



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA**

**Determinantes de las respuestas funcionales de los  
polinizadores y su efecto sobre las interacciones planta-planta**

# **TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**Melbi Alejandro Ramos Fabiel**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Carlos Martorell Delgado, Facultad de Ciencias,  
UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Jaime Zúñiga Vega, Facultad de Ciencias UNAM  
Dr. Juan Fornoni Agnelli, Instituto de Ecología UNAM**

**MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO**

**ABRIL, 2017**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA**

**Determinantes de las respuestas funcionales de los  
polinizadores y su efecto sobre las interacciones planta-planta**

# **TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**Melbi Alejandro Ramos Fabiel**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Carlos Martorell Delgado, Facultad de Ciencias,  
UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Jaime Zúñiga Vega, Facultad de Ciencias UNAM  
Dr. Juan Fornoni Agnelli, Instituto de Ecología UNAM**

**MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO**

**ABRIL, 2017**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/240/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

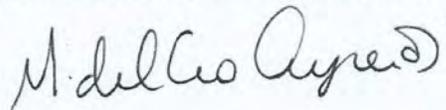
Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **23 de enero de 2017** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **RAMOS FABIEL MELBI ALEJANDRO** con número de cuenta **303231479** con la tesis titulada "**Determinantes de las respuestas funcionales de los polinizadores y su efecto sobre las interacciones planta-planta**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**:

Presidente: DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD  
Vocal: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI  
Secretario: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI  
Suplente: DR. OMAR ÁVALOS HERNÁNDEZ  
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 17 de marzo de 2017



**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**



## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a:

- El Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- Al Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (CONACyT) por la beca proporcionada durante mis estudios de maestría.
- Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT/DEGAPA UNAM) por el financiamiento para la realización del proyecto (PAPIIT IN225511) a cargo del Dr. Carlos Martorell Delgado.
- Al Dr. Carlos Martorell Delgado por la paciente dirección de esta tesis.
- Al Dr. Jaime Zúñiga Vega por sus comentarios y valiosos aportes a este trabajo.
- Al Dr. Juan Fornoni Agnelli por su ayuda a entender mejor los fenómenos ecológicos que subyacen este trabajo.
- A los miembros del jurado que revisó esta tesis, integrado por la Dra. Mariana Benitez Keinrad, la Dra. Ek del Val de Gortari y el Dr. Omar Ávalos Hernández.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis papás, por no dudar en ningún momento de lo mucho que disfruto hacer esto y que en verdad vale la pena. A mis hermanas por seguir compartiendo conmigo los mejores y peores momentos de nuestras vidas (por si quedan dudas, éste pertenece a los mejores).

A mi tutor, el Dr. Carlos Martorell, por dedicar tanto tiempo a que aprendiera lo que desde un inicio le pedí me enseñara: a entender mejor los números. A su paciencia casi infinita con mi torpeza y con el tiempo que me llevo completar esta tesis. Carlos, sin duda eres una de las personas más inteligentes que tiene esta universidad, gracias por compartir conmigo tantos conocimientos y tu forma de ver el mundo de la Ciencia.

Al Dr. Jaime Zúñiga y al Dr. Juan Fornoni por ayudarme a entender mucho mejor lo que estaba haciendo. No sólo ayudaron a mejorar este trabajo, también ayudaron a que no dejara de

A Manu, por estar conmigo cuando más te necesité y porque sin duda esta parte de mi vida la disfruté más contigo.

Al Dr. Alexander Correa, porque su amistad y enseñanzas me ayudaron a no abandonar lo que más me gusta hacer. Gracias querido Dr.

A Manuel Sosa, por no dejar de darme ánimos y ayuda para terminar este trabajo. Gracias por todo.

A los grupos de trabajo de Ecología de Ambientes Limitantes y Ecología y Diversidad Vegetal. Particularmente al M. en C. Diego García Meza por su ayuda en campo y al Biól. Marco Romero Romero por su ayuda con la base de datos. Gracias a Fernando Pedraza por ayudarme a ver tantos y tantos videos. Gracias a todos por escucharme y brindarme comentarios en cada seminario que presenté.

A la comunidad de Concepción Buenavista por permitirme llevar a cabo el trabajo de campo. Gracias porque durante el tiempo que pasé en su comunidad siempre fui bien recibido.

Gracias a Nona por su calidez, amabilidad y su exquisita comida. Estar en tu casa mientras se trabaja tanto en campo hace que todo sea más fácil.

*A tía Nea,  
por 95 años de trabajo incansable.  
Y porque 29 de esos me los ha regalado a mí.*

## ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
1.1 Presentación del estudio	3
1.2 Interacción planta-polinizador	4
1.3 Efecto del vecindario en la interacción planta-polinizador-planta	4
1.3.1 Efectos negativos	6
1.3.2 Efectos positivos	8
1.4 Respuestas funcionales de los polinizadores	9
2. Objetivo	12
3. Hipótesis	12
4. Método	13
4.1 Sitio y especies de estudio	13
4.2 Trabajo de campo	14
4.3 Análisis estadísticos	16
4.3.1 Visita de los polinizadores a los cuadros	16
4.3.2 Respuesta funcional de los polinizadores a la densidad floral	18
4.3.3 Número total de visitas, probabilidad de visita por polinizador y visitas por hora	21
4.3.4 Contribución de los componentes de la respuesta funcional a la interacción planta-planta	21
5. Resultados	23
5.1 Efecto de la abundancia floral y la temperatura sobre la atracción de polinizadores	22
5.2 Respuesta funcional de los polinizadores a la densidad floral	25

5.3 Efectos de los polinizadores en la interacción planta-planta	27
5.6 Sensibilidad de la interacción indirecta entre plantas a los parámetros del modelo	33
6. Discusión	35
6.1 Sobre los métodos y los supuestos de este trabajo	36
6.2 Efecto de la temperatura	37
6.3 Efecto de la densidad en la detectabilidad de larga distancia	37
6.4 Atracción a corta distancia	39
6.5 Efectos sobre las interacciones planta-planta	44
7. Conclusiones y perspectivas	50
8. Literatura citada	53

## RESUMEN

El estudio de las interacciones ecológicas se ha enfocado en sus efectos directos; es decir, aquellos que son el resultado de la interacción física o química entre dos especies. Sin embargo, muchas interacciones son indirectas. En éstas, la presencia o densidad de una especie iniciadora, afecta a una especie intermediaria, la cual a su vez tiene un impacto sobre la especie receptora. Un ejemplo de este tipo de efectos son las interacciones indirectas entre plantas mediadas por polinizadores. Un factor importante que puede determinar el signo e intensidad de dichas interacciones son las respuestas funcionales de los polinizadores, las cuales dependen de la densidad floral y las especies que componen el vecindario. En este estudio, se analizaron las respuestas funcionales de los visitantes florales más comunes (*Apis mellifera* y dípteros de la familia Bombyliidae) de un pastizal semiárido y sus efectos sobre las interacciones indirectas entre seis de las especies de hierbas más abundantes. Se delimitaron 1072 cuadros de 40 × 60 cm con densidades variables de las seis especies vegetales. En los cuadros se filmaron videos de 20 minutos. En cada cuadro se contó el número de flores de cada una de las especies, el número de visitantes que ingresaron, el número de visitas (contactos con las flores) que realizó cada insecto y la especie de flor visitada, así como el tiempo que tardó cada visitante sobre la flor. El modelo que se usó constó de dos partes: (1) el número de visitantes que recibe un cuadro, el cual puede verse modificado por el número de flores que hay en su interior y la capacidad del polinizador para detectarlas a larga distancia; y (2) el número de visitas que efectúa un insecto una vez que está dentro del cuadro y que depende del tiempo de manipulación, la detectabilidad a corta distancia y de sus cambios densodependientes, para lo cual se usó una versión modificada de la ecuación del disco. Finalmente, se analizó el aporte de los componentes de las respuestas funcionales (detectabilidad a corta y larga distancia y el tiempo de manipulación) sobre las interacciones entre plantas mediadas por polinizadores. Los análisis fueron realizados por separado para cada conjunto de polinizadores. Los resultados indican que el número de visitas que realiza un polinizador a las flores dentro de un cuadro depende de varios factores: el tiempo de manipulación, la capacidad intrínseca de las flores para hacerse notar (detectabilidad), y los efectos de los cambios densodependientes de las flores sobre la detectabilidad. Sin embargo, el recurso fundamental por el que ocurre la competencia entre plantas es el tiempo del que disponen los polinizadores: en los casos en los que un polinizador invierte mucho tiempo al visitar una especie de planta, el impacto sobre las demás flores suele ser muy negativo. Esta competencia por el tiempo de los visitantes dependió de la detectabilidad de las especies: aquéllas poco atractivas (detectables) ejercieron un efecto competitivo débil. Esto se debe a que recibían pocas visitas y por lo tanto no reducían el tiempo disponible para las demás especies. Finalmente, los cambios densodependientes modificaron la probabilidad de que una flor fuera visitada por un insecto que entró en el cuadro, la mayoría tornándolos negativos. Los resultados también muestran que tanto visitantes como plantas se ven beneficiados por densidades florales de entre 10 y 20 flores: tanto las plantas como los polinizadores siguen diferentes estrategias para aprovechar mejor el recurso mutuo; mientras las plantas buscan ser más detectables (a larga y corta distancia), los polinizadores buscan maximizar la energía ganada y minimizar la invertida.

## ABSTRACT

The study of ecological interactions has focused on direct effects, i.e., those that are the result of the physical or chemical interaction between two species. However, many interactions are indirect. In these, the presence or density of an initiating species, affects an intermediate species, which in turn has an impact on the recipient species. An example of such phenomenon are plant-plant interactions mediated by pollinators. A factor that may determine the sign and intensity of these interactions is the functional responses of the pollinators, which depend on the density and the species that compose the neighborhood. In this study, I analyze the functional responses of the most common pollinators (*Apis mellifera* and diptera flies in the family Bombyliidae) in a semiarid grassland, and their effects on the indirect interactions between six of the most abundant herb species. A total of 1072 plots of 40 × 60 cm were delimited with varying densities of the six plant species. In the plots, 20-minute videos were filmed. In each video, I counted the number of flowers of each of the species, the number of visitors that entered the plot, the number of visits (contacts with flowers) made by each insect and the species of flower visited, as well as the time every visitor spent on each flower. The model used consisted of two parts: (1) the number of visitors entering a plot, which could be modified by the number of flowers inside and the ability of the pollinator to detect them at a long distance; and (2) the number of visits an insect makes once it is within the plot, which depends on the time of manipulation, the short-distance detectability and its density-dependent changes, for which a modified version of the disk equation was used. Finally, the contribution of the components of the functional responses (detectability to short and long distance and the manipulation time) on the interactions between plants mediated by pollinators was analyzed. The analyses were performed separately for each set of pollinators. The results indicate that the number of visits made by a pollinator to the flowers within a plot depends on several factors: the handling time, the intrinsic capacity of the flowers to be noticed (detectability), and the density-dependent effects of the flowers on the detectability. However, the main resource for competition between plants was the time available to pollinators: in cases where a pollinator invests a lot of time in visiting a species of plant, the impact on other flowers is usually extremely negative. This competition for the time of the visitors depended on the detectability of the species: those that were unattractive (detectable) had a weak competitive effect. This was because they received few visits and therefore did not reduce the time available for the other species. Finally, the increase in the density of a flower species reduced in general the probability that others were visited by a given insect. The results also show that both visitors and plants are benefited by floral densities of between 10 and 20 flowers: both plants and pollinators follow different strategies to make better use of the mutual resource, while the plants seek to be more detectable (long and short distance), the pollinators seek to maximize the energy gained and minimize that invested.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1 Presentación del estudio

La dinámica de los sistemas presa-depredador está íntimamente ligada a la tasa de alimentación de los depredadores y a la densidad de sus presas; es decir, a su respuesta funcional (Holling 1965; Abrams y Ginzburg 2000). Los modelos de la respuesta funcional son comúnmente usados en la ecología teórica y aplicada para extraer información acerca de los mecanismos asociados con la conducta de alimentación de los depredadores. Bajo el supuesto de que los polinizadores se comportan como depredadores y las flores como presas, los modelos de respuestas funcionales resultan útiles para analizar la conducta de los polinizadores, así como los componentes que la determinan (Feldman 2006).

Mientras que la polinización puede ser concebida como una forma de depredación desde la perspectiva del polinizador, esta interacción ha sido estudiada como competencia en los estudios fitocéntricos (Bell *et al.* 2005; Mitchell *et al.* 2009). Esto se debe a que los polinizadores son un recurso limitado para las plantas. Durante décadas, la competencia ha sido interpretada como la fuerza principal que estructura a las comunidades vegetales. Sin embargo, en los últimos años, ha aumentado el número de estudios en los que se ha encontrado facilitación entre las plantas. La mayoría de los efectos positivos, o facilitativos, reportados en las comunidades vegetales son provocados por efectos directos, en los cuales una especie facilitadora mitiga los efectos negativos del ambiente sobre la especie facilitada (Smith *et al.* 2007). Las interacciones indirectas positivas (IIP) entre plantas han sido documentadas dentro de cascadas tróficas (Wootton 1994), cuando las especies se asocian

contra enemigos naturales (Hambäck *et al.* 2000), como resultado de interacciones competitivas con otras especies vegetales (Miller 1994), y también a través de polinizadores compartidos ya que una especie de planta puede incrementar la tasa de visita de otras en su vecindario (Moeller 2004, Ghazoul 2006).

## **1.2 Interacción planta-polinizador**

La interacción planta-polinizador se basa en el principio de intercambio de beneficios. Por un lado, se estima que entre el 87.5 y el 90% de las especies de plantas necesitan de polinizadores para poder reproducirse (Buchmann y Nabhan 1996; Ollerton *et al.* 2011). De hecho, la dependencia es tan estrecha que algunas especies de plantas no producen semillas en ausencia de polinizadores (Ottout 2000; Méndez-Ramírez *et al.* 2004). Por otro lado, miles de especies de insectos y otros cientos de especies de vertebrados se ven beneficiadas de las recompensas provistas por las flores (Kearns *et al.* 1998).

## **1.3 Efecto del vecindario sobre la interacción planta-polinizador-planta**

El estudio de las interacciones se ha enfocado en los efectos directos; es decir, aquellos que son el resultado de la interacción física entre dos especies (Wootton 1994). Sin embargo, muchas interacciones son indirectas. En éstas, la presencia o densidad de una especie iniciadora afecta a una especie intermediaria, la cual a su vez tiene un impacto sobre la abundancia, la tasa de crecimiento o el genotipo de la especie receptora (Strauss 1991; Wootton 1994).

