel importante en los patrones de producción de néctar que aún hace falta estudiar.

Palabras clave: Ajuste facultativo, estrategia adaptativa, *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae), interacción planta-polinizador, variación intraindividual.

INTRODUCCIÓN

La polinización se define como una interacción de explotación recíproca entre plantas y animales, en donde las plantas producen recompensas para atraer a los polinizadores que, durante su visita, llevan a cabo la polinización al transportar polen de las anteras al estigma de una flor (Márquez *et al.* 2013). Como resultado, el éxito reproductivo de las plantas incrementa gracias a éstos vectores bióticos (Armbruster, 2012; Quesada *et al.*, 2012), mientras que los polinizadores obtienen recursos (alimento) para llevar a cabo sus actividades diarias (Domínguez & Pérez, 2013). Entre las principales recompensas producidas por las angiospermas se encuentran el polen y el néctar (Baker & Baker 1973; Gottsberger, Schrauwen & Linskens, 1984).

El néctar es un líquido nutritivo constituido principalmente por azúcares, aminoácidos y agua (Baker & Baker, 1983; Heil, 2011; Armbruster, 2012), y en algunos casos por lípidos, antioxidantes y metabolitos secundarios (Willmer, 2011). Su secreción es llevada a cabo en glándulas secretoras conocidas como nectarios (Fahn, 2000) y se ha reportado que el costo energético que puede implicar su producción puede ser alto, en *Asclepias quadrifolia* alrededor del 30% de los recursos energéticos son asignados a la elaboración de néctar, mientras que en *Blandfordia nobilis* es del 37% (Pleasants & Chaplin, 1983; Pyke, 1991). El néctar es un rasgo plástico de las plantas que varía ante diferentes factores (Mitchell, 2004) y es uno de los atributos florales más variables (Herrera, 2009).

❖ Variación del néctar y sus causas.

La tasa de producción de néctar floral, su concentración y composición de azúcares, aminoácidos y metabolitos secundarios puede variar a nivel intraindividual e intraespecífico (Feinsinger, 1983; Rathcke, 1992; Castellanos, Wilson & Thomson, 2002; Canto *et al.* 2007; Herrera, 2009; Canto *et al.* 2011; Kessler *et al.* 2012; Lu *et al.* 2015). Esta variación se ha atribuido a diversos factores: genéticos (Mitchell, 2004; Leiss & Klinkhamer, 2005), ontogenéticos (posición, edad y etapa sexual de la flor) (Canto *et al.* 2011; Mejia, 2014; Lu *et al.* 2015) y ambientales (Pacini, Nepi & Vesprini, 2003; Branderburg *et al.* 2009; Canto *et al.* 2011).

Entre los factores ambientales que pueden influenciar la producción de néctar está la disponibilidad de agua, la luz, los nutrientes, la temperatura (Carroll, Pallardy & Galen, 2001; Mitchell, 2004; Leiss & Klinkhamer, 2005), e interacciones bióticas como la herbivoría (en

néctar extrafloral: Heil *et al.* 2000) y la polinización (Hainsworth & Wolf, 1972; Herrera, *et al.* 2006; Canto *et al.* 2011). Se ha reportado que los polinizadores también pueden alterar la cantidad y variabilidad de néctar disponible (*standing crop*) directamente en función de la intensidad de remoción del recurso (Navarro, 1999; Heil, 2000; Castellanos, Wilson & Thomson, 2002; Lasso & Naranjo, 2003; Keasar, Sadeh & Shmida, 2008, Singh, Barman & Tandon, 2014) o de manera indirecta al dejar levaduras nectarívoras en cada visita (Herrera, Pérez & Alonso, 2006; Canto, *et al.* 2008; Canto *et al.*, 2011).

❖ Efecto de la variación del néctar en la conducta del polinizador

La variación en la distribución, cantidad y composición del néctar puede alterar el patrón de forrajeo, la tasa de visita y la distancia de vuelo de los polinizadores (Waser, 1983; Ott, Real & Silverfine, 1985; Zimmerman, 1990; Rathcke, 1992; Waser & McRobert, 1998; Biernaskie, Cartar & Hurly, 2002). Esto se debe a que algunos polinizadores como los colibríes expresan aversión al riesgo, es decir, eligen alimentos menos variables para evitar que sus reservas energéticas decaigan por debajo del umbral de supervivencia (Stephens, 1981; Waser & McRobert, 1998; Gómez, Ortiz-Pulido & Lara, 2013). Se ha sugerido que en particular evalúan la variación en relación con la producción promedio de néctar (Charnov, 1976; Shafir *et al.* 1999, Shafir 2000).

La cantidad de néctar producida por una planta se ha correlacionado positivamente con mayor número de visitas y permanencia de polinizadores en las flores de las plantas (Feinsinger, 1978; Waddington *et al.* 1981; Real & Rathcke, 1991; Harder, *et al.* 2001). También se ha demostrado experimentalmente que niveles bajos de variación del néctar promueven que los polinizadores prueben más flores por inflorescencia o planta, que las visitas sean secuenciales dentro de la inflorescencia o planta y que la distancia de vuelo sea corta entre las flores, lo que deriva en la autopolinización de las flores de un mismo individuo (*i.e.*, autocruza o geitonogamia). En contraste, una alta variación en la oferta de néctar fomenta la salida rápida de la inflorescencia o de la planta (visitas más cortas) y mayor distancia de vuelo, favoreciendo la polinización entre flores de distintos individuos (*i.e.*, entrecruza) (Real, 1981; Ott, Real & Silverfine, 1985; Rathcke, 1992; Waser & McRobert, 1998; Biernaskie, Cartar & Hurly, 2002).

❖ Efecto de la conducta del polinizador en el éxito reproductivo de las plantas.

Los patrones de visita y la conducta de los polinizadores juegan un papel crucial en el éxito reproductivo de las plantas (Soberón & Martínez del Río, 1985; Armbruster, 2012) ya que modifican la asignación de recursos al promover mayor producción de recompensas (la remoción del néctar estimula los nectarios; Pyke, 1991; Navarro, 2001) y determinan el flujo de genes (Herrera, 2009; Rathcke, 1992) al llevar a cabo la fecundación de los óvulos por entrecruza (polinización cruzada, es decir, entre diferentes individuos de la misma especie) o autocruza (autopolinización dentro del mismo individuo) (Rathcke, 1992; Pimienta-Barrios & del Castillo, 2002).

Una mayor producción de néctar puede afectar el éxito reproductivo de las plantas si el costo energético que implica su producción (Pleasants & Chaplin, 1983; Pyke, 1991) reduce la producción de semillas (Pyke, 1991; Ordano & Ornelas, 2005; Ornelas & Lara, 2009). Por otro lado, una alta producción de néctar puede incrementar la probabilidad de autocruza en plantas autocompatibles, ya que las plantas con mayor recompensa son más atractivas y promueven un mayor tiempo de manipulación de las flores y de permanencia de los polinizadores en un mismo individuo o inflorescencia (ver referencias en Boose, 1997). La presencia autocruza puede afectar significativamente el éxito reproductivo de una planta al disminuir la exportación de polen a flores de otros individuos, disminuir el número de óvulos que pueden ser fertilizados por entrecruza o al reducir la variabilidad genética (Bello-Bedoy, Cruz & Núñez-Farfán, 2011; Harder, Jordan, Gross & Routley, 2004). La disminución de la variabilidad genética puede ocasionar depresión por endogamia debido a la expresión de alelos recesivos deletéreos en homocigosis (presencia de alelos iguales de un gen, Nora *et al.* 2011). La depresión por endogamia se puede ver reflejada, por ejemplo, en el crecimiento de las plantas, la producción de frutos y en la calidad y cantidad de semillas (Rathcke, 1992; Waser & Klinkhamer, 1993; de Jong, Rocha & Gasca, 2007; Bello-Bedoy, Cruz & Núñez-Farfán, 2011; Armbruster, 2012).