La mayoría de los estudios sobre las interacciones indirectas mediadas por polinizadores (IIMP) se han centrado en los efectos intraespecíficos (Knight 2003; Feldman 2006; Essenberg 2012; Johnson *et al.* 2012), o en la interacción entre un par de especies de plantas a través de sus polinizadores compartidos (Sieber *et al.* 2011; Ye Zhong-Ming *et al.* 2013; Tokuda *et al.* 2015). En ambos casos, se ha encontrado que los individuos que crecen cercanos entre sí comparten polinizadores (Rathcke 1983; Mitchell *et al.* 2009), y por lo tanto las características del vecindario podrían repercutir sobre la forma en que las plantas interaccionan. Entre estas características, la identidad, la morfología, el arreglo espacial y la densidad de las flores han sido las más estudiadas (Feinsinger *et al.* 1986; Klinkhamer y de Jong 1990; Streinzer *et al.* 2009; Lazaro y Totland 2010; Liao y Harder 2014; de Waal *et al.* 2015).

La densidad floral ha recibido particular atención como principal responsable de las interacciones IIMP. La densidad floral tiene impactos fuertes sobre la distribución espacial de los polinizadores, ya que modifica tanto sus patrones de forrajeo como sus abundancias (Rathcke 1983; Geber y Moeller 2006; Ye *et al.* 2013). Por lo tanto, la densidad floral puede cambiar la manera en que las especies vegetales interaccionan al alterar la forma en que los polinizadores las perciben. Por ejemplo, se ha encontrado que los parches con un gran número de especies e individuos que florecen simultáneamente resultan mucho más atractivos a los polinizadores en comparación con vecindarios monoespecíficos o con flores solitarias (Rathcke 1983). Por lo tanto, un vecindario más diverso o más denso puede resultar en un parche con más número de visitas (Laverly y Plowright 1988). Otros trabajos han

encontrado que las plantas en áreas muy densas reciben granos de polen por entrecruzamiento, y generalmente tienen una mayor adecuación que las plantas de áreas poco densas (Klinkhamer y Jong 1990; Knight 2003; Waites y Agren 2004).

Este efecto positivo se puede perder cuando la densidad floral es muy alta; por ejemplo, un estudio realizado con la especie autoincompatible *Nierembergia linariifolia* encontró que la densidad de individuos estuvo correlacionada positivamente con la producción de semillas cuando la densidad estaba entre 0 y 12 plantas por metro cuadrado, pero estuvo negativamente correlacionada a mayores densidades (Nattero et al. 2011). Este efecto negativo puede deberse a la competencia por polinizadores. La cual ocurre cuando los polinizadores no pueden visitar todas las plantas, por lo que un aumento en la densidad de flores implica que una mayor proporción de éstas no será polinizada (Munoz y Cavieres 2008). Por ello se ha planteado que la densidad poblacional modifica el signo de las IIMP, el cual varía a lo largo de un continuo que va de las interacciones positivas a las negativas (Ratchke 1983; Bronstein 1994).

### **1.3.1 Efectos negativos**

Las IIMP de signo negativo son provocadas principalmente por dos procesos distintos: la competencia por la visita de los polinizadores (competencia por explotación) y la competencia a través de transferencia interespecífica de polen (competencia por interferencia; Waser 1983). En el primero, un número limitado de polinizadores significa que una o ambas especies tendrán una disminución en el número de visitas por flor (Chittka y

Schurkens 2001). En el segundo, los polinizadores podrían o no estar limitados, pero la transferencia interespecífica de polen tiene como resultado un éxito reproductivo menor (Brown y Mitchell 2001).

A pesar de los efectos negativos de las IIMP, muchas especies vegetales suelen tener tiempos de floración superpuestos y compartir polinizadores generalistas (Gross *et al.* 2000, Stone *et al.* 2003). La floración simultánea puede deberse a limitaciones filogenéticas, en las que las especies emparentadas florecen durante la misma época del año (Wright y Calderón 1995). Un segundo escenario de floración simultánea podría ocurrir cuando la coexistencia de plantas que coflorecen está determinada por que los polinizadores sólo están disponibles durante una temporada determinada del año (Ye *et al.* 2015). Un tercer escenario del porqué de la floración simultánea es la presencia de condiciones ambientales óptimas, tales como la temperatura, duración del día y precipitación (Stone *et al.* 1996). Sin embargo, la cofloración pudo haber evolucionar también como resultado de IIMP de signo positivo.

### **1.3.2 Efectos positivos**

Los efectos positivos (facilitación) de las IIMP aparecen cuando una planta que atrae a los polinizadores favorece a otras en su vecindario (Moeller 2004; Sargent y Ackerly 2008). En este caso, la probabilidad que una planta sea visitada se incrementa gracias a sus vecinos, tanto conoespecíficos como heteroespecíficos. Los efectos positivos son muy bien conocidos entre individuos de una misma especie (Rodger *et al.* 2013), en cuyo caso pueden concebirse como efecto Allee (Duffy *et al.* 2013). Sin embargo, estas IIMP positivas han sido

poco documentadas en el contexto de las interacciones entre diferentes especies de plantas (Ghazoul 2006).

La facilitación interespecífica puede ocurrir cuando los polinizadores no discriminan entre tipos florales. Esto podría resultar en tasas de visitas similares a las reportadas para despliegues intraespecíficos o arreglos florales convergentes. En este escenario, el éxito de la polinización aumenta conforme lo hace el tamaño del despliegue colectivo. Si los polinizadores son generalistas o no son capaces de discriminar perfectamente entre tipos florales (Thomson y Chittka 2001), entonces la polinización de especies raras o con menor cantidad de recompensa se incrementará por la atracción ejercida por las especies con una gran cantidad de recompensa o muy abundantes (especies imán; Thomson 1978; Laverty 1992; Johnson *et al.* 2003).

#### **1.4 Respuestas funcionales de los polinizadores**

El concepto de respuesta funcional es fundamental para comprender las IIMP tanto positivas como negativas. Una respuesta funcional describe la relación entre la tasa per cápita de consumo de los depredadores y la densidad de las presas (Case 2000). Holling (1959) propuso varios tipos de respuesta funcional: En la respuesta tipo I, la tasa de consumo de presas incrementa de manera constante con la densidad de éstas. En la respuesta tipo II la tasa de consumo se incrementa rápidamente a bajas densidades, pero eventualmente se satura aproximándose a una asíntota ya que los depredadores se sacian o carecen del tiempo para manipular a más presas. La respuesta tipo III es una curva sigmoidea en la cual

las presas tienden a ser ignoradas cuando están a bajas densidades, pero su consumo se incrementa a densidades medias para finalmente llegar a una asíntota en densidades muy altas debido a los mismos mecanismos involucrados en la respuesta de tipo II (Case 2000).

Los modelos de respuestas funcionales de depredadores pueden usarse para modelar el número de visitas en función de la densidad floral. Uno de dichos modelos es la ecuación del disco, que en su forma más sencilla incorpora dos de los factores señalados anteriormente (Case 2000): el tiempo de manipulación del polinizador (el cual incluye tiempo de búsqueda, extracción de los recursos ofrecidos por la flor, traslado de los mismos a la colmena etc.) y la capacidad de la flor para atraerlo, es decir, su detectabilidad. Si sólo se considera una especie de planta, la ecuación del disco

$$V = \frac{a(F)F}{1 + a(F)Ft_{m,i}}$$

describe el número total de visitas  $V$  en función del número de flores  $F$ . La función  $a(F)$  describe la detectabilidad de la especie vegetal en función de su propia densidad floral. El parámetro  $t_m$  es el tiempo de manipulación que invierte un polinizador en cada flor ( $i$ ). Si  $a(F)$  es igual a una constante, entonces la respuesta funcional es de tipo II. Si por el contrario,  $a(F)$  se incrementa con la densidad, pues los polinizadores tienden a localizar más fácilmente las áreas con grandes densidades de plantas (Sih y Baltus 1987; Hansen et al. 2007) la respuesta funcional es de tipo III (Case 2000). Semejantes cambios en la detectabilidad explicarían entonces las IIMP positivas (Feldman 2006).

La detectabilidad involucra diferentes atributos fenotípicos relacionados con la atracción: el aspecto físico de las flores (forma, olor, color) y la recompensa que ofrecen (polen, néctar y aceites entre otros), través de los cuales los polinizadores deciden visitar o no determinada especie vegetal. Los polinizadores pueden emplear diferentes señales para detectar a las flores dependiendo de la distancia a la que se encuentren. Por ejemplo, las señales olfativas suelen predominar a largas distancias, pero cuando el insecto está cerca de las flores tiende a usar señales visuales (Chittka y Raine 2006). La combinación de varias señales permite a los polinizadores elegir las especies que aumentan su recompensa y reducen el tiempo que invierten ( $t_m$ ) para obtenerla. Entre más señales ofrezcan las especies vegetales, la probabilidad de que los polinizadores se equivoquen al buscarlas disminuye (Dyer y Chittka 2004; Leonard et al. 2011). Además, si una especie ofrece señales de múltiples componentes, la probabilidad de que un polinizador visite especies con mimetismo batesiano decrece (Schiestl 2005). Los beneficios para las especies que ofrecen más de una señal para atraer polinizadores trae como consecuencia que los polinizadores transporten más polen conoespecífico (Levin 1978). La mayoría de los estudios sobre estos fenómenos se han realizado con *Apis mellifera* o especies del género *Bombus* (Leonard et al. 2011), y poco se sabe acerca de la conducta de otros grupos de insectos.

Como ya se señaló, el signo de las IIMP depende de la densidad floral (Sih y Baltus 1987). El comportamiento de los polinizadores, sintetizado en la ecuación del disco, podría explicar este fenómeno. Imaginemos un paisaje en el que hay parches con distintas densidades de flores. Los parches con poca densidad son casi indetectables y recibirían muy

pocas visitas (Levin 1972). El incremento de la densidad floral podría atraer a más polinizadores hacia el parche al aumentar su detectabilidad (detección a larga distancia) por lo que habría un efecto facilitador (Rathcke 1983). Sin embargo, si la densidad del parche es muy alta, el tiempo del que dispone un polinizador y el número de estos se tornarían insuficientes para poder visitar a todas las flores del vecindario. Esto significaría IIMP competitivas, ya que habría menos visitas per cápita. De esta manera, los polinizadores mostrarían una respuesta funcional tipo III (Holling 1959), lo cual concuerda con lo sugerido por Rathcke (1983), es decir, una relación cuadrática negativa entre la densidad floral y la tasa de visitas a flores individuales.

A pesar de que el uso de las respuestas funcionales para estudiar la polinización es muy atractivo, hay pocos trabajos que exploren el efecto del vecindario (su densidad y las especies que los componen) sobre el número de visitantes florales que es capaz de atraer. En este estudio, se analizaron estos aspectos en un sistema de seis especies de hierbas dominantes que son visitadas principalmente por abejas (*Apis mellifera*) y dípteros (Bombyliidae). Para ello, fueron desarrollados diferentes modelos estadísticos que describen el comportamiento de los polinizadores en parches con diferentes densidades de las especies vegetales de estudio, los cuales fueron parametrizados con datos de campo. Finalmente, se analizó el aporte de los componentes de las respuestas funcionales (detectabilidad a corta y larga distancia, así como el tiempo de manipulación) sobre las interacciones entre plantas mediadas por polinizadores.

## **2. OBJETIVO**

General: Caracterizar los componentes de la respuesta funcional de los visitantes florales y evaluar su efecto sobre la interacción indirecta planta-planta mediada por polinizadores.

Objetivos particulares:

- 1) Determinar los efectos densodependientes que determinan la detectabilidad a larga distancia de un parche con flores.
- 2) Caracterizar la respuesta funcional de los polinizadores en un contexto donde hay diferentes especies de plantas con flor.
- 3) Estimar la intensidad y signo de las IIMP a partir de la tasa de visitas que una especie recibe en función de su propia densidad floral y de la de las especies del vecindario.
- 4) Determinar la contribución de los componentes de la respuesta funcional a la interacción indirecta planta-planta mediada por polinizadores.

## **3. HIPÓTESIS**

Las interacciones planta-planta tienen componentes positivos y negativos que pueden depender de la densidad. Los polinizadores experimentan mayor atracción hacia parches con muchas flores, lo que implica interacciones positivas, pero también hay competencia por los polinizadores ya que éstos y el tiempo del que disponen son insuficientes para visitar a todas las flores del parche. Los efectos positivos y negativos pueden depender de la conducta de los polinizadores, así como de las densidades de las especies vegetales.

## 4. MÉTODO

### 4.1 Sitio y especies de estudio

El estudio se realizó en un pastizal semiárido en la región de La Mixteca Alta en Oaxaca (Concepción Buenavista, 17°53'N 97°25'W), el cual se localiza a una altitud de 2275 m s.n.m. El sitio se encuentra en una región semiárida (BS<sub>1</sub>) con una temperatura promedio anual de 16.3°C y una precipitación media anual de 530.3 mm (Villareal-Barajas y Martorell 2009). La temporada húmeda se concentra entre mayo y septiembre (Almanza-Celis y Martorell 2008). La profundidad del suelo es muy variable, aunque por lo general es poco profundo (<20 cm), y se desarrolla sobre toba andesítica continua. La comunidad vegetal se ha descrito como pastizal de *Bouteloua* (Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980), la cual está dominada por hierbas de tamaño pequeño ( $\leq 5$  cm de altura). Se pueden encontrar hasta 135 individuos y hasta 25 especies en cuadros de 10 × 10 cm (Martorell y Freckleton 2014, Martorell et al. 2017).

Se seleccionaron seis especies de plantas polinizadas por insectos y con abundancias relativamente altas (Tabla 1). Las seis especies de estudio poseen flores llamativas y ofrecen recompensa (polen o néctar). La floración de *Oxalis lunulata*, la cual ocurre desde finales del mes de mayo a principios de julio, no coincide con tres de las seis especies seleccionadas (*Florestina pedata*, *Sanvitalia procumbens* y *Thymophylla aurantiaca*), las cuales florecen de agosto a finales de noviembre. Las dos especies restantes (*Richardia tricocca* y *Tridax coronopifolia*) florecen durante todo el periodo de muestreo (julio-noviembre). Además, *Oxalis* presenta tristilia y es autoincompatible, por lo que necesariamente requiere de un

vector de polen. Por simplicidad, sólo se usará en adelante el nombre del género para referirse a las especies.