❖ La variación como una estrategia adaptativa ante los costos de la producción de néctar.

Si bien el néctar favorece la polinización al atraer polinizadores, su alta producción conlleva dos costos que afectan el éxito reproductivo de la planta: mayor inversión de recursos energéticos (Pleasants & Chaplin, 1983; Pyke, 1991; Southwick, 1984) y mayor incidencia de autofecundación (Klinkhamer & de Jong, 1990). Ante esta situación, diversos investigadores

han sugerido que la variación intraindividual podría ser una estrategia adaptativa a través de la cual las plantas logran minimizar estos costos asociados a la producción de néctar (Tabla 1) (Feinsinger, 1978; Biernaskie, Cartar & Hurly, 2002 ;Herrera, Pérez & Alonso 2006).

Tabla 1. Efecto de la producción de néctar y de su variación en la conducta de los polinizadores y en el éxito reproductivo de las plantas. La alta producción de néctar puede afectar negativamente el éxito reproductivo de la planta por su alto costo energético y por incrementar la incidencia de autofecundación al promover mayor duración de la visita dentro de la inflorescencia o del individuo.

Recompensa	Efecto en el polinizador	Consecuencias	Efecto en el éxito reproductivo de la planta
Alta producción de néctar	Mayor tasa de visita ¹⁻⁶	Mayor deposición de polen o tasa de fecundación ⁵⁻⁸	Positivo ^{2,9-11}
	Mayor duración de la visita dentro de la planta y mayor cantidad de flores visitadas ^{4,10,12}	Mayor incidencia de autopolinización ^{5,13,14}	Negativo ^{5,7}
	---	Menor disponibilidad de recursos para la producción de semillas ⁹	Negativo ⁹
Alta variación en la distribución del néctar	Aleja a los polinizadores con aversión al riesgo ¹⁵⁻¹⁷	Favorece la entrecruza ¹⁶	Positivo ^{18,19}
	Mayor tasa de visita ¹	Mayor deposición de polen o tasa de fecundación ^{7,8}	Positivo ^{2,9}
	---	Mayor disponibilidad de recursos para la producción de semillas ^{7,20}	Positivo ^{7,20}

¹.Feinsinger, 1978; ². Real & Rathcke, 1991; ³. Waddington et al. 1981; ⁴. Harder et al., 2001; ⁵. Hodges, 1995; ⁶. Mitchell, 1993; ⁷. Ver referencias en Pyke, 1991; ⁸. Thomson & Plowright, 1980; ⁹. Ver referencias en Ornelas et al. 2007; ¹⁰. Mitchell & Waser, 1992; ¹¹. Pyke, 1981; ¹². Harder, 2004; ¹³. Bell, 1986; ¹⁴. Klinkhamer & de Jong, 1990; ¹⁵. Real, 1981; ¹⁶. Biernaskie, Cartar & Hurly, 2002; ¹⁷. Waser & McRobert, 1998; ¹⁸. Rathcke, 1992; ¹⁹. Scott, 2012; ²⁰. Sakai, 1993).

Por un lado, la variación en la producción de néctar permitiría un ahorro energético. Feinsinger (1978) sugirió que un patrón de producción de néctar *bonanza-blanc*, flores con alta recompensa (flores bonanza) dispersadas entre flores con poca o nula recompensa (flores vacías o blanc), podría beneficiar a la planta al ahorrar energía, favorecer la dispersión del polen y promover que los polinizadores visiten más flores para cubrir sus requerimientos alimenticios. Por otro lado, se ha reportado que la variación intraindividual del néctar reduce la incidencia de autopolinización al promover visitas cortas y distancias de vuelo más largas en los polinizadores, favoreciendo así la entrecruza (Real, 1981; Ott, Real & Silverfine, 1985; Rathcke, 1992; Biernaskie, Cartar & Hurly, 2002).

Sin embargo, hay muchos factores que promueven la variación de este rasgo floral y se desconoce la existencia de un mecanismo a través del cual las plantas ajusten facultativamente su producción de néctar para minimizar los costos y favorecer su éxito reproductivo. En *Echeveria gibbiflora* Mejia (2014) sugiere que la variación en la producción del néctar podría estar asociada con el tipo de polinización. En dicho estudio se comparó la producción de néctar (el promedio y la varianza por individuo) en condiciones naturales y en plantas que fueron excluidas de sus polinizadores. En el último grupo, las flores fueron autopolinizadas y presentaron mayor variación en la cantidad de néctar en comparación con plantas expuestas a sus polinizadores y presuntamente con polinización cruzada. Estos resultados sugirieron que *E. gibbiflora* posiblemente ajusta facultativamente su producción y variación de néctar ante la autopolinización de sus flores. En este contexto, el objetivo de este trabajo fue evaluar experimentalmente si la producción de néctar estaba relacionada con el tipo de polinización.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Evaluar si la producción de néctar afecta la producción de semillas.
2. Evaluar si existe un ajuste facultativo en la producción y en la variación intraindividual del néctar floral, en función del tipo de polinización.
3. Evaluar si existe una correlación entre la producción de néctar intraindividual y la variación en su producción.

HIPÓTESIS

1. Si el néctar es muy costoso en términos energéticos, entonces la producción de semillas se verá afectada por la producción de néctar.
2. Si las plantas tienen la capacidad de ajustar facultativamente la variación en la cantidad y calidad del néctar, entonces la variación intraindividual en la producción de néctar se ajustará en función de la presencia y el tipo de polinización.
3. Si la variación intraindividual en la producción de néctar permite reducir los costos de la producción de recompensas, entonces la variación intraindividual estará relacionada positivamente con la producción total de néctar.

MÉTODOS

Sitio de estudio.

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), ubicada en Ciudad Universitaria, al suroeste de la Ciudad de México cuenta con 237 hectáreas de superficie (Lot, et al. 2012) y su vegetación es matorral xerófilo (Rzedowski, 1954). La reserva presenta una gran heterogeneidad geomorfológica (Lot & Camarena, 2009) y el suelo es de origen eólico y orgánico, escaso y poco desarrollado (Cano-Santana & Meave, 1996; Gómez & Sánchez, 2004). Su clima es templado sub húmedo con lluvias en verano, con temperatura media anual de 15.7°C y precipitación promedio anual de 838.2 mm (García, 1988). La temporada de lluvia ocurre entre junio y octubre, mientras que la de secas de noviembre a mayo (Rzedowski, 1954). La temperatura varía de 26°C durante la estación lluviosa a 29.5°C en la estación seca, mientras que la humedad relativa mínima es de 24.5% en la estación de lluvias y de 14.2% en la estación seca (Nava-López, Jujnovsky, Salinas-Galicia, 2009).



Figura 1. Mapa de la REPSA. La estrella indica el punto de muestreo en la zona núcleo poniente. (Modificado de Lot et al. 2012).

Sistema de estudio.

Echeveria gibbiflora DC. (Crassulaceae), reportada en México y Sudamérica, es una planta herbácea perenne, glabra, que se caracteriza por presentar numerosas hojas obovado-espátulada dispuestas en una roseta con tallo grueso (Rzedowski & Rzedowski, 2001). Presenta de 1 a 3 inflorescencias paniculadas, cuyas flores son hermafroditas con 10 estambres, 5 estilos y gineceo súpero y pluricarpelar (5 carpelos), y cuentan con una escama nectarífera en la base de cada uno de los carpelos (Parra, Vargas & Eguiarte, 1993; Rzedowski & Rzedowski, 2001). La corola de la flor es de color rojo y puede medir hasta 2.5 cm de largo y

es de forma cilíndrica y pentagonal. Los frutos son secos, dehiscentes y producen cerca de 200 semillas cada uno, las cuales son dispersadas por el viento (Parra, 1988).

La floración ocurre durante la estación seca (de octubre a febrero) y la apertura de las flores es ascendente comenzando de la base hacia la punta del racimo (Parra, 1988). Las flores son autocompatibles, es decir, se pueden autofecundar y su desarrollo es de 7 a 8 días, siendo su máxima apertura entre el tercer y cuarto día, que coincide con el pico de producción de néctar, con la dehiscencia de las anteras y con la receptividad de los estigmas (Parra, 1988; Parra, Vargas & Eguiarte, 1993). La producción promedio de néctar acumulado por flor es de 14.5 μ L con una concentración de azúcar de 43.7% (Parra *et al.* 1993) y el polinizador legítimo es el colibrí *Cynanthus latirostris* (Parra, 1988), no obstante también se han reportado visitas de *Apis mellifera* (Mejia, 2014, obs. pers.) aunque no se ha determinado si polinizan o son robadores de néctar.

Selección de individuos y tratamientos de polinización

Dentro de la zona núcleo poniente de la REPSA (Coordenadas 19° 18' 911'' N, 99° 11' 534'' O, 2325 altitud) (Fig. 1) se seleccionaron por recorridos 80 individuos de una población de *E. gibbiflora* con una sola inflorescencia. Cada racimo de la inflorescencia fue marcado por la mitad antes del inicio de la floración. Dado que ésta ocurre de manera ascendente desde la base al ápice de cada racimo, se realizaron los distintos tratamientos de polinización (ver abajo) en las primeras flores en anthesis (primera mitad de cada racimo) y se colectó néctar de las flores en la segunda mitad (Fig. 1).



Figura 2. Racimo dividido de *E. gibbiflora*. En las flores próximas al tallo se realizaron los diferentes tratamientos mientras que en las flores distales se colectó néctar. Foto tomada por Alí Segovia.

Para realizar un diseño en bloques completos aleatorizados las plantas se asignaron a uno de tres grupos experimentales o a un grupo control (n=20 plantas):

- Polinización natural (control). Se dejó expuesta la inflorescencia permitiendo el acceso de los polinizadores a las primeras flores de cada racimo (primer mitad), posteriormente se cubrió con la bolsa de tul.
- Autopolinización (autocruza). Las flores de la primera mitad de la inflorescencia fueron polinizadas manualmente con su propio polen al tercer día de antesis.
- Polinización cruzada (entrecruza). Se colectó polen de flores de individuos alejados para realizar la polinización manual en las flores de la primera mitad de la inflorescencia durante el tercer día de antesis. A cada flor se le retiraron las anteras durante el segundo día de antesis o previamente a la dehiscencia de las mismas, buscando evitar la autopolinización.
- Sin polinización. Se realizó la emasculación de anteras en las primeras flores para evitar su autopolinización, durante el segundo día de antesis o antes de que las anteras estuviesen dehiscentes.

Todas las inflorescencias de los últimos tres tratamientos fueron cubiertas con una bolsa de tul para evitar el acceso de los polinizadores. Las polinizaciones manuales se realizaron durante el tercer día de antesis porque es el día en que las anteras están dehiscentes y el estigma receptivo (Parra, 1988).

Colecta de néctar

La extracción de néctar se realizó al tercer día de antesis de cada flor (pico de producción de néctar) mediante tubos microcapilares de 10 μ L (Blaubrand intraMark). Se evaluaron dos atributos del néctar:

- **Volumen (μ L).** Con un vernier digital se midió la porción del microcapilar que abarcó el néctar (mm) y se realizó la conversión de mm a μ L tomando como referencia la longitud (59.08 mm) y capacidad volumétrica (10 μ L) del capilar, para lo cual se empleó la siguiente fórmula (Dafni, 1992; Kearns & Inouye, 1993):

$$\text{Volumen } (\mu\text{L}) = \frac{\text{muestra de néctar (mm)} \times \text{capacidad del tubo microcapilar } (\mu\text{L})}{\text{longitud del tubo microcapilar (mm)}}$$

- **Cantidad de azúcar (mg).** Se midió la concentración del néctar utilizando un refractómetro. Los °Brix fueron convertidos a mg de azúcares utilizando la siguiente fórmula (Kearns & Inouye, 1993; Pleasants & Chaplin, 1983):

$$\text{Azúcares (mg)} = \frac{^{\circ}\text{Brix} \times \mu\text{L}}{100}$$

Finalmente se seleccionaron aleatoriamente los datos del néctar colectado de 15 flores por individuo para realizar los análisis estadísticos.

Estimación del éxito reproductivo

Se seleccionaron aleatoriamente 60 frutos secos de cada tratamiento. El número de semillas por fruto se empleó como indicador del éxito reproductivo de las plantas. Las semillas fueron fotografiadas a través del microscopio estereoscópico (Discovery V8, Zeiss, 0.3x) para ser contadas posteriormente utilizando el programa ImageJ.

Análisis estadísticos

Para determinar el éxito reproductivo, la producción de néctar y su variación bajo los distintos tratamientos de polinización, se realizaron análisis de varianza (ANOVA). Se realizaron regresiones lineales entre la producción total de néctar y su CV por individuo. El programa estadístico utilizado para todos los análisis fue JMP® 10 y se usó SigmaPlot 11.0 para la realización de las gráficas.

RESULTADOS

- Éxito reproductivo

El tipo de polinización no afectó significativamente la producción de semillas entre los tratamientos polinización natural, autopolinización y polinización cruzada ($F_{(3,31)} = 11.28$,

$P < 0.0001$), mientras que en el tratamiento sin polinización las plantas no produjeron semillas ($F_{(3,43)} = 11.28, P < 0.0001$) (Fig. 3).

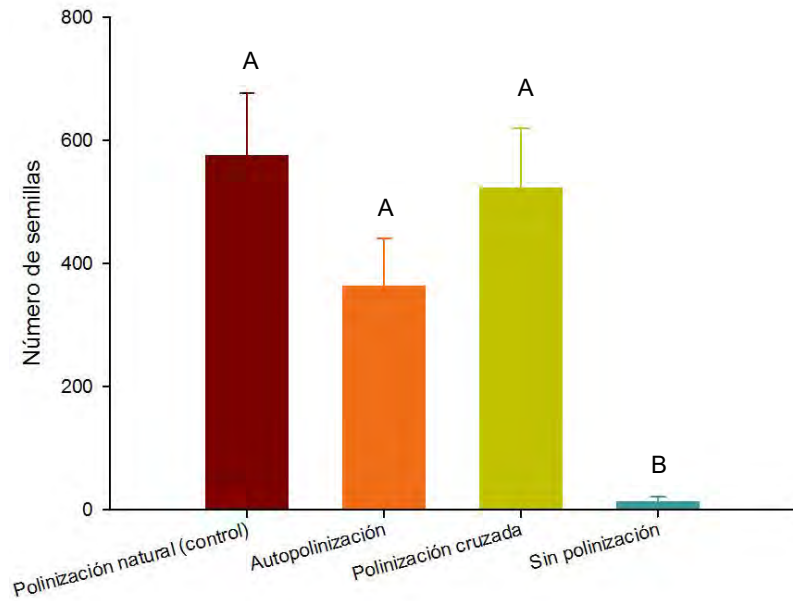


Figura 3. Valores promedio (\pm e.e.) de la producción de semillas de *Echeveria gibbiflora* bajo diferentes tratamientos de polinización. Las letras diferentes representan diferencias estadísticamente significativas, $P < 0.005$.

La producción de semillas no estuvo relacionada con la producción de néctar por individuo en ninguno de los tratamientos ($R^2=0.02, P > 0.05$)

- Producción de néctar

La producción de néctar, tanto en volumen como en cantidad de azúcar, fue estadísticamente similar entre las plantas con autopolinización, polinización cruzada y sin polinización. Durante toda la temporada de floración dichas plantas produjeron en promedio 117.8 μL de néctar (intervalo = 92.0 - 138.6 μL) y 47.4 mg de azúcar (intervalo = 38.2 - 56.4 mg), y cada flor produjo en promedio 17.6 μL de néctar (intervalo = 6.2 - 9.2 μL) y 3.1 mg de azúcar (intervalo = 2.5 - 3.8 mg) (Fig.4 y 5).