**Tabla 1.** Características de las seis especies de plantas seleccionadas para el estudio. A=Asteraceae, O= Oxalidaceae, R= Rubiaceae.

Familia	Especie	Ciclo de vida	Color	Imagen
A	<i>Florestina pedata</i> (Cav) Cass.	Anual	Blanco	
A	<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	Anual	Amarillo	
A	<i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandege) Ryb.	Anual	Amarillo	
A	<i>Tridax coronipifolia</i> (Kunth) Hemsl.	Anual o perenne	Amarillo o blanco	
O	<i>Oxalis lunulata</i> Zucc.	Perenne	Violeta	
R	<i>Richardia tricocca</i> (Torr. y A. Gray) Standl.	Perenne	Blanco	

#### 4.2 Trabajo de campo

Se realizaron cinco salidas mensuales (julio-noviembre), con una duración aproximada de 10 días cada una, con lo que se pretendió cubrir el periodo de floración de las seis especies de estudio. Se delimitaron 1072 cuadros de 40 × 60 cm con densidades variables de las seis

especies vegetales. En la medida de lo posible, se procuró que cada cuadro cubriese un parche más o menos aislado de flores. En los cuadros se filmaron videos de 20 minutos cada uno. La cámara se colocó a una distancia aproximada de 65 cm por encima del cuadro, procurando que toda el área estuviera enfocada (Figura 1). Se ocuparon tres cámaras Canon Powershot SX 500 IS con capacidad para grabar vídeos de alta resolución (1280 × 720 píxeles). En cada cuadro se contó el número de flores de cada una de las especies y el número de visitantes que ingresó al cuadro. También se registró el número de visitas (contactos con las flores) que realizó cada insecto y la especie de flor visitada, así como el tiempo que tardó cada visitante posado sobre la flor.

Como la actividad de los polinizadores depende de la temperatura (Corbet *et al.* 1993; Kwon y Saeed 2003), se registró la temperatura con data loggers HOBO U23 Pro v2 External (ONSET) cada diez minutos. Los sensores se colocaron a ras del suelo ya que las flores de todas las especies crecen muy próximas al suelo. A partir de esta información se obtuvo la temperatura promedio para cada video de 20 minutos.



**Figura 1.** Muestreo de las visitas que recibieron diferentes combinaciones de flores. En la imagen se aprecia un cuadro con densidad alta de *Thymophila aurantiaca*.

### **4.3 Análisis estadísticos**

El número de visitas que recibe un conjunto de flores en un cuadro puede ser modelado, como ya se señaló, mediante la ecuación del disco. Sin embargo, dicho modelo está basado en la conducta de un polinizador individual. El número total de visitas que recibe una especie focal  $M_f = NV_f$ , donde  $V_f$  es el número de visitas que efectúa en promedio un polinizador a la especie focal, y  $N$  es el número de visitantes. El modelo que se empleó consta entonces de estas dos partes: (1) el número de visitantes que recibe un cuadro, el cual puede verse modificado por el número de flores que hay en su interior y la capacidad del polinizador para detectarlas. Como los parches de flores estaban en general aislados, la detección a larga distancia podría jugar un papel importante en este proceso; y (2) el número de visitas que efectúa un insecto una vez que está dentro del cuadro, para lo cual se usó una versión modificada de la ecuación del disco. Los procedimientos estadísticos para ajustar ambos componentes del modelo se detallan a continuación.

#### **4.3.1 Visitas de los polinizadores a los cuadros**

Se ajustaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM) para estimar el efecto de la temperatura (°C) y la densidad floral de cada especie sobre el número de visitas que recibió cada cuadro por periodos de 20 min. La variable de respuesta fue el número de entradas de polinizadores al parche (conteo), el efecto aleatorio fue el día de muestreo, y las variables explicativas de efecto fijo fueron el número de flores de las seis especies, la temperatura y el cuadrado de la temperatura. Estos dos últimos términos se incluyeron en

los modelos debido a que se ha encontrado que algunos grupos de polinizadores suelen estar más activos dentro de cierto intervalo de temperatura óptimo (Corbet *et al.* 1993), y la inclusión de un término cuadrático permite modelar este comportamiento. La forma general de este modelo es, por lo tanto

$$\log(N) = \beta_0 + \beta_T T + \beta_{T^2} T^2 + \sum_{i=1}^5 \beta_i F_i \quad (1)$$

donde  $N$  es el número de polinizadores que entran al cuadro,  $T$  es la temperatura,  $F_i$  es el número de flores de la especie  $i$  en el cuadro, y las  $\beta$  son coeficientes que deben estimarse por máxima verosimilitud. Las  $\beta$  correspondientes a las densidades florales modifican la probabilidad de que el cuadro sea detectado por el polinizador a largas distancias; es decir, son una medida de la detectabilidad alarga distancia (DLD). Para el ajuste se empleó el error binomial negativo y la función de enlace log. Los modelos fueron calculados usando el paquete lme4 (Bates *et al.* 2014) en R (R Development Core Team 2014).

Se ajustaron dos conjuntos de modelos, uno con la temperatura y otro con ésta y su término cuadrático. Los modelos dentro de cada conjunto difirieron en las especies cuya densidad floral fue incluida como variable explicativa. *Oxalis* no fue incluido en este análisis ya que no se contó con los datos de temperatura para el mes de julio. Se ajustaron los 32 modelos posibles de cada conjunto, y se obtuvo el modelo promedio ponderado por los pesos de Akaike (Burnham y Anderson 2002). El criterio de información de Akaike (AIC) es un estadístico usado para la comparación y selección de modelos, el cual puede ser interpretado como una distancia entre el modelo calculado y el modelo real que se desconoce. El AIC ha sido definido como dos veces el valor de máxima verosimilitud más

dos veces el número de parámetros usados para estimar el modelo. Las dos unidades sumadas por cada parámetro usado son consideradas una penalización; es decir, el AIC toma en cuenta la complejidad de los modelos calculados y premia la simplicidad de éstos (Burnham y Anderson 2002).

Los modelos se ajustaron para el conjunto completo de polinizadores (visitas tanto de ápidos como de dípteros), así como de manera individual para cada grupo. Para evaluar si la separación en grupos de polinizadores es justificable se sumó el número de visitas predicho por los modelos para cada grupo. Para evaluar la verosimilitud de la suma, se usó una convolución de la suma de dos distribuciones con error binomial negativo usando el método propuesto por Furman (2007). A partir de esta verosimilitud se estimó el AIC para la suma de los modelos para los dos grupos de insectos por separado. Ésta se comparó con el AIC del modelo ajustado usando las visitas de ambos grupos de polinizadores indistintamente. Si el AIC de la suma de los dos modelos conjuntos fuera el menor, entonces se justificaría la separación de los polinizadores en dos gremios. Para este análisis se usaron los mejores modelos para abejas y dípteros según su AIC.

#### **4.3.2 Respuesta funcional de los polinizadores a la densidad floral**

Para evaluar el efecto de la densidad floral de diferentes especies sobre el número de visitas que recibe una especie focal ( $V_i$ ) se modificó la ecuación del disco (Holling 1953) para incorporar diferentes especies de plantas. La ecuación modificada es

$$V_f = \frac{a_f(F_1, F_2, \dots, F_6) F_f}{1 + \sum_i a_i(F_1, F_2, \dots, F_6) F_i t_{m,i} k} \quad (2)$$

donde  $F_f$  es la densidad floral de la especie focal y  $F_i$  es la densidad floral de la especie  $i$  (donde  $i$  incluye a la especie focal). La función  $a_f$  representa la detectabilidad a corta distancia (DCD) de la especie focal; es decir, la capacidad de los polinizadores de percibir determinada especie una vez que entran en el cuadro. El tiempo de manipulación  $t_m$  fue medido directamente en los videos para cada especie  $i$  como el tiempo que pasó un insecto posado sobre una flor. Como las unidades de medición son arbitrarias (segundos), el factor  $k$  sirvió para convertirlas en tiempos con significado biológico desde la perspectiva del insecto.

Se probó un conjunto de funciones para modelar la detectabilidad a corta distancia, todas ellas con la restricción de que debían estar confinadas a los valores positivos. Las diferentes funciones fueron comparadas mediante su AIC. La función seleccionada fue

$$a_f(F_1, F_2, \dots, F_6) = \frac{b_f \prod_{i=1}^6 (1 + F_i)^{\gamma_{f,i}}}{1 + \prod_{i=1}^6 (1 + F_i)^{\gamma_{f,i}}} \quad (3)$$

donde  $b_f$  es la DCD intrínseca de la especie focal, es decir, sin que sea modificada por las flores en su vecindario, y  $\gamma_{f,i}$  son los coeficientes de interacción responsables de modificar la DCD de la especie focal. Si son positivos, indican que la DCD de la especie focal aumenta en compañía de la especie  $i$ , y si son negativos implican una reducción en la misma. Los parámetros  $b_f$ ,  $\gamma_{f,i}$  y  $k$  se estimaron por máxima verosimilitud (Hilborn y Mangel 1997;

Freckleton y Watkinson 2001) usando una distribución binomial negativa, que fue la que mejor describió los datos.

Ya que los parámetros  $b_i$ ,  $\gamma_{i,j}$  y  $k$  para todas las especies aparecen siempre en la sumatoria de la ecuación (3), ajustar el modelo para cada especie por separado podría llevar a diferentes estimaciones según la especie que se esté analizando. Esto no tendría sentido biológico (e.g., la DCD intrínseca de cada especie debe ser siempre la misma). Para resolver este problema se analizaron todas las especies simultáneamente.

Al igual que en el caso de las  $\beta$  en el modelo para las entradas a los cuadros, se ajustaron diferentes modelos que incluían o no las diferentes  $\gamma$  para cada par de especies. Para dípteros, se tenían datos de visitas a las seis especies, mientras que las abejas no visitaron a *Florestina*. En consecuencia, el número de modelos posibles era de  $2^{36}$  para dípteros y  $2^{25}$  para abejas, es decir, miles de millones de modelos posibles. El tiempo de cómputo requerido para esta tarea era sido prohibitivo. Sin embargo, hubo algunos valores de  $\gamma$  que se excluyeron de los modelos *a priori*: aquéllas correspondientes a pares de especies que no coflorecieron en el campo (*Oxalis* y las especies que no florecieron en julio), y otros pares para los cuales había muy pocos datos. Con los pares de especies restantes se ajustó un modelo saturado, es decir, con todas las  $\gamma$  diferentes de cero. Algunos de los valores estimados para estos parámetros eran sumamente grandes y biológicamente implausibles, y su signo cambiaba si se eliminaba alguna de las otras  $\gamma$ . Se consideró que los parámetros con estas características no estaban bien estimados, y en general se observó que había pocos datos para estimarlos, por lo que fueron eliminados del análisis. Los valores de

AIC tras este proceso mejoraron (disminuyeron) sustancialmente. Una vez que quedaron 14 valores de  $\gamma$  por estimar para los ápidos y 17 para los dípteros, se tuvieron valores razonables (con sentido biológico) para todos los parámetros. Fijando las  $\gamma$  que resultaron difíciles de estimar en cero, se ajustaron todos los modelos posibles (es decir, los  $2^{14}$  y  $2^{17}$  modelos posibles, desde el modelo que no incluía ninguna de las  $\gamma$  hasta el que las incluía a todas) y se obtuvo el modelo promedio utilizando los pesos de Akaike.

#### **4.3.3 Número total de visitas, probabilidad de visita por polinizador y visitas por hora**

El número de visitas por flor de la especie  $i$  efectuadas por un polinizador que ya ingresó en un cuadro se estimó como  $P_i = V_i/F_i$ , donde  $V$  es el número total de visitas recibidas por la especie  $i$ , y  $F$  es la densidad floral observada para esa especie ( $i$ ). Finalmente, el número de veces que una flor de la especie  $i$  es visitada en un cuadro en una hora se calculó como  $H_i = 3 \times N V_i / F_i$ .

#### **4.3.4 Contribución de los componentes de la respuesta funcional a la interacción planta-planta**

La interacción indirecta mediada por polinizadores (IIMP) se calculó como la primera derivada parcial del  $\ln M_i$  con respecto a la densidad floral  $\ln F_j$ . Los logaritmos se emplean para evaluar cambios proporcionales. Si la densidad floral empleada es la de la especie focal ( $i = j$ ), la derivada nos indica los cambios que se producen en el número de visitas per cápita a la especie focal en función de los cambios en la densidad de la misma especie; es decir, la

interacción intraespecífica. Para obtener los cambios en las visitas producidos por la densidad de la otra especie (interacciones interespecíficas) se empleó la derivada respecto a la densidad de alguna especie acompañante ( $i \neq j$ ). Para estimar qué tanto afectan a la IIMP los diferentes parámetros de la respuesta funcional de los polinizadores y la capacidad de las flores para atraerlos, la derivada anterior volvió a derivarse, pero esta vez con respecto al logaritmo de cada uno de los parámetros de las ecuaciones (1) a (3). Llamaremos a esta derivada la sensibilidad del parámetro. Por ejemplo, para conocer la sensibilidad del tiempo de manipulación de la especie 1 sobre la IIMP intraespecífica de dicha especie,  $S_{t_{m,1}}$ , sería necesario calcular

$$S_{t_{m,1}} = \frac{\partial^2 \ln M_1}{\partial \ln F_1 \partial \ln t_{m,1}} \quad (4)$$

Debe notarse que las sensibilidades dependen de las densidades florales, por lo que no es posible utilizar un número único para describir la contribución de un parámetro a una IIMP. Por lo tanto, las contribuciones se evaluaron con dos diferentes combinaciones de densidades de la especie focal y la especie acompañante: una sola flor de la especie focal; 20 flores especie focal; una flor focal y 20 acompañantes y 20 flores de cada una. Sólo se calcularon las contribuciones para los pares de especies que coflorecieron. Para identificar cuáles son los parámetros que tienen un mayor efecto sobre las IIMP, se obtuvo el promedio del valor absoluto de las sensibilidades del parámetro en cuestión calculadas para cada par de especies y cada una de las combinaciones de densidad.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Efecto de la abundancia floral y la temperatura sobre la atracción de polinizadores

La temperatura tuvo un efecto sobre el número de entradas a los cuadros, aunque dicho efecto fue diferente para ambos grupos de visitantes. Para los bombílidos, los valores de AIC mostraron que no estaba justificado incorporar un término con la temperatura al cuadrado en los modelos, y que el número de entradas se incrementó con la temperatura. Por el contrario, para los ápidos, el efecto de la temperatura no fue lineal ya que el AIC fue menor en los modelos que incorporaban la temperatura al cuadrado. En consecuencia, se observó una temperatura óptima en la cual las abejas entraron más a los cuadros, probablemente porque estuvieron más activas y forrajearon más. La temperatura más baja en la que se registró actividad fue de 19.44 °, mientras la más alta fue de 39.55 °C, con el pico de actividad, es decir, el máximo de la parábola ajustada con el término cuadrático, en 33.1 °C.