Por otro lado los individuos con polinización natural produjeron 238.7 μL de néctar y 87.8 mg de azúcar durante toda la temporada, mientras que sus flores presentaron en promedio 16.0 μL de

néctar y 5.9 mg de azúcar. En comparación con los demás tratamientos las plantas con polinización natural produjeron 108.6% más néctar con 89.3% más azúcar durante la temporada de floración ($F_{(3,46)} = 7.98, P < 0.05$ y $F_{(3,45)} = 5.63, P < 0.05$ para néctar y azúcar, respectivamente) y 109% más néctar con 90.3% más azúcar en cada flor ($F_{(3,46)} = 8.12, P < 0.05$ y $F_{(3,45)} = 5.75, P < 0.05$ para néctar y azúcar, respectivamente). Aunque no se obtuvo significancia estadística, las plantas sin polinización tendieron a producir menor cantidad de néctar (Fig. 4).

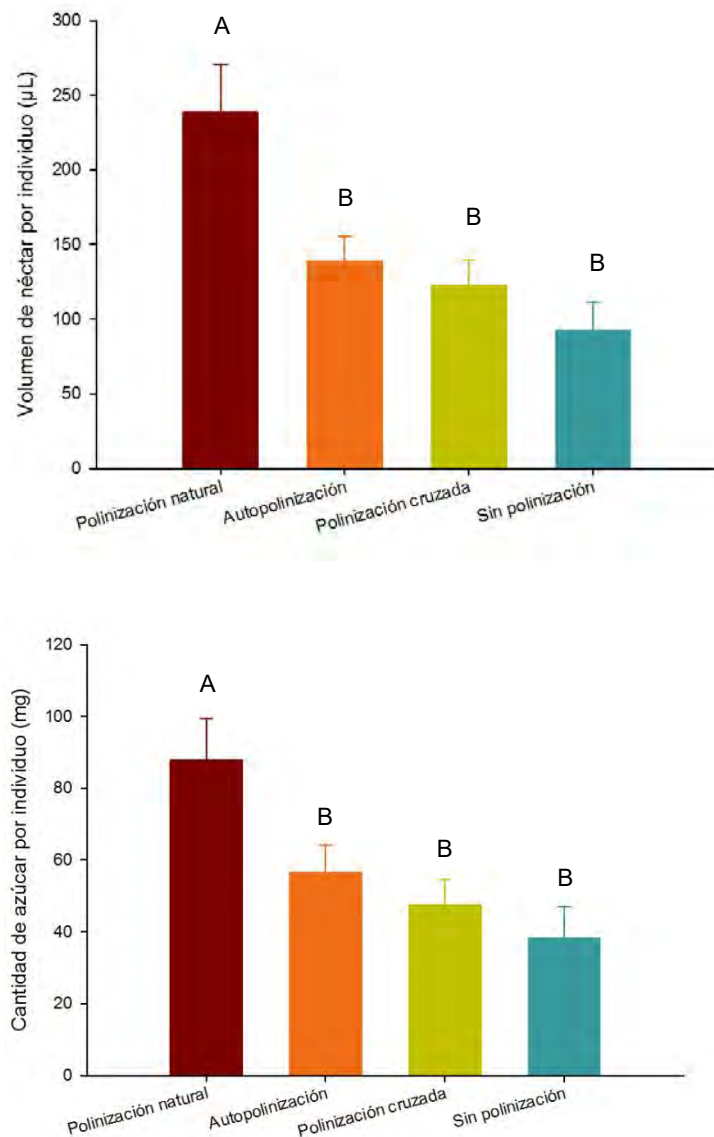


Figura 4. Valores promedio (\pm e.e.) de la producción total de a) néctar (arriba) y b) azúcar (abajo) en *Echeveria gibbiflora* bajo diferentes tratamientos. Las letras diferentes representan diferencias significativas, $P < 0.005$.

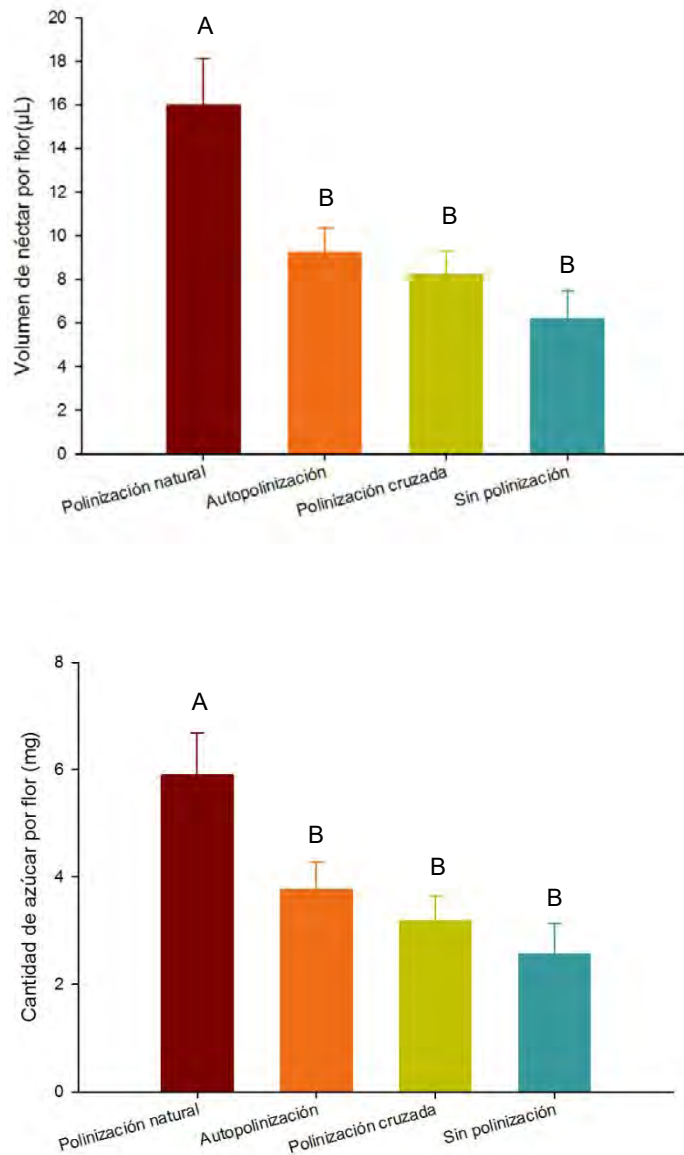


Figura 5. Valores promedio (\pm e.e.) de la producción de a) néctar (arriba) y b) azúcar (abajo) en las flores de *Echeveria gibbiflora* bajo diferentes tratamientos. Las letras diferentes representan diferencias significativas, $P < 0.005$.

- Variación en la producción de néctar

Los niveles más altos de variación intraindividual en la producción de néctar fueron detectados en las plantas sin polinización, presentando 27.6% y 32.6% más variación de néctar y azúcar, respectivamente, en comparación con los demás tratamientos y el grupo control. Por otro lado, los individuos con polinización natural presentaron los niveles más bajos de variación

intraindividual, 31.6% y 32.6% menor CV para el néctar y el azúcar, respectivamente ($F_{(3,47)} = 4.30$, $P < 0.05$ y $F_{(3,45)} = 4.40$, $P < 0.05$ para néctar y azúcar, respectivamente). La variación intraindividual en los tratamientos autopolinización y polinización cruzada fue estadísticamente similar (Fig. 6).