El modelo que mejor se ajustó a los datos de los dípteros (i.e., el modelo con el valor más bajo de AIC) incluyó el efecto de la densidad de *Florestina*, *Sanvitalia*, *Tridax* y *Thymophylla*; el segundo mejor modelo no retuvo el efecto de *Thymophylla*; mientras el tercero mejor no tuvo el efecto anterior pero sí el de *Richardia* (Tabla 2a). Es importante señalar que los tres mejores modelos acumulan el 86.5% del apoyo relativo en los datos respecto a todos los otros modelos ( $wAIC=0.865$ ). El hecho de que estos modelos conserven el efecto de la densidad de *Florestina*, *Sanvitalia* y *Tridax*, y con valores estimados muy semejantes nos habla del claro efecto de estas tres especies sobre la atracción de moscas a los cuadros.

**Tabla 2.** Parámetros de los mejores modelos para la atracción de dípteros (a) y los ápidos (b) a los cuadros. Sólo se reportan los modelos con un  $\Delta AIC \leq 2$ . Con fines comparativos, se reporta también el modelo nulo (\*). Los parámetros del modelo promedio se muestra en rojo. AIC = criterio de información de Akaike;  $\beta_0$ =intercepto,  $T$  = efecto de la temperatura,  $T^2$  = efecto cuadrático de la temperatura.  $\Delta AIC$  = diferencia en el valor del AIC del mejor modelo y un modelo dado;  $wAIC$  = peso de Akaike. Bajo los nombres de las especies se reportan sus  $\beta$  correspondientes de acuerdo con la ecuación (1).

a

AIC	$\beta_0$	T	<i>Florestina</i>	<i>Richardia</i>	<i>Sanvitalia</i>	<i>Thymophylla</i>	<i>Tridax</i>	$\Delta AIC$	wAIC
<b>736.21</b>	-4.336	0.634	0.059	-	0.028	0.015	0.061	-	0.324
<b>736.25</b>	-4.143	0.595	0.064	-	0.027	-	0.060	0.035	0.299
<b>737.82</b>	-4.125	0.599	0.062	-0.014	0.027	-	0.058	1.604	0.148
<b>737.86</b>	-4.331	0.641	0.058	-0.012	0.028	0.015	0.059	1.641	0.141
<b>774.23*</b>	-1.770	-	-	-	-	-	-	38.013	0.132
-	-4.215	0.614	0.060	-0.004	0.025	0.007	0.060	-	-

b

AIC	$\beta_0$	$^{\circ}T$	$^{\circ}T^2$	<i>Florestina</i>	<i>Richardia</i>	<i>Sanvitalia</i>	<i>Thymophylla</i>	<i>Tridax</i>	$\Delta AIC$	wAIC
<b>420.558</b>	-24.480	13.015	-19.773	-	0.041	0.044	-0.083	0.028	-	0.345
<b>421.804</b>	-24.284	12.741	-19.336	-	0.043	0.046	-	0.028	1.247	0.185
<b>422.432</b>	-24.566	13.079	-19.873	-0.009	0.040	0.044	-0.083	0.028	1.874	0.135
<b>457.471**</b>	-3.500	-	-	-	-	-	-	-	36.913	-
-	-24.355	12.856	-19.409	-0.003	0.032	0.044	-0.056	0.026	-	-

En los modelos puestos a prueba para conocer cuáles especies son las responsables de la atracción de las abejas a los cuadros se observó que los tres mejores modelos tienen a la densidad de *Richardia*, *Sanvitalia* y *Tridax*, las cuales aumentaron el número de entradas de abejas a los cuadros. Algunos de los mejores modelos ( $\Delta AIC < 2$ ) también incluyeron los efectos de *Timophylla* y *Florestina*. Los modelos con mejor ajuste a los datos (entre los que está el modelo saturado) tuvieron un apoyo relativo del 66.5% (Tabla 2b).

Es interesante notar que se encontraron especies de plantas que tuvieron un efecto negativo sobre el número de entradas de ambos grupos de insectos a los cuadros. Tal fue el

caso de *Richardia* entre los dípteros, y de *Florestina* y *Thymophylla* para los ápidos. Con excepción de este último caso, dichos efectos repulsivos fueron en general muy débiles (Tabla 2).

Ambos grupos de polinizadores tuvieron conductas diferentes en términos del número de entradas a los cuadros. La suma (o convolución) resultante de los modelos ajustados por separado a cada grupo de polinizadores tuvo un valor de AIC (715.450) mucho menor al AIC del mejor modelo que no distinguía entre ambos grupos de insectos (954.787).

## 5.2 Respuesta funcional de los polinizadores a la densidad floral

Los tiempos promedio de manipulación de las moscas (promedio = 19.17 s) fueron casi cinco veces mayores que los de las abejas (promedio = 4.14 s). También se observaron diferencias importantes entre los tiempos de manipulación dedicados a cada especie de planta (Tabla 3).

**Tabla 3.** Tiempo de manipulación (TM, en segundos) y detectabilidad a corta distancia (DCD) en dípteros y ápidos para cada una de las seis especies de estudio. Los ápidos no visitaron flores de *Florestina* por lo cual no se muestra en la tabla.

		<i>Florestina</i>	<i>Oxalis</i>	<i>Richardia</i>	<i>Sanvitalia</i>	<i>Thymophylla</i>	<i>Tridax</i>
TM	Dípteros	14.51	11.39	25.53	28.2	10.23	25.21
	Ápidos	–	2.55	3.27	3.44	4.38	7.08
DCD	Dípteros	9.899	1.222	0.830	0.522	0.825	3.136
	Ápidos	–	0.747	0.680	1.421	0.657	0.909

La detectabilidad a corta distancia (DCD), que representa la capacidad intrínseca de las especies vegetales de ser vistas y atraer a los visitantes florales una vez que han entrado

en un cuadro, tuvo valores estimados muy diferentes para ambos grupos de polinizadores (Tabla 3). Las especies con una DCD más alta para los bombílidos fueron *Florestina* y *Tridax*, mientras que para los ápidos fueron *Sanvitalia* y *Tridax*. Con *Florestina* ocurrió algo interesante: esta especie no fue visitada por abejas, lo cual correspondería a una DCD nula, pero para los dípteros tuvo el valor más alto. En general, las especies con una DLD alta para cada grupo tuvieron también una DCD elevada, aunque la correlación entre ambas variables fue relativamente pequeña ( $r = 0.74$  para bombílidos y  $r = 0.48$  para ápidos).

Los cambios en la DCD de dípteros producidos por la densidad de las especies del vecindario (los parámetros  $\gamma$  en la ecuación 3) fueron negativos en su mayoría (10 de los 17 que fue posible estimar). En general, estos efectos negativos fueron más intensos que los positivos, con excepción del efecto facilitador de *Thymophylla* sobre *Richardia* (Tabla 4a). Las dos especies con mayor DCD tuvieron también los más fuertes efectos negativos recíprocos, pero positivos sobre sí mismas. Esto significa que cuando una de estas dos especies se encontraba en mayor densidad, atraía fuertemente a las moscas y reducía drásticamente las visitas a la otra especie. También es interesante notar que *Florestina* siempre tuvo efectos negativos sobre la DCD de sus especies vecinas, pero *Tridax* en general, tuvo el efecto opuesto. *Richardia* fue facilitada por todas las especies con las cuales fue posible estimar su interacción.

**Tabla 4.** Coeficientes de los modificadores de la detectabilidad ( $\gamma$ ) de las seis especies vegetales visitadas por dípteros (a) y ápidos (b). Los números en rojo representan una disminución en la detectabilidad por parte de la especie acompañante hacia la especie focal. Los números azules muestran un incremento en la detectabilidad de la especie focal con la densidad de la especie acompañante.

a

		Especie acompañante					
		<i>Florestina</i>	<i>Oxalis</i>	<i>Richardia</i>	<i>Sanvitalia</i>	<i>Thymophylla</i>	<i>Tridax</i>
Especie focal	<i>Florestina</i>	0.486	-	-	-	-1.234	-1.283
	<i>Oxalis</i>	-	-	-0.018	-	-	-
	<i>Richardia</i>	-	0.131	0.283	-	2.335	-
	<i>Sanvitalia</i>	-1.127	-	-	-0.119	-0.210	0.086
	<i>Thymophylla</i>	-1.210	-	-	-	-0.786	0.006
	<i>Tridax</i>	-1.461	-0.405	-	-	-	0.349

b

		Especie acompañante				
		<i>Oxalis</i>	<i>Richardia</i>	<i>Sanvitalia</i>	<i>Thymophylla</i>	<i>Tridax</i>
Especie focal	<i>Oxalis</i>	0.293	-0.468	-	-	-0.246
	<i>Richardia</i>	-0.352	0.163	-	-	0.074
	<i>Sanvitalia</i>	-	-	-0.460	-0.265	-0.890
	<i>Thymophylla</i>	-	-	-0.504	-	-
	<i>Tridax</i>	-	0.114	-0.055	-0.179	-0.029

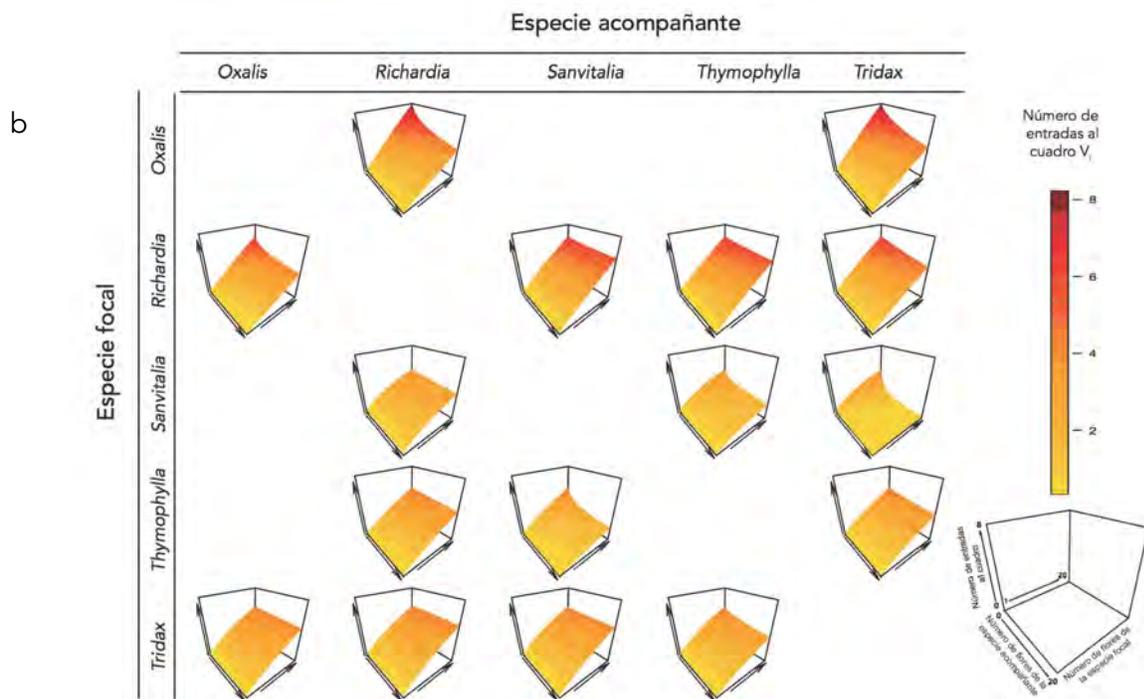
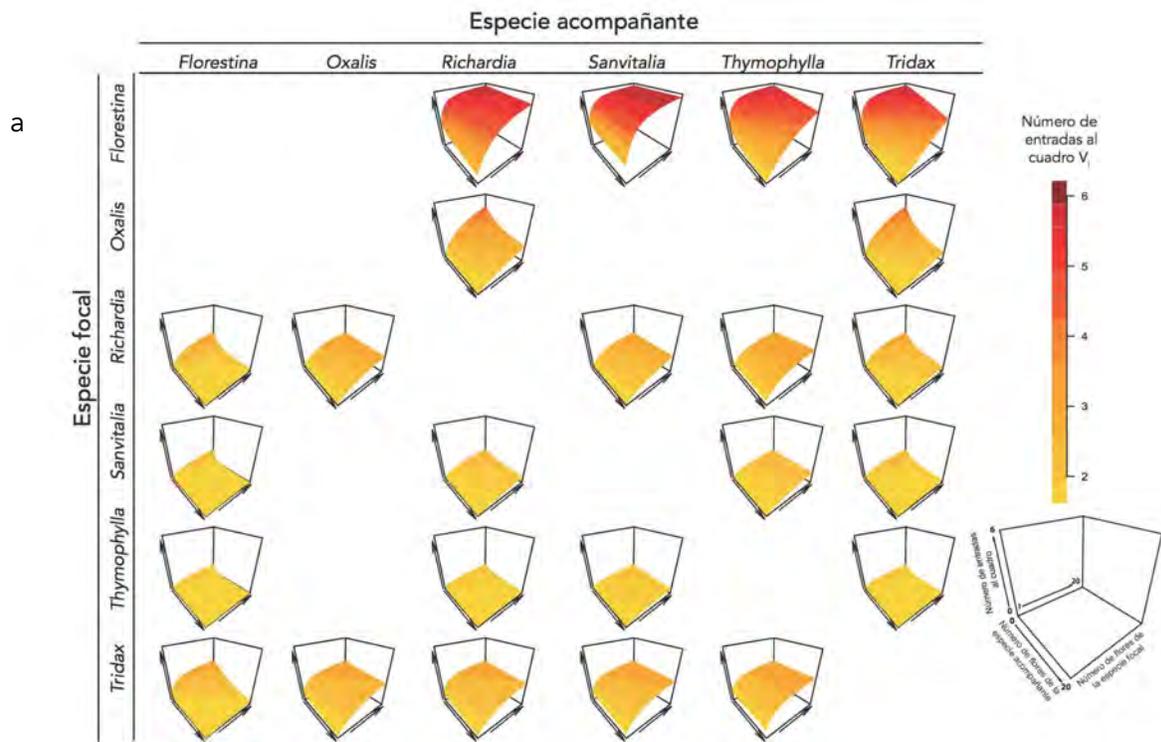
Al igual que en el caso de los bombílidos, para el caso de las abejas la mayor parte de los cambios en la DCD causados por el vecindario fueron negativos. Nuevamente, las especies con DCD más altas (*Sanvitalia* y *Tridax*) fueron las que tuvieron efectos más negativos sobre la DCD de sus vecinas (Tabla 4b). Sólo tres especies se beneficiaron de la densidad floral de sus vecinas. Se observaron dos efectos positivos intraespecíficos (*Oxalis* y *Richardia*), y la mayoría de los interespecíficos involucraron a *Richardia*.

### 5.3 Efectos de los polinizadores en la interacción planta-planta

El número total de visitas  $V_i$  que hace un visitante a una especie vegetal dada se incrementó con el número de flores de esta última, aunque se redujo con el número de flores de sus especies acompañantes. Entre los dípteros, fue frecuente que el número de visitas alcanzara

un máximo con cantidades relativamente pequeñas (~10) de flores de la especie focal. Llamaré "saturación" al fenómeno en el cual un polinizador ya no es capaz de visitar más flores, aunque éstas se encuentren presentes. El número máximo de flores que podían visitarse fue menor para las especies que requerían de mayores tiempos de manipulación (Figura 2a). En las abejas no se observó saturación (Figura 2b), lo que corresponde con los tiempos de manipulación más cortos.

Con muy pocas excepciones, el número de visitas que recibía una flor ( $P_i$ ) se redujo con las densidades florales de los conoespecíficos y los heteroespecíficos. El efecto fue mucho más marcado en los bombílidos que en los ápidos (Figura 3). Es posible reconocer tres factores que determinaron primordialmente el efecto que tuvieron las especies acompañantes sobre las visitas a las especies focales: (1) Las especies que provocaron las reducciones más fuertes fueron aquellas con mayores tiempos de manipulación. (2) Las especies más atractivas para los visitantes tuvieron también efectos negativos fuertes sobre sus vecinos. Entre las moscas, los casos de reducción más dramática fueron producidos por las especies preferidas, *Tridax* y *Florestina*, sobre el resto de las especies, las cuales prácticamente no fueron visitadas cuando *Tridax* y *Florestina* tuvieron más de cinco flores (Figura 3a). *Tridax* y *Florestina* tuvieron también tiempos de manipulación largos. Entre las abejas, *Tridax* también fue preferida y tuvo un tiempo de manipulación largo, causando fuertes reducciones en las visitas a algunos de sus vecinos. Aunque *Sanvitalia* también fue una de las especies más atractivas para las abejas, su efecto fue menor ya que el tiempo de manipulación de esta especie fue más pequeño que el de *Tridax* (Figura 3b).

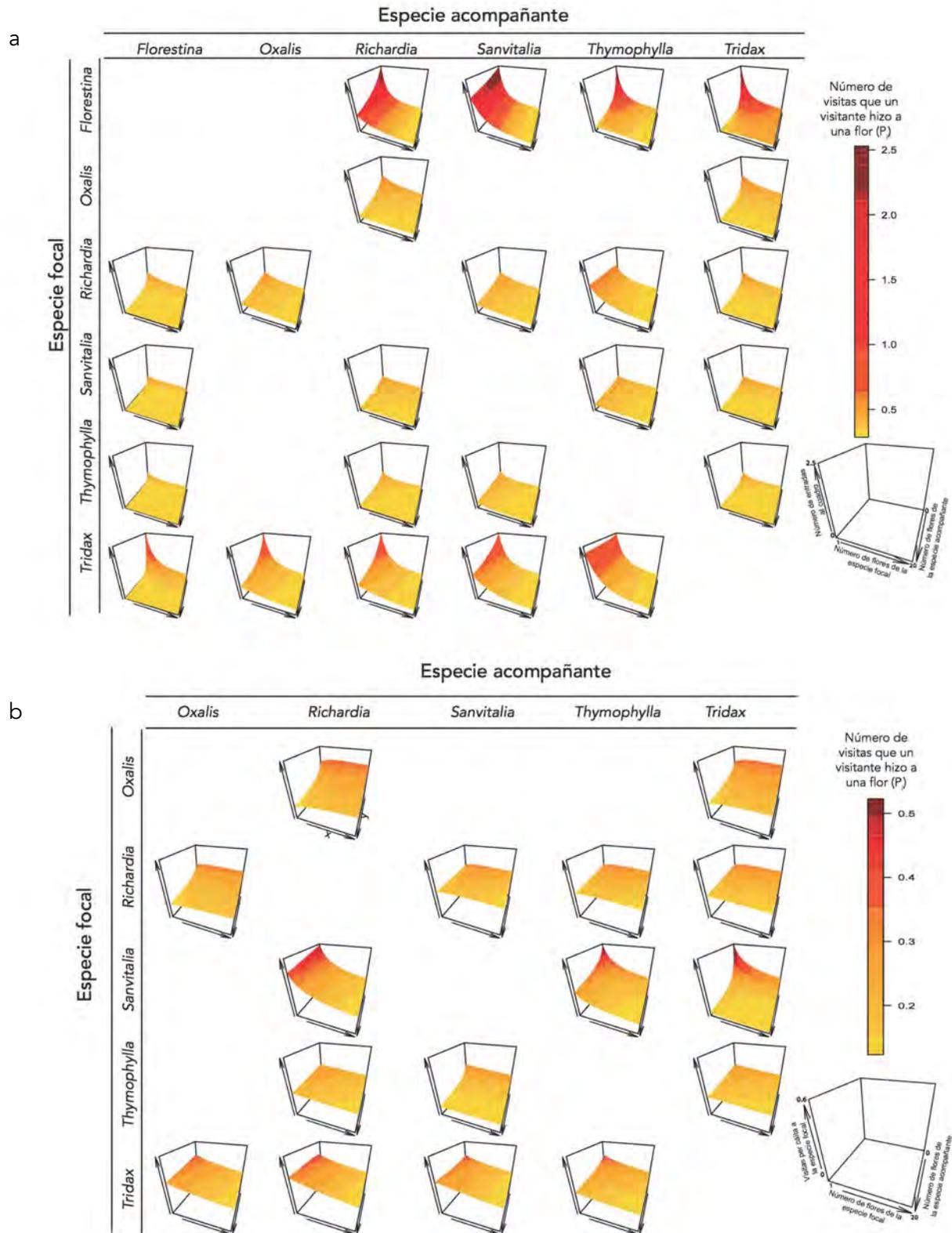


**Figura 2.** El número total de visitas  $V_i$  que hace un díptero (a) o una abeja (b) a una especie focal vegetal. En ambos casos se observa que un incremento en el número de flores de la especie focal incrementa las visitas a ésta, pero las visitas disminuyen con el incremento de flores de sus especies acompañantes.

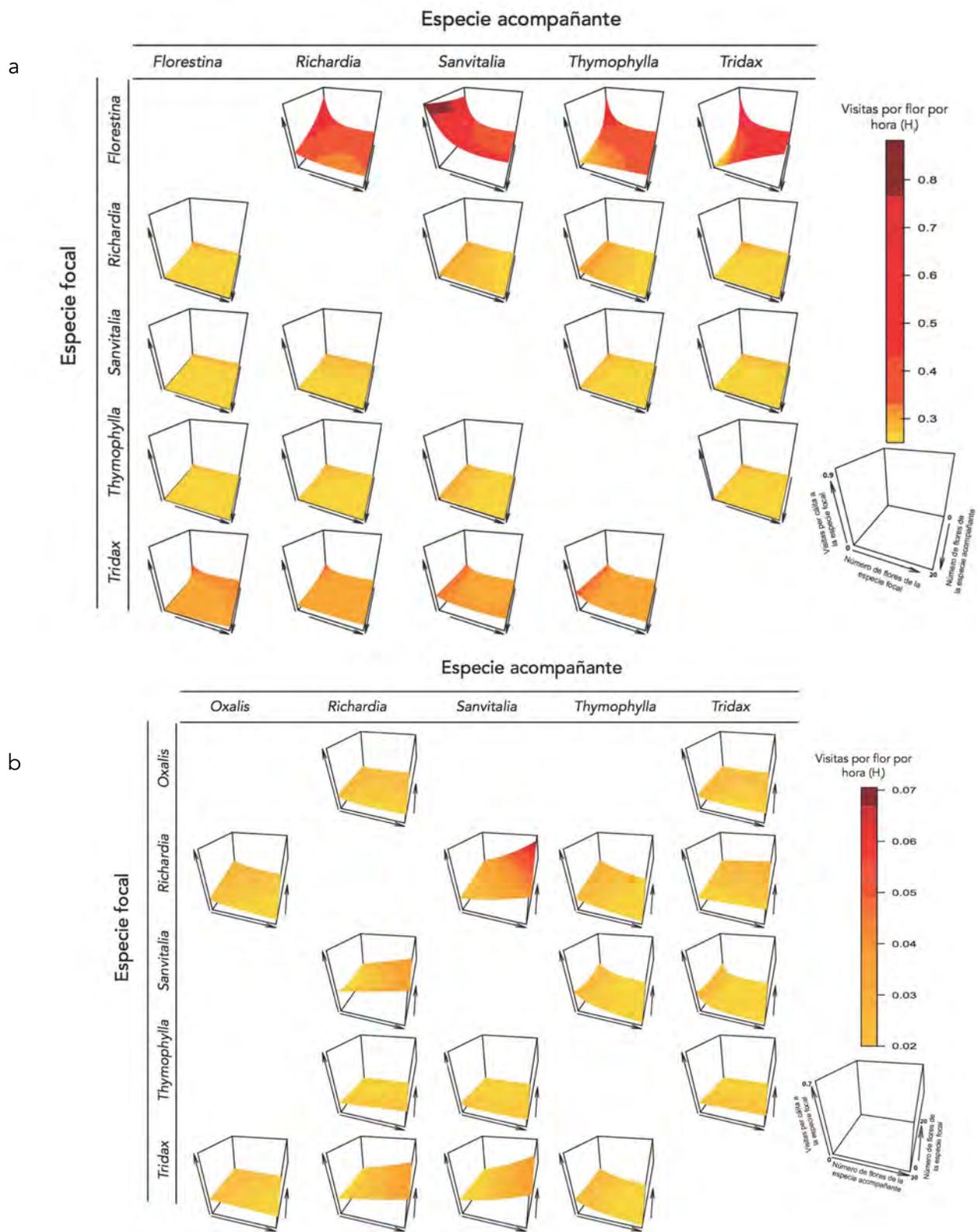
(3) En menor medida, los cambios en la detectabilidad inducidos por las especies asociadas ( $\gamma$ ) modularon la interacción entre las plantas. Por ejemplo, el efecto negativo de las especies asociadas se puede atenuar (como en el caso de *Tridax* sobre *Richardia* entre las abejas) o incluso volverse positivo (*Thymophylla* sobre *Richardia* entre las moscas) como resultado de que la visibilidad de la especie focal aumenta con la densidad de su acompañante. Las reducciones en la visibilidad también incrementaron los efectos negativos, como fue el caso de *Tridax* y *Florestina* en el caso de las moscas (Figura 3a).

En varias instancias fue posible observar los mismos patrones señalados antes cuando se trató de efectos intraespecíficos. Los efectos positivos son especialmente interesantes. En varias especies la visibilidad aumentó con el incremento en la densidad de conespecíficos en un cuadro. Esto se tradujo en la presencia de un débil efecto Allee en los casos de *Oxalis* y *Richardia* cuando los visitantes fueron abejas (Figura 3b, primeras dos filas). No sucedió lo mismo en ninguna de las tres especies cuya visibilidad para los dípteros aumentaba con su propia densidad. (Figura 3a).

Al considerar el número de visitas por flor por hora ( $H_i$ ), varias de las interacciones se tornaron positivas. Este fenómeno fue más marcado para las abejas, caso en el que las interacciones positivas, cuando estaban presentes, fueron en general muy débiles (Figura 4). Al considerar a las interacciones mediadas por los bombílidos, dos de las interacciones intraespecíficas (10 % de las 20 posibles) se volvieron positivas, y cinco interespecíficas (25 % de las 20 posibles) se volvieron positivas. En el caso de las abejas, una interacción intraespecífica y siete de las interespecíficas (44 % de las 16 posibles) se tornaron positivas.



**Figura 3.** Número de visitas que hizo un díptero (a) o una abeja (b) a una flor (P) una vez que ya entraron al cuadro. Las visitas se redujeron con las densidades florales de los conoespecíficos y los heteroespecíficos para ambos grupos de polinizadores.



**Figura 4.** Número de visitas por flor por hora ( $H_i$ ) hechas por moscas (a) y abejas (b). Las interacciones que eran negativas se tornaron positivas, tanto en abejas como en moscas.

## 5.6 Sensibilidad de la interacción indirecta entre plantas a los parámetros del modelo

La DLD fue el factor más importante en la interacción indirecta entre plantas tanto intra como interespecificamente (Tabla 5 a y b, valores en rojo). Para las interacciones intraespecíficas los segundos componentes con mayor contribución fueron la  $DCD_f$  y el  $TM_f$ , los cuales tuvieron el mismo peso sobre la interacción indirecta planta-planta. El tercer parámetro en relevancia fue el  $\gamma_{f:f}$ ; aunque, el efecto fue mayor en la interacción mediada por moscas (Tabla 5a, derecha). Para las interacciones entre especies, el segundo parámetro con más efecto sobre las interacciones indirectas fue el modificador de la DCD de la especie acompañante sobre la focal ( $\gamma_{a:f}$ ), los terceros componentes más importantes fueron la DCD y el TM de la especie acompañante (Tabla 5b).