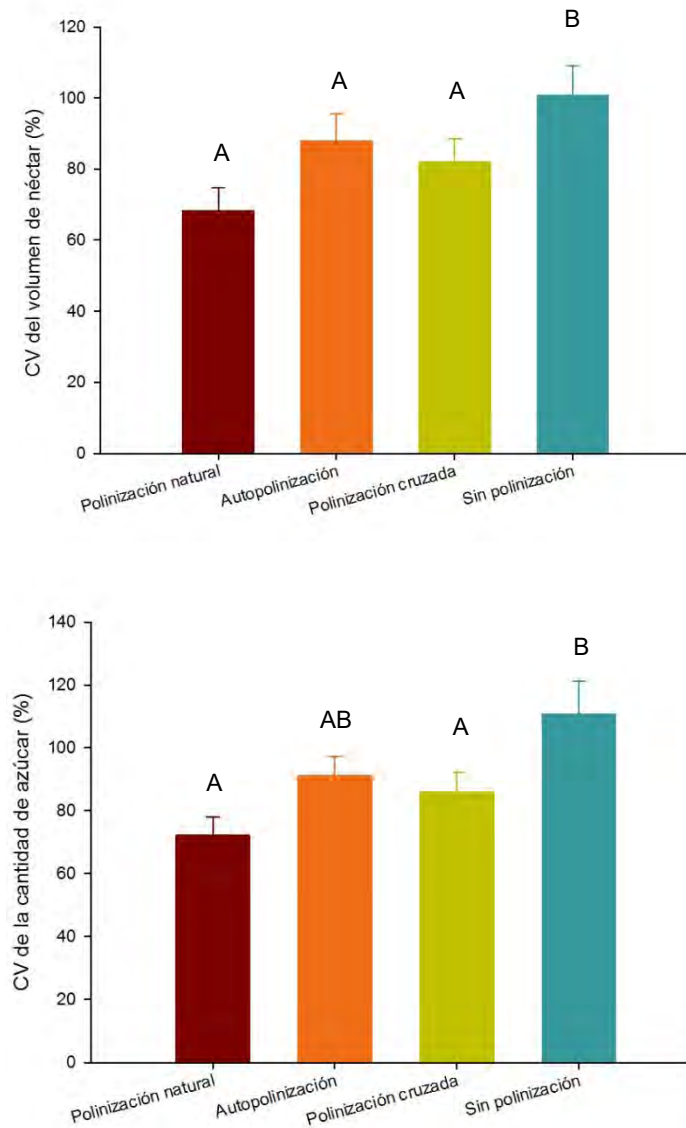


Figura 6. Valores promedio (\pm e.e.) de la variación intraindividual en la producción de a) néctar (arriba) y b) azúcar (abajo) en *Echeveria gibbiflora* bajo diferentes tratamientos. Las letras diferentes representan diferencias significativas, $P < 0.005$.

- Relación entre la producción de néctar y su variación

Los análisis muestran que la variación intraindividual está relacionada negativa y significativamente con la producción total de néctar, sin embargo, dicha relación solo se expresó en el grupo control y en el tratamiento sin polinización. En plantas con polinización natural los individuos con mayor producción de néctar y azúcar (por flor y por individuo) presentaron menor variación en la distribución de dicha recompensa. Esta relación fue más pronunciada en las plantas sin polinización (Fig. 7).

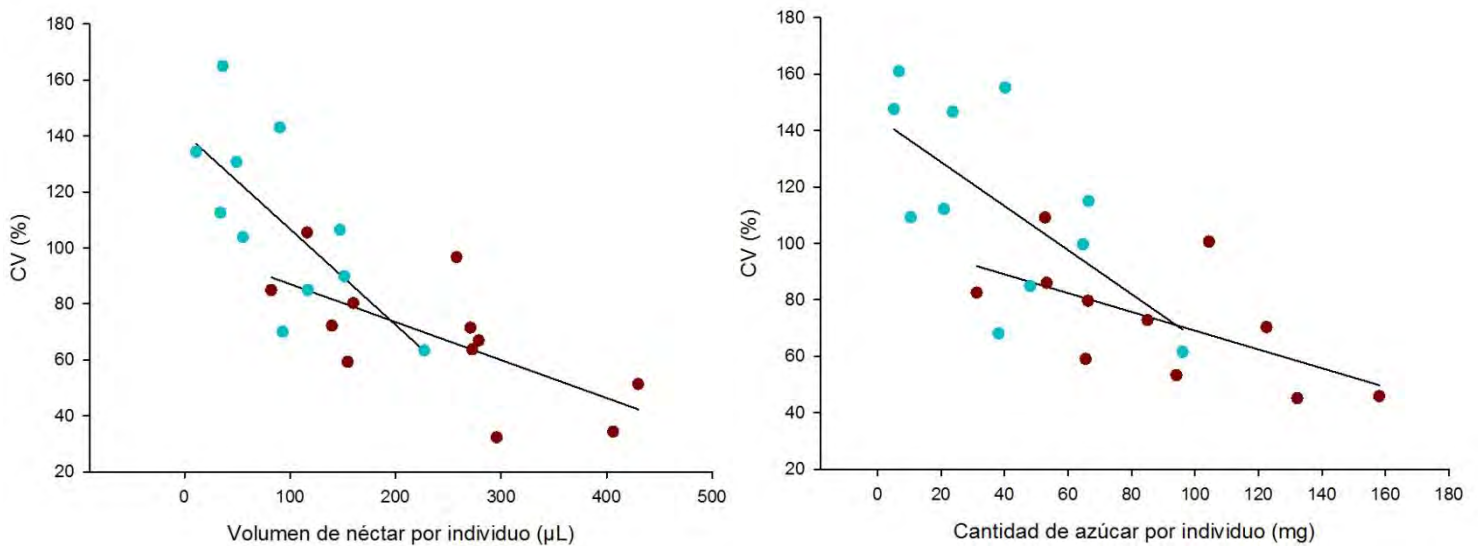


Figura 7. Relación entre el coeficiente de variación (CV) y la producción de volumen de néctar (izquierda) y de la cantidad de azúcar (derecha) por individuo en los tratamientos polinización natural (Círculos rojos. $R^2= 0.40$ para néctar y $R^2= 0.43$ para azúcar, $P < 0.005$) y sin polinización (Círculos azules. $R^2= 0.30$ para néctar y $R^2= 0.36$ para azúcar, $P < 0.005$). Las líneas representan la regresión.

DISCUSIÓN

De acuerdo con las hipótesis formuladas por diversos autores, la variación podría ser un mecanismo de las plantas a través del cual podrían minimizar los costos energéticos de la producción del néctar y disminuir la probabilidad de autocruza o geitonogamia al promover la entrecruza (Biernaskie, Cartar & Hurly, 2002; Pleasants & Chaplin, 1983; Pyke, 1991; Rathcke,

1992). En este trabajo se planteó la hipótesis de que las plantas pueden ajustar facultativamente tanto la producción de néctar como su variación, en función del tipo de polinización. Sin embargo, los resultados demuestran que *E. gibbiflora* no realiza ajustes facultativos en función del tipo de polinización, aunque sí sugieren que la presencia de polinización y la frecuencia de la remoción de néctar podrían tener un rol importante en los patrones de producción de néctar.

Producción de recompensa

La producción promedio de néctar por flor reportada para *Echeveria gibbiflora* es de 8.4 μ L (Vargas & Parra, 2002) lo cual coincide con los resultados obtenidos durante este estudio para las plantas excluidas a los polinizadores (tratamientos autopolinización, polinización cruzada y sin polinización; de 6.2 - 9.2 μ L) (Fig. 4-6). Sin embargo, las plantas expuestas a los polinizadores (tratamiento polinización natural) presentaron un incremento en la producción de néctar del 108.6% en volumen y 89.3% en azúcar. En diferentes especies se ha reportado que la remoción del néctar y la frecuencia de visita de los polinizadores pueden estimular los nectarios florales e incrementar la producción de néctar. En flores de *Penstemon speciosus* se ha visto que luego de una remoción manual se produce 90% más volumen de néctar y 49.09% más azúcar, y si la frecuencia de visitas de polinizadores se incrementa, las plantas pueden llegar a producir 219.2% más volumen de néctar y 64.93% más azúcar (Castellanos, Wilson & Thomson, 2002). En *Penstemon roseus* se ha demostrado que remover el néctar en 8 ocasiones incrementa 6 veces la producción de néctar y 2.8 veces la producción de azúcar (Ornelas & Lara, 2009). Sin embargo, el néctar colectado en las plantas con polinización natural pertenecía a flores que no estuvieron expuestas a polinizadores, por lo que es necesario realizar un estudio que aclare si el incremento en la producción de néctar es un efecto de la remoción de néctar en otras flores del mismo individuo.