**Tabla 7.** Sensibilidad de la interacción indirecta entre plantas a los parámetros del modelo para cada combinación de especies vegetales y de densidad intraespecífica (a) e interespecífica (b). Las densidades empleadas fueron F1 = una flor de la especie focal; F20 = veinte flores de la especie focal; A0= ninguna flor de las especies acompañantes; A20 = veinte flores de las especies acompañantes. En rojo se indica el componente con mayor contribución, en verde a los segundos más importantes y en azul el tercero con mayor impacto.  $\gamma_{a:f}$  = modificador de la DCD de la especie acompañante sobre la focal;  $\gamma_{f:f}$  = modificador intraespecífico de la DCD de la especie focal;  $\gamma_{f:a}$  = modificador de DCD de la especie focal sobre la acompañante;  $\gamma_{a:a}$  = modificador de la DCD de la especie acompañante sobre sí misma.

a

	Himenópteros					Dípteros				
	Todas	F 1; A 0	F 1; A 20	F 20; A 0	F 20; A 20	Todas	F 1; A 0	F 1; A 20	F 20; A 0	F 20; A 20
$DCD_f$	0.060	0.012	0.007	0.126	0.087	0.104	0.098	0.033	0.148	0.166
$DCD_a$	0.008	0.000	0.008	0.000	0.023	0.035	0.000	0.034	0.000	0.116
$\gamma_{f:f}$	0.046	0.036	0.043	0.048	0.062	0.069	0.048	0.086	0.047	0.114
$\gamma_{a:f}$	0.009	0.000	0.006	0.000	0.032	0.041	0.000	0.019	0.000	0.158
$\gamma_{f:a}$	0.004	0.000	0.008	0.000	0.006	0.031	0.000	0.069	0.000	0.062
$\gamma_{a:a}$	0.002	0.000	0.002	0.000	0.005	0.030	0.000	0.056	0.000	0.074
$TM_f$	0.060	0.012	0.007	0.126	0.087	0.104	0.098	0.033	0.148	0.166
$TM_a$	0.008	0.000	0.008	0.000	0.023	0.035	0.000	0.034	0.000	0.116
$DLD_f$	2.563	2.563	2.563	2.563	2.430	3.052	3.270	3.270	3.270	3.270
$DLD_a$	0.010	0.000	0.008	0.000	0.031	0.049	0.000	0.041	0.000	0.170

b

	Himenópteros					Dípteros				
	Todas	F 1; A 0	F 1; A 20	F 20; A 0	F 20; A 20	Todas	F 1; A 0	F 1; A 20	F 20; A 0	F 20; A 20
$DCD_f$	0.006	0.000	0.002	0.000	0.023	0.033	0.000	0.023	0.000	0.116
$DCD_a$	0.054	0.000	0.121	0.000	0.093	0.075	0.000	0.156	0.000	0.166
$\gamma_{f:f}$	0.004	0.000	0.003	0.000	0.014	0.023	0.000	0.006	0.000	0.091
$\gamma_{a:f}$	0.071	0.000	0.142	0.000	0.148	0.131	0.000	0.264	0.000	0.298
$\gamma_{f:a}$	0.009	0.000	0.009	0.000	0.026	0.039	0.000	0.025	0.000	0.143
$\gamma_{a:a}$	0.016	0.000	0.036	0.000	0.031	0.065	0.000	0.140	0.000	0.137
$TM_f$	0.006	0.000	0.002	0.000	0.023	0.033	0.000	0.023	0.000	0.116
$TM_a$	0.054	0.000	0.121	0.000	0.093	0.075	0.000	0.156	0.000	0.166
$DLD_f$	2.563	2.563	2.563	2.563	2.430	3.052	3.270	3.270	3.270	3.270
$DLD_a$	0.010	0.000	0.008	0.000	0.031	0.049	0.000	0.041	0.000	0.170

## 6. DISCUSIÓN

Se observaron más entradas de insectos a los cuadros con mayor densidad floral, lo cual es un resultado común en los estudios de interacciones planta-planta mediada por polinizadores. Las diferencias entre abejas y moscas en la preferencia por especies particulares de plantas parecen deberse en parte que emplean distintos mecanismos para detectarlas a corta y larga distancia. La detectabilidad a larga distancia (la capacidad intrínseca de la especie de atraer a un visitante), jugó un papel determinante en las interacciones entre plantas. Al parecer, una vez que el polinizador logra detectar una especie en el paisaje, la probabilidad de que entre al cuadro que la contiene se incrementa con su densidad floral. Además, la capacidad de una flor para atraer a su polinizador no cambia demasiado con la distancia. Las visitas que realiza un insecto dentro del cuadro dependieron básicamente de dos factores: el tiempo de manipulación y los cambios densodependientes a la detectabilidad de las especies. Las moscas preferían a la especie más abundante, ya que la detectabilidad de las más raras se reducía quizá como resultado de la formación de una imagen de búsqueda a cortas distancias. En cambio, las abejas siguieron otra estrategia de forrajeo, ya que no siempre visitaron a la especie más abundante. Al analizar el aporte de cada uno de los componentes de las respuestas funcionales de los insectos a las interacciones indirectas planta-planta, fueron la detectabilidad a larga y corta distancia y el tiempo de manipulación los parámetros más importantes. Se observó facilitación

determinada básicamente por la atracción de los polinizadores a larga distancia, y competencia por el tiempo del que disponen los insectos para visitar las flores.

### **6.1 Sobre los métodos y los supuestos de este trabajo**

El uso de las especies de polinizadores más abundantes en este estudio probablemente no representó un sesgo importante. Se ha reportado que en las comunidades vegetales suele haber subconjuntos de especies que interactúan con mayor intensidad a través de sus polinizadores compartidos, los cuales suelen ser también los más abundantes y los más eficientes (Bascompte *et al.* 2003; Harder y Barrett 2006).

Las interacciones entre plantas mediadas por polinizadores serían esperables en un escenario en el cual hay limitación por polen, es decir, las plantas no reciben suficiente polen o éste es de baja calidad. Esto se debe a que, si el polen no está limitado, los cambios en la tasa de visita de los polinizadores causados por las flores en el vecindario no tendrían efecto sobre la adecuación de las plantas. A pesar de que no se realizaron experimentos para comprobar si la comunidad vegetal sufría o no de limitación por polen, un número importante de publicaciones sostiene que es muy común que esto suceda (debido principalmente a que las plantas reciben una fertilización inadecuada de los óvulos disponibles, Aizen y Harder 2007; Ahsman *et al.* 2004; Waal *et al.* 2015), de modo que es probable que la polinización se relacione con las interacciones entre plantas en la comunidad estudiada.

## 6.2 El efecto de la temperatura

Los himenópteros estuvieron más activos dentro de un intervalo de temperatura cercano a los 33.1 °C, tal como lo indica el efecto cuadrático de la temperatura en los modelos. Este fenómeno ha sido reportado de manera experimental para el forrajeo de *Apis mellifera* en trabajos previos. Cooper y colaboradores (1985) mostraron que las abejas de esta especie están más activas entre los 30 y 35 °C. En el desierto de Sonora *A. mellifera* está activa entre los 25 y los 46 °C (Heinrich 1979). Los resultados anteriores no significan que las abejas no puedan forrajear en temperaturas mayores o menores a las encontradas, sino que lo hacen con menor eficiencia (Cooper *et al.* 1985; Herrera 1995). No existen, hasta donde sé, reportes semejantes sobre la respuesta de los bombílidos a la temperatura ambiental. En este estudio se encontró que la actividad de estos insectos aumenta con la temperatura, y que hasta cerca de los 40 °C no se observó una reducción. Es de suponerse que, con temperaturas mayores a las observadas en campo, la actividad de estos insectos debería reducirse.

## 6.3 Efecto de la densidad en la detectabilidad de larga distancia

Se sabe que la abundancia y la diversidad de visitantes florales está determinada por la identidad de las especies que están floreciendo y su número o densidad floral (DF). Una gran cantidad de estudios reportan que la tasa de visitas aumenta considerablemente conforme mayor es la DF (Rathcke 1989; Schiller *et al.* 2000; Hegland y Boeke 2006; Stein *et al.* 2006; Mitchell *et al.* 2009; Seifan *et al.* 2014; Ha y Ivey 2017). En el presente estudio, se

observaron más entradas de abejas y moscas a los cuadros con mayor DF, con la excepción del caso de *Apis* y *Thymophylla*, tal como lo indican los resultados de detectabilidad a larga distancia (DLD). Si los recursos ofrecidos a los polinizadores son anunciados a través de distintas características florales, de entre las cuales la más conspicua es la DF, entonces ésta podría servir como un indicador de la cantidad de recursos ofrecidos por las plantas, y por lo tanto, ser el factor determinante de las visitas al cuadro y posteriormente a las flores. El forrajeo preferencial sobre parches densos se puede deber a que de esta manera los insectos minimizan sus gastos energéticos (Goulson 2000). Por lo tanto, al seleccionar cuadros con alta DF, los visitantes encontrados en este estudio tienden a comportarse como forrajeadores óptimos, ya que así tienen más oportunidades de mayor ingesta en menos tiempo.

Las especies que tuvieron los valores de DLD más grandes son especies que de alguna manera aumentan la visibilidad del cuadro en que se encuentran y por lo tanto aumentan la frecuencia de entradas al mismo. *Sanvitalia* tuvo el valor más grande de DLD para las abejas, mientras que para las moscas lo fueron *Tridax*, *Florestina* y *Sanvitalia*. Las características que pudieron hacer a estas especies más visibles son el tamaño de sus flores y su altura: *Sanvitalia* posee flores grandes que la podrían hacer más llamativa a larga distancia, mientras que *Florestina* y *Tridax* suelen tener flores a una altura mayor que el resto de las especies de estudio.

Las abejas parecen evitar los cuadros con alta DF de *Thymophylla*, ya que entraron menos frecuentemente a ellos. Este fenómeno se puede asociar a la capacidad de

aprendizaje de las abejas, quienes son capaces de aprender a reconocer cuáles especies les proporcionan recompensa y cuáles no (Howell y Alarcón 2007; Makino y Sakai 2007). Quizá *Thymophylla* sea una de éstas últimas. Por otro lado, las abejas detectan sustancias tóxicas, como alcaloides y flavonoides, y verse disuadidas de forrajear sobre las flores que contienen dichas sustancias (Detzel y Wink 1993). Se ha encontrado que el género *Thymophylla*, particularmente las especies *T. belenidium*, *T. pantachaeta* y *T. setifolia*, contienen flavonoides (Bohm y Stuessy 2001). Un estudio realizado con *A. mellifera* en el que fueron expuestas a distintas concentraciones de flavonoides demostró que las abejas no consumen alimentos que contienen dichas sustancias (Detzel y Wink 1993).

Los distintos grupos de polinizadores visitan diferentes plantas, ya que poseen ciertas cualidades físicas que les permiten explotar atributos florales particulares (Junker *et al.* 2013). Los resultados encontrados en este trabajo apoyan esta idea, ya que se encontraron diferencias significativas en las DLD entre ambos grupos de polinizadores. Un ejemplo de esto es la clara preferencia de los dípteros sobre *Florestina* y las visitas nulas de las abejas a esta misma especie. Además, las abejas y moscas variaron en los intervalos de temperatura en los cuales están más activas, lo cual apoya la idea de que ambos grupos tienen cualidades físicas distintas que les permite aprovechar recursos diferentes.

#### **6.4 Atracción a corta distancia**

Las especies que tuvieron una mayor detectabilidad a corta distancia (DCD) fueron las mismas que atrajeron más a los polinizadores a los cuadros, lo cual sugiere que la capacidad

de una especie para atraer a su polinizador no cambia demasiado con la distancia. Esto puede ocurrir si los estímulos a los que responden los insectos no cambian con la proximidad. Sin embargo, la correlación entre DLD y DCD no fue muy alta, lo cual sugiere que a cortas distancias pueden aparecer nuevos factores involucrados en la decisión de los polinizadores de forrajear sobre determinada especie.

Los visitantes florales usan diferentes sentidos para detectar a las flores dependiendo de la distancia a la que se encuentran. Por ejemplo, los esfíngidos sólo usan su capacidad visual cuando se encuentran a menos de 30 cm de distancia, pero son atraídos a las flores por señales olfatorias cuando las distancias son mayores (Streinzer *et al.* 2009). Las abejas visitan más las flores que tienen un mayor contraste visual con el paisaje, y que por lo tanto son más detectables (Lunau *et al.* 1996). Sin embargo, el ojo compuesto de las abejas tiene una resolución cien veces peor que la del ojo humano (Giurfa y Lehrer 2001; Land 2005). Por ende, para que una abeja sea capaz de distinguir una flor a una distancia de 1 m, ésta debería medir 26 cm de diámetro; y sólo a una distancia de 11.5 cm es capaz de reconocer una flor de 1 cm. También se ha encontrado que entre mayor es el tamaño de las flores, el tiempo de búsqueda disminuye de manera significativa (Spaethe *et al.* 2001). En la naturaleza son pocas las especies vegetales que tienen flores muy grandes, y las abejas tampoco suelen hacer búsquedas lo suficientemente cerca del suelo como para ser capaces, sólo con su aparato visual, de detectar flores pequeñas como las de este estudio. Esto sugiere que los insectos dependen del sentido del olfato cuando las flores no están cerca (Burger *et al.* 2010). Las flores sapromiófilas imitan el aroma de heces fecales o materia en

descomposición para atraer a las moscas que las polinizan (Angioy et al. 2004). La forma en que las abejas usan la percepción olfatoria para detectar flores es más compleja que la modalidad visual. Se sabe que las abejas tienen al menos 130 tipos de receptores olfatorios en las antenas para percibir aromas en el ambiente (Chittka y Raine 2006). Aún así, la DCD puede depender también del olfato. Por ejemplo, las abejas deciden posarse sobre las flores debido a las señales olfatorias promovidas por el polen y por las señales visuales de las anteras (Lanau 1992). Esto puede contribuir a que las DCD y la DLD estén correlacionadas.

En términos generales, podría esperarse que la visibilidad de las especies aumente con su densidad, ya que de este modo es más fácil detectar rápidamente a la especie más abundante, y obtener así más recompensa por unidad de tiempo. Esto subyace al comportamiento de permutación (*switching*) que se observa en muchos depredadores, que se forman una imagen de búsqueda para la presa más abundante (Case 2000). En consecuencia, serían de esperarse valores positivos en las  $\gamma$  intraespecíficas (diagonales en las tablas 7 y 8), aunque también se observaron varios valores negativos.

Entre los dípteros, cuyas especies preferidas parecen ser *Tridax* y *Florestina* con base en sus DLD y DCD basal, la detectabilidad aumentó sustancialmente con la densidad, tal como lo sugiere la teoría. Por el contrario, en *Thymophylla* la DCD se redujo fuertemente con la densidad. Esta especie es capaz de atraer a los dípteros a grandes distancias, pero tiende a ser ignorada una vez que los visitantes están en su vecindario si es muy abundante. Esto sugiere que una vez que un bombílido entra en un cuadro y visita unas pocas *Thymophylla*, deja de visitar a sus conespecíficas porque aprende que, como se señaló

anteriormente, esta especie puede contener sustancias tóxicas. No se observaría dicho aprendizaje en los parches de baja densidad. Sin embargo, los dípteros parecen olvidar rápidamente, ya que, como lo indica la DLD, vuelven a ser atraídos por nuevos parches con altas densidades de *Thymophylla*. No se sabe mucho sobre la memoria de los dípteros, pero las abejas tienen una buena memoria y capacidad de aprendizaje, y pueden comunicar lo que aprenden a otros individuos (Menzel y Müller 1996; Leonard et al. 2011). En consecuencia, las abejas no necesitan reforzar constantemente que *Thymophylla* debe evitarse: los datos indican que su presencia no afecta a las visitas a los cuadros que la contienen, y que es ignorada una vez que las abejas entran en ellos.

Entre las abejas, el incremento esperado en la DCD con la densidad se observó en *Oxalis* y *Richardia*. Sin embargo, al contrario de lo que sucedió en los dípteros, la detectabilidad de la especie preferida (que es *Sanvitalia* si atendemos a las DCD y DLD) se redujo conforme aumentó su densidad. Es difícil explicar este fenómeno, aunque en general los parches con alta densidad de *Sanvitalia* tenían flores en diferentes estados de desarrollo, de modo que algunas de ellas tal vez no ofrecían recompensa. Las abejas podrían evitar estas flores, lo que reduciría la detectabilidad promedio.

Un componente importante de la permutación de la dieta de los depredadores hacia las presas que se encuentran en alta densidad es que los alimentos que son raros tienden a ser ignorados (Case 2000). Esto implicaría que su detectabilidad debería reducirse cuando aumenta la densidad de otras especies (datos fuera de la diagonal en las tablas 7 y 8). Entre los dípteros se observó un cambio muy fuerte en la imagen de búsqueda de las especies

preferidas (*Tridax* y *Florestina*), la cual se volcó a la más abundante de ambas. Los efectos negativos mutuos que ejercieron ambas especies sobre la visibilidad de la otra indican que los dípteros ignoraban a la especie que está en la menor densidad. *Florestina* y *Thymophylla* también tuvieron efectos muy negativos en la DCD de las demás especies que convivían con ellas en los parches. Entre las abejas también se observó una reducción en la DCD de las especies conforme aumentó la densidad de sus acompañantes, tal como lo predice la teoría. Las especies que tuvieron los efectos más negativos fueron *Sanvitalia* y *Tridax*, que fueron dos de las más visitadas. Nuevamente, *Tridax* tuvo un efecto fuerte sobre la DCD de *Sanvitalia*, sugiriendo una permutación entre estas dos especies atractivas, aunque el efecto no fue recíproco.

Llama la atención el caso de *Richardia*, cuya visibilidad aumentó frecuentemente en presencia de otras especies, independientemente del grupo de visitantes florales estudiados. Las flores de *Richardia* son pequeñas y están muy cerca del suelo, por lo que quizá se beneficiaron de la presencia de otras flores más llamativas. Esto concuerda con lo que se espera de las especies "imán", que son más fragantes y coloridas que las especies a quienes facilitan (Lavery 1992; Molina-Montenegro et al. 2008; Seifan et al. 2014).

En resumen, los datos sugieren que las especies más llamativas en general reducen la visibilidad de sus acompañantes. El patrón parece ser especialmente claro cuando éstas últimas son también vistosas, en cuyo caso parece ocurrir el fenómeno de permutación. Sin embargo, las especies menos atractivas pueden verse beneficiadas por sus vecinos más

vistosos. De este modo, el efecto de competencia por los polinizadores o bien el efecto de imán parece depender de qué tanto difiere la detectabilidad de las especies involucradas.

### **6.5 Efectos sobre las interacciones planta-planta**

Cuando se integran los diferentes componentes de la conducta de los polinizadores, el modelo permite estimar el número de visitas que recibe una flor en función de la densidad de sus vecinos con y heteroespecíficos. Si el número de visitas disminuye, estaríamos ante un caso de competencia planta-planta mediada por los polinizadores. Una interacción positiva ocurriría si el número de visitas se ve aumentado por la presencia de vecinos.

El número de visitas que realiza un polinizador a las flores dentro de un cuadro depende de varios factores: el tiempo de manipulación, la detectabilidad de las flores, y sus cambios densodependientes. En el caso de los dípteros, los tiempos de manipulación largos resultaron en la saturación de su actividad, es decir, la incapacidad para visitar más flores aunque éstas estuvieran presentes. En el caso de las especies de plantas con los tiempos de manipulación más largos, el número máximo de flores que podía visitar una mosca era muy reducido, lo que indica que el tiempo del que dispone un insecto para visitar flores es finito. Las abejas, por el contrario, fueron visitantes más eficientes que invirtieron poco tiempo en cada flor, por lo que, al menos en cuadros con hasta 40 flores (Figura 2b), no se observó el fenómeno de saturación.

Los tiempos de manipulación largos, especialmente cuando se observa saturación, implicaron competencia, ya que el tiempo invertido en una flor no está disponible para

visitar otras. Ya que en estos casos se pueden visitar pocas flores por unidad de tiempo, la probabilidad de visita por flor se redujo rápidamente al aumentar la densidad, ya que aumenta el número de flores que no son visitadas. Debido a los tiempos de manipulación mucho más largos de las moscas y su saturación, se observó que las visitas por flor se redujeron mucho más rápidamente que en el caso de las abejas. Esto implica una fuerte competencia entre las plantas por el tiempo que tiene disponible un bombílido.

Esta competencia por el tiempo de los visitantes dependió de la detectabilidad de las especies: aquéllas poco atractivas ejercieron un efecto competitivo débil. Esto se debe a que recibían pocas visitas y por lo tanto no reducían el tiempo disponible para las demás especies. Éste es el caso de, por ejemplo, *Sanvitalia* y *Thymophylla* cuando las visitaban los dípteros (a pesar de que sus tiempos de manipulación eran muy elevados), o *Richardia* para las abejas. Por el contrario, las especies que ejercieron una fuerte atracción y tenían tiempos de manipulación largos, tuvieron efectos muy negativos sobre otras especies. Este fue el caso de *Tridax* y *Florestina*, las especies más llamativas para las moscas, que provocaron reducciones drásticas en la visita de otras especies.

Cuando se considera a un visitante individual, el tiempo de manipulación y la DCD fueron los dos parámetros que determinaron más fuertemente el resultado de la interacción según lo reveló el análisis de sensibilidad, y en consecuencia lo dicho en los dos párrafos anteriores explica los resultados en lo general. Sin embargo, hay varias excepciones que resultan de los cambios en la DCD producidos por la densidad, que son el tercer elemento más importante para entender el número de flores que visita un polinizador según el análisis

de sensibilidad. En dos especies (*Oxalis* y *Richardia*) la probabilidad que una flor fuera visitada por una abeja que había entrado en el cuadro se incrementó con la densidad, reflejando los incrementos concomitantes en la DCD de ambas especies. Se trata entonces de un caso de facilitación intraespecífica (i.e., efecto Allee; Duffy *et al.* 2013). Sólo se observaron dos casos semejantes de facilitación interespecífica, que fueron el efecto de *Thymophylla* sobre *Richardia* cuando los visitantes fueron bombílidos, y, en menor medida, de *Richardia* sobre *Tridax* para las abejas. En otras especies en las que la DCD aumentó con la densidad no se observó facilitación, probablemente debido a la competencia por el tiempo de los polinizadores. Ese es muy probablemente el caso de las tres especies cuya DCD por moscas (*Florestina*, *Richardia* y *Tridax*) aumentó con la densidad intraespecífica, pero no ocurrió efecto Allee (aunque los cambios en la DCD pudieron atenuar dicha competencia).

Un factor que puede explicar la existencia de efectos facilitativos interespecíficos en términos de incrementos en la DCD (valores de  $\gamma$  fuera de la diagonal) es la confusión de los polinizadores al elegir la planta que buscan. Este fenómeno ha sido explicado como una disyuntiva (trade-off) entre la precisión y la velocidad a la que los polinizadores se alimentan (Chittka *et al.* 2003; Dyer y Chittka 2004; Chittka y Raine 2006). Entre los abejorros, la elección correcta de la flor que ofrece más recompensa requiere un tiempo considerable (Chittka *et al.* 2003). Sin embargo, los abejorros pueden hacerse de una mayor cantidad de recompensa si reducen la precisión, pero visitan más flores (Burns 2005). En otras palabras, puede resultar conveniente tomar decisiones rápidas, aunque éstas impliquen visitar a las

especies menos redituables. Las confusiones suelen ser más comunes entre especies que se parecen tanto morfológicamente (Reinhard et al. 2006; Susuki y Ohashi 2014) como en su aroma (Paldi et al. 2003). A pesar de que toda la evidencia sobre el intercambio entre precisión y rapidez sólo involucra a las abejas, en este trabajo se encontraron tres casos en los que este fenómeno podría estar operando sobre la interacción díptero-planta: *Tridax* tiene un efecto facilitador sobre *Thymophylla* y *Sanvitalia*, las cuales poseen atributos morfológicos semejantes, además de que, por pertenecer a la misma familia, podrían tener un aroma similar. Sin embargo, las especies que son polinizadas por abejas y que tuvieron efectos facilitadores interespecíficos no eran tan semejantes entre sí en su forma (e.g., *Richardia* y *Tridax*), lo que pone en duda la hipótesis de que el aumento en la DCD se debe a la confusión por parte de las abejas.

Aún en los casos de facilitación, se observaron reducciones en la probabilidad de visitas cuando la densidad era muy alta, lo que indica que el signo de la interacción fue densodependiente: era positivo cuando pocos individuos interactuaban, pero se volvía negativo con el incremento de la densidad. Este cambio de facilitación a competencia se ha reportado en varios casos de efecto Allee (Duffy et al. 2013).

Tal como Rathcke (1983) lo propuso, la competencia por polinizadores en densidades grandes aumenta y el número de visitas per cápita disminuye (Morgan et al. 2005). A este fenómeno Morgan y colaboradores (2005) lo llamaron "efecto Allee inverso", y proponen que podría servir como una forma de regulación densodependiente que limita la densidad de la población. Es decir, una forma de autocontrol poblacional que permite que las

especies como *Florestina*, *Richardia*, *Thymophylla* y *Tridax* no colonicen todo el espacio disponible.

Cuando se analiza el número de visitas por flor por hora se toma en cuenta lo que hacen varios insectos y no sólo uno de ellos. En este caso, la DLD fue el parámetro que más influencia tuvo sobre la tasa de visitas de todas las especies según el análisis de sensibilidad: pequeños cambios en este parámetro tendrían efectos muy grandes sobre la interacción. La DLD es el parámetro responsable de que lleguen más visitantes a los cuadros con mayor densidad floral. Por ello, cuando se compara lo que sucede al considerar a un visitante individual o a varios visitantes, los patrones cambian: varias interacciones negativas se volvieron positivas. Esto se debió a que, aunque las plantas podían competir por el tiempo disponible por cada polinizador, llegaban más polinizadores a cada cuadro. Con esto aumentaba la cantidad total del tiempo de manipulación disponible, que parece ser el recurso más limitante para las plantas. El cambio de signo fue mucho más común cuando se consideraba a las abejas que en el caso de las moscas. En estas últimas los largos tiempos de manipulación siguen imponiendo una interacción competitiva a pesar de que llegaran más bombílidos a los cuadros por hora.

Los resultados también muestran que tanto visitantes como plantas se ven beneficiados por densidades florales más o menos elevadas. Como ya se revisó, tanto las plantas como los polinizadores siguen diferentes estrategias para aprovechar mejor el recurso mutuo; mientras las plantas buscan ser más detectables (a larga y corta distancia), los polinizadores buscan maximizar la energía ganada y minimizar la invertida. Si la densidad

floral es baja, ambos socios salen perdiendo. Sin embargo, tal como lo predicen estudios previos (Ratchke 1983), si la densidad continúa incrementando ésta podría tener el efecto opuesto sobre la producción de frutos (Nattero *et al.* 2011). Esto concuerda con los resultados que, con pocas excepciones, muestran una reducción en las tasas de visitas a muy altas densidades florales (Kunin 1997). Los parches con densidad floral muy alta son idóneos para los visitantes, pero no para las especies vegetales. Dada la alta sensibilidad de las interacciones a la DLD, y por ende la gran influencia de la DLD sobre la adecuación de las plantas, las presiones selectivas para que una planta produzca la cantidad adecuada de flores deben ser muy fuertes, tal como se ha encontrado en otros estudios (Benitez-Vieyra *et al.* 2006; Agren *et al.* 2013).

Para que estos incrementos en el número de visitas por flor en los parches más densos puedan realmente considerarse interacciones indirectas mediada por polinizadores, sus efectos deberían de observarse en la adecuación de las plantas. Se han reportado correlaciones positivas entre la densidad local de conespecíficos y la producción de frutos, lo que sugiere que los efectos positivos de las interacciones intraespecíficas tendrían más peso que los potenciales efectos negativos de la competencia por recursos (en este caso, el tiempo del que disponen los polinizadores; Moeller 2004; Ruane *et al.* 2014).

## 7. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Pocos trabajos han logrado detectar la competencia indirecta entre plantas por polinizadores en el contexto comunitario, y menos aún la facilitación. Pero, ¿por qué es importante haber encontrado competencia y facilitación en la comunidad vegetal? La competencia entre plantas mediada por polinizadores ha sido reconocida como una fuerza capaz de promover la especialización de las especies vegetales a ciertos polinizadores (Muchhla *et al.* 2014). Los resultados indican que el recurso fundamental por el que ocurre la competencia es el tiempo del que disponen los polinizadores: en los casos en los que un polinizador invierte mucho tiempo al visitar una especie de planta, el impacto sobre las demás flores suele ser muy negativo. Al reducir la competencia intraespecífica, la selección podría favorecer las flores con tiempos de manipulación menores. Sin embargo, esto podría significar que el polinizador no invierte el tiempo suficiente para remover y transferir el polen efectivamente (Brown *et al.* 2002; Tscheulin y Petanidou 2013), o que podría obtener mucha recompensa haciendo un esfuerzo menor, lo que reduciría el número de flores visitadas (Goulson 2000). Por ende, las características de las flores que determinan el tiempo de visita probablemente resulten de un balance entre la reducción de la competencia entre las flores de un mismo individuo al reducir el tiempo de manipulación, y la consecución de una polinización efectiva.