Por otro lado, se ha reportado menor producción de néctar en flores que no son visitadas por polinizadores. En *Helleborus foetidus* se observó que las plantas en campo expuestas a los polinizadores produjeron el doble de volumen de néctar en comparación con las plantas que estuvieron excluidas de los polinizadores dentro de un invernadero (Canto, et al 2011). En *Rosmarinus officinalis* se observó que 31.2% de las flores que fueron excluidas de los polinizadores no produjeron néctar durante el periodo de su exclusión (Keasar, Sadeh & Shmida, 2008). También se ha reportado que la producción de néctar en los nectarios

extraflorales de *Macaranga tanarius* disminuye cuando los insectos no tienen acceso a ellos (Heil, 2000).

Dado que el néctar puede ser una recompensa energéticamente muy costosa (Pleasants & Chaplin, 1983; Pyke, 1991), el incremento en su producción por la estimulación de los polinizadores puede tener un costo reflejado en la producción de semillas (Pyke, 1991). En *Penstemon roseus* se ha reportado una reducción del 30% en la producción de semillas (Ornelas & Lara, 2009), mientras que en *Tillandsia multicaulis* llega a ser hasta del 50% (Ordano & Ornelas 2005). Sin embargo, algunas plantas como *Bouvardia ternifolia* o *Tillandsia deppeana* son capaces de producir más néctar sin afectar la producción de semillas (Salinas-Esquivel, et al. 2013; Ordano & Ornelas 2005). Los resultados obtenidos para *Echeveria gibbiflora* sugieren que esta especie es capaz de asignar más recursos a la producción de néctar sin comprometer otras funciones, o bien que los costos que paga por su producción no son tan altos, ya que en el tratamiento polinización natural produjo tantas semillas como en autopolinización y polinización cruzada pese a incrementar de 89.3% a 108.6% la recompensa ofrecida. No obstante, habría que corroborar si realmente pagar un costo extra en la producción de recompensa no afecta la calidad de las semillas producidas (viabilidad, tasa de germinación, etc.) o posteriormente el establecimiento de las plántulas.

La similitud en la producción de néctar entre las plantas autopolinizadas o con polinización cruzada coincide con lo reportado en investigaciones previas en *Echeveria gibbiflora* (Mejía, 2014). Sin embargo, es interesante encontrar que las plantas sin polinización producen tanto néctar como los tratamientos anteriores, lo que indica que a pesar de la ausencia de polinizadores y de polinización la planta sigue pagando el costo de la interacción.

Ajuste facultativo en la producción y variación intraindividual del néctar floral

La variación intraindividual del néctar ha sido propuesta por varios autores como una posible estrategia adaptativa que favorece el ahorro de recursos energéticos y la entrecruza. Algunas plantas son capaces de regular la producción de néctar a través de un mecanismo homeostático o de secreción/reabsorción del néctar (Castellanos, Wilson & Thomson, 2002; Heil, 2011; y referencias en Veiga-Blanco, Galetto & Machado, 2012), sin embargo se desconoce si realmente las plantas ajustan su producción de néctar para minimizar los costos y para favorecer su éxito reproductivo.

Investigaciones previas en *Echeveria gibbiflora* indican que las flores apicales de las inflorescencias que fueron sometidas a un tratamiento de autopolinización en sus flores basales presentan mayor variación en la cantidad del néctar, pero no en la cantidad de azúcar, en comparación con plantas bajo condiciones naturales (Mejia, 2014). Sin embargo, los resultados de este trabajo muestran que el tipo de polinización (autocruza y entrecruza) no afectó el patrón de producción promedio ni la distribución del néctar. Bajos costos asociados a la producción de néctar y a la autogamia, la ausencia de un valor adaptativo en la producción y variación del néctar o la falta de un mecanismo que desencadene la reasignación de recursos y por lo tanto, un ajuste facultativo en la producción de néctar podría explicar estos resultados, sin embargo, faltan estudios en esta especie y en el área que nos permitan llegar a conclusiones.

Los resultados indican que posiblemente el éxito reproductivo de *Echeveria gibbiflora* no se ve afectado por el tipo de cruza (auto o entrecruza) y que la producción de néctar no es tan costosa como para otras plantas, por lo que no habría razón para que dicha planta ajuste facultativamente su producción de néctar, ya que de acuerdo con las diversas hipótesis formuladas, la producción de recompensa y su variación tendrían como objetivo atraer polinizadores y reducir las desventajas que conlleva ofrecer néctar: los altos costos energéticos y la autopolinización. Sin embargo hacen falta estudios que constaten cuál es el costo que representa la producción de néctar en esta especie y si en realidad no se presenta depresión por endogamia. La falta de un mecanismo que ajuste facultativamente la producción de néctar podría deberse a que *E. gibbiflora* es una planta autocompatible (Parra, 1988) que presenta una producción de semillas similar cuando es autocruzada como entrecruzada. Es posible que en esta especie no existan mecanismos para diferenciar la calidad en la fecundación de sus óvulos y por lo tanto no hay señales que indiquen autopolinización y desencadenen un ajuste facultativo en la producción de néctar.

Por otro lado, aunque se ha determinado que algunos genes están implicados en la producción de néctar no se ha probado si hay un gen específico que determine su patrón de producción, lo cual sería necesario para adjudicarle un valor adaptativo a la producción y variación del néctar. Algunos autores sugieren que la variación a la que están expuestos los polinizadores está relacionada con su patrón e intensidad de forrajeo, es decir, que la variación se expresa en el *standing crop* y no en sí en la tasa de producción (Keasar, Sadeh & Shmida, 2008).

Relación entre la producción de néctar floral y su variación

Algunos estudios sugieren que los polinizadores que presentan aversión al riesgo evalúan la variación en relación con la producción promedio de recompensa (Shafir et al. 1999, Shafir 2000), lo que explica la correlación entre la cantidad de néctar y el coeficiente de variación que permite a las plantas atraer a los polinizadores con aversión al riesgo (Shafir, Bechar & Weber, 2003).

Mejia (2014) reportó que la variación intraindividual del néctar en *Echeveria gibbiflora* está relacionada negativamente con la producción total de recompensa, lo cual concuerda con los resultados obtenidos durante este trabajo. Sin embargo, este patrón solo se encontró en las plantas con polinización natural o sin polinización. Ambas producen más néctar con menos variación, aunque en las segundas esta relación es más intensa. La relación negativa entre la producción promedio de néctar y su variación puede representar una estrategia de reasignación de recursos a través de la cual las plantas logran ahorrar recursos energéticos ante un panorama poco favorable (Feinsinger, 1978). En este caso, las plantas que no presentaron polinización disminuyeron la inversión total de recursos en la producción de néctar e incrementaron la variación en su distribución dentro de las flores, sin dejar de pagar el costo de la interacción.

La relación entre la producción de néctar y su variación no es constante en distintas especies. Por ejemplo, Real & Rathcke (1988) no encontraron relación entre la producción promedio de néctar y el CV en individuos de *Kalmia latifolia* de dos diferentes poblaciones. Otros estudios han analizado esta misma relación pero en otras unidades: Torres y Galletto (1998) encuentran una correlación positiva entre la media y la varianza del "*standing crop*" de *Mandevilla pentlandiana*. Por otro lado Shafir, Bechar y Weber (2003) reportan que no existe una correlación entre la media y la desviación estándar de la producción de néctar en diferentes especies. Esto sugiere que posiblemente la producción promedio de néctar y la variación de su distribución difieren según la especie.

Por otro lado, los resultados son contrarios a lo supuesto en la tercer hipótesis. De acuerdo con lo propuesto, las plantas que producen más néctar podrían tener efectos negativos al incrementar la probabilidad de autopolinización, así que la variación se propone como un mecanismo para favorecer la entrecruza. En contraste, las plantas con polinización natural

presentaron menor CV. Esto podría deberse a que una mayor variación podría alejar a los polinizadores y por lo tanto afectar negativamente al éxito reproductivo de la planta (Feinsinger, 1978; Ott, Real & Silverfine, 1985; Zimmerman, 1990; Rathcke, 1992; Waser & McRobert, 1998; Biernaskie, Cartar & Hurly, 2002).

Dado que las plantas sin polinización tuvieron el costo de la interacción (*i.e.*, producción de néctar) sin recibir visitas ni la polinización de sus flores, el incremento en la variación del néctar podría ser una manera de reducir la inversión de recursos, como se ha sugerido (Pyke, 1991; Sakai, 1993), y podría promover mayor tiempo de manipulación por los polinizadores (Feinsinger, 1978) para asegurar la fecundación de los óvulos sin importar que sea por autopolinización, dado que aparentemente no hay un efecto negativo por endogamia en esta especie. Faltaría realizar experimentos en esta especie para determinar si el polinizador *Cynanthus latirostris* modifica su conducta en función de estos patrones de producción de néctar y el efecto en el éxito reproductivo de la planta.

CONCLUSIONES

- ❖ *Echeveria gibbiflora* es una especie que no ajusta facultativamente su producción promedio de néctar y la variación de su distribución en función del tipo de polinización.
- ❖ Posiblemente la producción promedio de néctar y su variación está determinada por la presencia de polinización y la frecuencia de la remoción de néctar, sin embargo se requieren más estudios para definir el rol que juegan en esta especie.
- ❖ La presencia de polinizadores incrementa la producción de néctar más del 80%, sin afectar posteriormente la producción de semillas. Sin embargo, es necesario realizar experimentos que prueben la calidad de dichas semillas.
- ❖ La variación del néctar está relacionada negativamente con su producción, lo cual puede representar una estrategia de reasignación y ahorro de recursos energéticos ante un panorama poco favorable (ausencia de polinización).
- ❖ Dicha reasignación puede tener diversos efectos en la conducta del polinizador, y por ende, en el éxito reproductivo de la planta, ante lo cual hacen falta más estudios para determinar los posibles efectos.

LITERATURA CITADA

- Abarca G., C.A. & López V., A. 2007. La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: una interpretación de su significado evolutivo. En: Eguiarte L.E., Souza V. & Aguirre X (Ed.), *Ecología molecular*. Capítulo 6. p. 183-204.
- Armbruster, W. S. 2012. Evolution and ecological implications of “specialized” pollinator. In Patiny S. (Ed.), *Evolution of Plant-Pollinator Relationships*. Cambridge University Press
- Baker, H.G., & Baker, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: C.E. Jones & R.J. Little (Ed.), *Handbook of pollination biology* (pp. 117–141). New York: Scientific and Academic Editions.
- Bell, G. 1986. The evolution of empty flowers. *Journal of Theoretical Biology*, 118 (3): 253-258.
- Bello-Bedoy, R., Cruz, L. L., & Núñez-Farfán, J. 2011. Inbreeding alters a plant-predispersal seed predator interaction. *Evolutionary Ecology*, 25 (4): 815-829.
- Biernaskie, J. M. & Cartar, R. V. 2004. Variation in rate of nectar production depends on floral display size: a pollinator manipulation hypothesis. *Functional ecology*, 18 (1): 125-129.
- Biernaskie, J. M., Cartar, R. V. & Hurly, T. A. 2002. Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes? *Oikos* 98: 98-104
- Brandenburg, A., Dell’Olivo, A., Bshary, R., & Kuhlemeier, C. 2009. The sweetest thing: advances in nectar research. *Current Opinion in Plant Biology*, 12 (4): 486-90.
- Boose, D. L. 1997. Sources of variation in floral nectar production rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): implications for natural selection. *Oecologia*, 110 (4): 493-500.
- Cano-Santana, Z. & Meave, J. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*. 41: 58-68.
- Canto, A., Pérez, R., Medrano, M., Castellanos, M. C., & Herrera, C. M. Intra-plant variation in nectar sugar composition in two *Aquilegia* species (Ranunculaceae): contrasting patterns under field and glasshouse conditions. *Annals of Botany*, 99 (4): 653-660.
- Canto, A., Herrera, C. M., Medrano, M., Pérez, R., & García, I. M. 2008. Pollinator foraging modifies nectar sugar composition in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae): an experimental test. *American Journal of Botany*, 95 (3): 315-320.
- Canto, A., Herrera, C. M., García, I. M., Pérez, R., & Vaz, M. 2011. Intraplant variation in nectar traits in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae) as related to floral phase, environmental

conditions and pollinator exposure. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206 (7): 668-675.

Carroll, A. B., Pallardy, S. G., & Galen, C. 2001. Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 88 (3): 438-446.

Castellanos M.C., Wilson P. & Thomson J.D. 2002. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 89 (1):111-8.

Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129–136.

Dafni, A. 1992. Pollination Ecology: A Practical Approach. The Practical Approach Series. Rickwood, D. & B. D. Hames (Eds.). IRL Press. Oxford University Press Inc., Nueva York. p. 136, 147.

Domínguez Pérez-Tejada, C. & Pérez I., J. R. 2013. La biología de la polinización. *Biología de angiospermas*. 1era. edición. Facultad de Ciencias. UNAM. México. p. 101-109.

Fahn, A. 2000. Structure and function of secretory cells. *Advances in botanical research*, 31: 37-75.

Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological monographs*, 48 (3): 269-287.

García E. 1988. Modificaciones del Sistema Climático de Köpen. Editado por la autora. México.

Gómez Rosas, L., Ortiz-Pulido, R., & Lara, C. 2013. Sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en los colibríes *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*. *Huitzil*, 14 (1): 7-16.

Gómez L. & Sánchez J.B.C.. 2004. Boletín Meteorológico. Promedios mensuales 1963-2003. Facultad de Filosofía y Letras. Colegio de Geografía. UNAM. México.

Gottsberger, G., Schrauwen, J. & Linskens, H. F. 1984. Amino acids and sugars in nectar, and their putative evolutionary significance. *Plant Systematics and Evolution*, 145 (1-2): 55-77.

Hainsworth, F. R., & Wolf L. L. 1972. Energetics of nectar extraction in a small, high altitude, tropical hummingbird, *Selasphorus flammula*. *Journal of Comparative Physiology*, 80: 377-387.

Harder, L. D., Jordan, C. Y., Gross, W., & Routley, M. B. 2004. Beyond floriculture: the pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology*, 19 (3): 137-148.

Heil, M., Fiala, B., Baumann, B., & Linsenmair, K. E. 2000. Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Functional Ecology*, 749-757.

Heil, M. 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science*, 3: 560-850.

Herrera, C. M. 2009. *Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals*. University of Chicago Press.

Herrera C. M., Pérez R. & Alonso C. 2006. Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany*, 93 (4): 575-581.

Hodges, S. A. 1995. The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany*, 197-204.

de Jong, T. J., Waser, N. M. & Klinkhamer, P. G. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology & Evolution*, 8 (9): 321-325.

Kearns, C. A. & Inouye, D. W. 1993. *Techniques of pollination biologists*. University Press of Colorado. p. 161, 170.

Keasar, T., Sadeh, A., & Shmida, A. 2008. Variability in nectar production and standing crop, and their relation to pollinator visits in a Mediterranean shrub. *Arthropod-Plant Interactions*, 2 (2): 117-123.

Kessler, D., Bhattacharya, S., Diezel, C., Rothe, E., Gase, K., Schöttner, M., & Baldwin, I. T. 2012. Unpredictability of nectar nicotine promotes outcrossing by hummingbirds in *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal*, 71(4): 529-538.

Klinkhamer, P. G., & de Jong, T. J. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos*, 399-405.

Lasso, E., & Naranjo, M. E. 2003. Effect of pollinators and nectar robbers on nectar production and pollen deposition in *Hamelia patens* (Rubiaceae). *Biotropica*, 35(1): 57-66.

Leiss, K. A. & Klinkhamer, P. G. L. 2005. Genotype by environment interactions in the nectar production of *Echium vulgare*. *Functional Ecology*, 19 (3): 454-459.

Lot, A., & Camarena, P. 2009. El Pedregal de San Ángel de la Ciudad de México: reserva ecológica urbana de la Universidad Nacional. *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF. p. 27-29.

Nava-López, M., Jujnovsky, J., Salinas-Galicia, R., Álvarez-Sánchez, J. & Almeida-Leñero L. 2009. Servicios ecosistémicos. *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF. p. 55.

- Lot, A., M. Pérez-Escobedo, G. Gil-Alarcón, S. Rodríguez-Palacios y P. Camarena. 2012. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Atlas de riesgos. UNAM, ICyTDF, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel., México, D.F. 52 pp.
- Lu, N. N., Li, X. H., Li, L., & Zhao, Z. G. 2015. Variation of nectar production in relation to plant characteristics in protandrous *Aconitum gymnantrum*. *Journal of Plant Ecology*, 8 (2): 122-129.
- Márquez-Guzmán J, Collazo-Ortega M, Martínez-Gordillo M, Orozco-Segovia A. y Vázquez-Santana S. 2013. Biología de angiospermas. Facultad de Ciencias. UNAM. México. p. 602
- Mejía, B. 2014. *Patrones de variación intraindividual en la producción de néctar en Echeveria gibbiflora*. Tesis para obtener el título de Maestro. Instituto de Ecología. UNAM.
- Mitchell, R. J. 1993. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: observation and experiment in the field. *Evolution*, 25-35.
- Mitchell, R. J. 2004. Heritability of nectar traits: why do we know so little?. *Ecology*, 85 (6): 1527-1533.
- Mitchell, R. J. & Waser, N. M. 1992. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers. *Ecology*, 73 (2): 633-638.
- Navarro, L. 1999. Pollination Ecology and Effect of Nectar Removal in *Macleania bullata* (Ericaceae) 1. *Biotropica*, 31(4): 618-625.
- Navarro, L. 2001. Reproductive biology and effect of nectar robbing on fruit production in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Plant Ecology*, 152 (1): 59-65.
- Nora, S., Albaladejo, R. G., Martínez, S. G., Robledo-Arnuncio, J. J., & Aparicio, A. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Revista Ecosistemas*, 20 (2-3).
- Ordano M. & Ornelas J. F. 2005. The cost of nectar replenishment in two epiphytic bromeliads. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 541–547
- Ornelas, J. F. & Lara, C. 2009. Nectar replenishment and pollen receipt interact in their effects on seed production of *Penstemon roseus*. *Oecologia*, 160 (4): 675-685.
- Ott, J. R., Real, L. A., & Silverfine, E. M. 1985. The effect of nectar variance on bumblebee patterns of movement and potential gene dispersal. *Oikos*: 333-340.
- Pacini, E. N. M. V. J., Nepi, M., & Vesprini, J. L. 2003. Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution*, 238 (1-4): 7-21.

Parra, V. 1988. *Ecología de la polinización de Echeveria gibbiflora DC en el pedregal de San Ángel. C. V. México*. Tesis para obtener título de Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM.

Parra, V., Vargas, F. C. & Eguiarte, L. E. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). *American Journal of Botany*, 80 (2): 153-159.

Pimienta-Barrios E. y del Castillo R.F. 2002. Reproductive biology. En: Nobel P.S. (Ed.). *Cacti. Biology and Uses*, pp. 75-90, University of California Press, Berkeley.

Pleasants, J. M., & Chaplin, S. J. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia*, 59 (2-3): 232-238.

Pyke, G. H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature*, 350: 58-59.

Quesada, M., Rosas F., Lopezaraiza, M, Aguilar, R., Ashworth, L., Rosas, V., Sánchez, G. & Martén, S. 2012. Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica. México. p. 75-78.

Rathcke, B. J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. Hunter, M., Ohgushi, T. & P.W. Price (Eds.). *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, CA. pp. 114-138.

Real, L. A. 1981. Uncertainty and pollinator-plant interactions: the foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. *Ecology*. 20-26.

Rocha M. & Gasca J. 2007. Ecología de la conservación. En *Ecología molecular*. Eguiarte, L. E., Souza, V. & X. Aguirre. (Eds.). Instituto Nacional de Ecología. p. 264.

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

Rzedowski, G. C. de, & Rzedowski, G. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a. ed., Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Michoacán, p. 222

Salinas-Esquivel, L., Arizmendi, M. D. C., Domínguez, C. A., Castillo-Guevara, C., & Lara, C. 2013. Producción de néctar y flores como rasgos compensatorios al robo de néctar en *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae): experimentos de campo. *Botanical Sciences*, 91 (1): 85-92.

SAS Institute Inc. 2011. JMP: Business Unit of SAS. Version 10 by Statistical Analysis System, Institute Inc. Cary. NC. USA.

- Sakai, S. 1993. A model for nectar secretion in animal-pollinated plants. *Evolutionary Ecology*, 7 (4): 394-400.
- Scott A., W. 2012. Evolution and ecological implications of “specialized” pollinators rewards. *Evolution of plant-pollinator relationships*. Cambridge University Press. p. 44-67.
- Singh V. K., Barman C. & Tandon R. 2014. Nectar robbing positively influences the reproductive success of *Tecomella undulata* (Bignoniaceae). *PLoS One*.18; 9 (7): e102607.
- Shafir, S. 2000. Risk-sensitive foraging: the effect of relative variability. *Oikos*, 88 (3): 663-669.
- Shafir, S., Bechar, A., & Weber, E. U. 2003. Cognition-mediated coevolution–context-dependent evaluations and sensitivity of pollinators to variability in nectar rewards. *Plant Systematics and Evolution*, 238 (1-4): 195-209.
- Shafir, S., Wiegmann, D. D., Smith, B. H., & Real, L. A. 1999. Risk-sensitive foraging: choice behaviour of honeybees in response to variability in volume of reward. *Animal Behaviour*, 57 (5): 1055-1061.
- Soberón M, J. & Martínez Del Río, C. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. Boucher, D. H. & C. Helm (Eds.). *The biology of mutualism*. London, pp. 192-216.
- Southwick, E. E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology*. 65: 1775-1779.
- Stephens, D. W. 1981. The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Animal behaviour*. 29: 628-629.
- Thomson, J. D., & Plowright, R. C. 1980. Pollen carryover, nectar rewards, and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. *Oecologia*, 46 (1): 68-74.
- Vargas, C. F. & Parra-Tabla, V. 2002. Floral abundance, territoriality, and the importance of *Echeveria gibbiflora* to *Cynanthus latirostris* (Apodiformes: Trochilidae) during winter. *The Southwestern Naturalist*, 47 (4): 623-626.
- Veiga-Blanco, T., Galetto, L., & Machado, I. C. 2013. Nectar regulation in *Euphorbia tithymaloides* L., a hummingbird-pollinated Euphorbiaceae. *Plant Biology*, 15 (5): 910-918.
- Waser, N. M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. Real, L. A. (Ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando, FL. pp. 241– 286.
- Waser, N. M. & McRobert, J. A. 1998. Hummingbird foraging at experimental patches of flowers: evidence for weak risk-aversion. *Journal of Avian Biology*. 305-313.
- Willmer P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. pp. 203, 208, 209, 234-240.

Zimmerman, M. 1990. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. En: J. Lovett Doust, & L. Lovett Doust (Eds.), *Plant reproductive ecology: patterns and strategies* (pp. 157–178). New York: Oxford University Press.