Los resultados también indican que ocurren interacciones positivas mediadas por polinizadores. La existencia de este tipo de interacción ha sido puesta en duda (Feldman *et al.* 2004, Feldman 2006), aunque también hay estudios que la confirman (Moeller 2004,

Ghazoul 2006). Se ha propuesto que los efectos facilitativos se presentarían únicamente cuando la respuesta funcional de los polinizadores es de tipo III (Feldman *et al.* 2004, Feldman 2006), lo cual ocurre en este estudio cuando las  $\gamma$  son positivas (ya que, en estos casos, las flores tienden a ser ignoradas cuando están en baja densidad). En efecto, los únicos casos en los que se observaron efectos facilitativos tanto intra como interespecíficos cuando se analiza la conducta individual de un visitante corresponden a valores de  $\gamma$  positivos. Sin embargo, las  $\gamma$  positivas no siempre fueron lo suficientemente grandes como para contrarrestar el efecto de la competencia. Lo que no se ha tomado en cuenta es que la respuesta funcional es una propiedad de un solo visitante, y que el comportamiento colectivo puede cambiar los signos de la interacción. La capacidad de un parche con muchas flores para atraer a muchos polinizadores puede resultar en facilitación intra e interespecífica a pesar de que la respuesta funcional sea de tipo II, tal como lo muestran los resultados de este trabajo.

Otra de las contribuciones de este trabajo es el uso de un modelo que permite obtener información detallada sobre los mecanismos involucrados en la interacción indirecta entre plantas, y no sólo correlacionar las diferentes variables. Con ello, no sólo es posible identificar las causas más plausibles que subyacen a los efectos positivos y negativos de la densidad floral, sino también permitiría, eventualmente, vislumbrar los posibles roles de esta interacción en la evolución de la estrategia de forrajeo de los insectos, así como de las estrategias de competencia y facilitación de las especies vegetales por visitantes florales y la

posible determinación evolutiva de los sistemas de apareamiento de las especies de plantas  
(Morgan *et al.* 2005).

## 8. LITERATURA CITADA

- Abrams P.A., y Ginzburg L.R. 2000. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 337-341.
- Agren J., Hellström F., Toräng P., y Ehrlén J. 2013. Mutualists and antagonists drive among-population variation in selection and evolution of floral display in a perennial herb. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **45**: 18202-18207.
- Aizen M.A., y Harder L.D. 2007. Expanding the limits of the pollen- limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* **88**: 271-281.
- Almanza-Celis C.A.A., y Martorell C. 2008. Efecto de la profundidad del suelo sobre la estructura de una comunidad de hierbas en una zona semiárida de Oaxaca. En: VI simposio internacional sobre flora silvestre en zonas áridas. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C (ed. Anónimo). Universidad de Sonora y Comisión Federal Forestal.
- Angioy A.M., Stensmyr M.C., Urru I., Puliafito M., Collu I., y Hansson B.S. 2004. Function of the heater: the dead horse arum revisited. *Biology Letters* **271**: 13-15.
- Ashman T.L., Knight T.M., Steets J., Amarasekare P., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R. Johnston M.O., Mazer S.P., Mitchell R.J., Morgan M.T., y Wilson W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* **85**: 2408-2421.
- Bascompte J., Jordano P., Melián C.J., y Oleson J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic network. *Proceeding of the National Academy of Sciences, the United States of America* **100**: 9383-9389.
- Bates D., Maechler M., Bolker B., y Walker S. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1.7, <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bell J.M., Karron J.D., y Mitchell R.J. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology* **86**: 776-785.

- Benitez-Vieyra S., Medina A.M., Glinos E., y Coccuci A.A.** 2006. Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. *Functional Ecology* **20**: 948-957.
- Bohm B.A., y Stuessy T.F.** 2001. *Flavonoids of the sunflower family (Asteraceae)*. Springer Science & Business Media, Viena.
- Bronstein J.L.** 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 214-217.
- Brown B.J., y Mitchell R.J.** 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* **129**: 43-49.
- Brown B.J., Mitchell R.J., y Graham S.A.** 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology* **83**: 2328-2336.
- Buchmann S.L., y Nabhan G.P.** 1996. *The forgotten pollinators*. Island Press Washington, D.C.
- Burger H., Dötterl S., y Ayasse M.** 2010. Host-plant finding and recognition by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee. *Functional Ecology* **24**: 1234-1240.
- Burnham K.P., y Anderson D.R.** 2002. *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Burns J.G.** 2005. Impulsive bees forage better: the advantage of quick, sometimes inaccurate foraging decisions. *Animal Behaviour* **70**: e1-e5.
- Case T.J.** 2000. *An Illustration Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, Nueva York.
- Chittka L., y Schurkens S.** 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature* **411**: 653.
- Chittka L., Dyer A.G., Bock F., y Dornhaus A.** 2003. Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature* **424**:388.
- Chittka L., y Raine N.E.** 2006. Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* **4**: 428-435.

- Cooper P.D., Shaffer W.M., y Buchmann S.L. 1985. Temperature regulation of honey bees (*Apis mellifera*) foraging in the Sonoran desert. *Journal of Experimental Biology* **114**: 1-15.
- Corbet S.A., Ake F.M., Fraser A., Gunson C., Svage A., y Smith K. 1993. Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology* **18**: 17-30.
- Cruz-Cisneros R., y Rzendowski J. 1980. Vegetación de la Cuenca del Río Tepelmeme, Alta Mixteca, Estado de Oaxaca, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México* **22**: 19-84.
- De Waal C., Anderson B., y Ellis A.G. 2015. Relative density and dispersion pattern of two southern African Asteraceae affect fecundity through heterospecific interference and mate availability, not pollinator visitation rate. *Journal of Ecology* **103**: 513-525.
- Detzel A., y Wink M. 1993. Attraction, deterrence or intoxication of bees (*Apis mellifera*) by plant allelochemicals. *Chemoecology* **4**: 8-18.
- Duffy K.J., Patrick K.L., y Johnson S.D. 2013. Does the likelihood of an Allee effect on plant fecundity depend on the type of pollinator?. *Journal of Ecology* **101**: 953-962.
- Dyer A.G., y Chittka L. 2004. Bumblebees (*Bombus terrestris*) sacrifice foraging speed to solve difficult color discrimination tasks. *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* **190**: 759-763.
- Esseberg C.J. 2012. Explaining variation in the effect of floral density on pollinator visitation. *The American Naturalist* **180**: 153-166.
- Feinsinger P., Murray G., Kinsman S., y Busby W.H. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* **67**:449-464
- Feldman T.S. 2006. Pollinator aggregative and functional responses to flower density: does pollinator response to patches of plants accelerate at low-densities? *Oikos* **115**: 28-140.
- Fournier D.A., Skaug H.J., Ancheta J., Ianelli J., Magnusson A., Maunder M.N., Nielsen A., y Sibert J. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical

inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software* **27**: 233-249.

**Freckleton R.P., y Watkinson A.R.** 2001. On detecting and measuring competition in spatially structured plant communities. *Ecology Letters* **3**: 423-432.

**Furman E.** 2007. On the convolution of the negative binomial random distribution. *Statistics and Probability Letters* **77**: 169-172.

**Geber M., y Moeller D.A.** 2006. Pollinator responses to plant communities and implications for reproductive character evolution. En: Harder L.W., y Barret S.C.H. (eds), *Ecology and Evolution of Flowers*. Pp. 102-119. Oxford University Press, Nueva York.

**Giurfa M., y Lehrer M.** 2001. Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. En: *Cognitive Ecology of Pollination*. (Eds) Chittka L., y Thomson J.D. Cambridge University Press, Londres pp. 61-82.

**Ghazoul J.** 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* **94**: 295-304.

**Goulson D.** 2000. Why do pollinators visit proportionally fewer flowers in large patches? *Oikos* **91**: 485-492.

**Gross C.L., Mackay D.A., y Whalen M.A.** 2000. Aggregated flowering phenologies among three sympatric legumes: the degree of non-randomness and the effect of overlap on fruit set. *Plant Ecology* **148**: 13-21.

**Ha M.K., y Ivey C.T.** 2017. Pollinator-mediated interactions in experimental arrays vary with neighbor identity. *American Journal of Botany* **104**: 252-260.

**Hamback P.A., Agren J., y Ericson L.** 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* **81**: 1784-1794.

**Hansen D.M., Kiesbüy H.C., Jones C.G., y Müller C.B.** 2007. Positive indirect interactions between neighboring plant species via a lizard pollinator. *The American naturalist* **169**: 434-542.

- Harder L.D., y Barrett S.P.H. 2006. Ecology and Evolution of Flowers. Oxford University Press, Oxford.
- Hegland S.J., y Boeke L. 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* **31**: 532-538.
- Heinrich B. 1979. Keeping a cool head: honeybee thermoregulation. *Science* **205**: 1269-1271.
- Herrera C.M. 1995. Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology* **76**: 218-228.
- Hilborn R., y Mangel M. 1997. *The Ecological Detective: Confronting Models with Data*. Princeton University Press, Princeton.
- Holling C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly. *The Canadian Entomologist* **91**: 293-320.
- Holling C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **45**: 3-60.
- Howell A.D., y Alarcón R. 2007. *Osmia* bees (Hymenoptera: Megachilidae) can detect nectar-rewarding flowers using olfactory cues. *Animal Behaviour* **74**: 199-205.
- Johnson S.D., Peter C.I., Nilsson L.A., y Agren J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* **84**: 2919-2927.
- Johnson S.D., Hollens H., y Kuhlmann M. 2012. Competition versus facilitation: conspecific effects on pollinator visitation and seed set in the iris *Lapeirousia oreogena*. *Oikos* **121**: 545-50.
- Junker R.R., Blüthgen N., Brehm T., Binkenstein J., Paulus J., Martin Schaefer H., y Stang, M. 2013. Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology* **27**: 329-341.

- Kearns C., Inouye D., y Waser N.** 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **29**: 83-112.
- Klinkhamer P.G.L., y 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* **57**: 399-405
- Knight T.M.** 2003. Floral density, pollen limitation, and reproductive success in *Trillium grandiflorum*. *Oecologia* **137**: 557-563.
- Kunin W.E.** 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* **85**: 225-34.
- Kwon Y.J., y Saeed S.** 2003. Effect of temperature on the foraging activity of *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) on greenhouse hot pepper (*Capsicum annuum* L.). *Applied Entomology and Zoology* **38**: 275-280.
- Land M.F.** 2005. The optical structures of animal eyes. *Current Biology* **15** :319-323.
- Laverty T.M.** 1992. Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. *Oecologia* **89**: 502-508.
- Laverty T.M., y Plowright R.C.** 1988. Fruit and seed set in Mayapple (*Podophyllum peltatum*) e influence of intraspecific factors and local enhancement near *Pedicularis canadensis*. *Canadian Journal of Botany* **66**: 173-178.
- Lázaro A., y Totland O.** 2010. Local floral composition and the behaviour of pollinators: attraction to and foraging within experimental patches. *Ecological Entomology* **35**: 652-661.
- Leonard A.S., Dornhaus A., y Papaj D.R.** 2011. Flowers help bees cope with uncertainty: signal detection and the function of floral complexity. *The Journal of Experimental Biology* **214**: 113-121.
- Levin, D.A.** 1978. Pollinator behaviour and the breeding structure of plant populations. The pollination of flowers by insects. Academic Press, Londres.

- Liao W-J., y Harder L.D. 2014. Consequences of multiple inflorescences and clonality for Pollinator behavior and plant mating. *The American Naturalist* **184**: 580-592.
- Lunau K., Wacht S., y Chittka L. 1996. Colour choices of naive bumble bees and their implications for colour perception. *Journal of Comparative Physiology A* **178**: 477-489.
- Makino, T.T., y Sakai S. 2007. Experience changes pollinator responses to floral display size: from size-based to reward-based foraging. *Functional Ecology* **21**: 854-863.
- Martorell C., y Freckleton R.P. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* **102**: 74-85.
- Martorell C., Zepeda V., Martínez-Blancas A., García-Meza D., y Pedraza F. 2017. A diversity world record in a grassland at Oaxaca, Mexico. *Botanical Sciences* **95**: 1-7.
- Méndez-Ramírez V., Magaña-Rueda S., Parra-Tabla V., Ayala R. y Navarro J. 2004. Diversity of native bee visitors of cucurbit crops (Cucubirtaceae) in Yucatán, Mexico. *Journal of Insect Conservation* **6**: 135-147.
- Menzel R., y Muller U. 1996. Learning and memory in honeybees: from behavior to neural substrates. *Annual review of neuroscience* **19**: 379-404.
- Miller T.E. 1994. Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community. *American Naturalist* **143**: 1007-1025.
- Mitchell R.J., Flanagan R.J., Brown B.J., Waser N.M., y Karron J.D. 2009. New frontiers in competition by pollination. *Annals of Botany* **103**: 1403-1413.
- Moeller D.A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* **85**: 3289-3301.
- Molina-Montenegro M.A., Badano E.I., y Cavieres, L.A. 2008. Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the 'magnet species' concept with invasive species. *Oikos* **117**: 1833-1839.
- Morgan M.T., Wilson G.W., y Knight T.M. 2005. Plant populations dynamics, pollinator foraging, and the selection of self-fertilization. *The American Naturalist* **166**: 169-183.

- Muchhala N., Johnsen S., y Smith S.D.** 2014. Competition for hummingbird pollination shapes flower color variation in Andean Solanaceae. *Evolution* **688**: 2275-2286.
- Munoz, A.A., y Cavieres, L.A.** 2008. The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology* **96**: 459-467.
- Nattero J., Malerba R., Medel R., y Coccuci A.** 2011. Factors affecting pollinator movement and plant fitness in a specialized pollination system. *Plant Systematics and Evolution* **296**: 77-85.
- Ollerton J., Winfree R., y Tarrant S.** 2011. How many flowering plants are pollinated by animals. *Oikos* **120**: 321-326.
- Otout C.** 2000. Does size matter? Bumblebee behaviour and the pollination of *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae). *Apidologie* **31**: 129-139
- Paldi N., Zilber S., y Shafir S.** 2003. Associative olfactory learning of honeybees to differential rewards in multiple contexts-effect of odor component and mixture similarity. *Journal of Chemical Ecology* **29**: 2515-2538.
- R Development Core Team.** 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rathcke B.** 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. En: *Pollination Biology* (ed. Real L.), pp. 305-329. Academic Press, New York.
- Reinhard J. Srinivasan M.V., y Zhang S.** 2006. Complex memories in honeybees: can there be more than two? *Journal of Comparative Physiology A* **192**: 409-416.
- Rodger J.G., van Kleunen M., y Johnson S.D.** 2013. Pollinators, mates and Allee effects: the importance of self-pollination for fecundity in an invasive lily. *Functional Ecology* **27**: 1023-1033.
- RuaneL.G., Rotzin A.T., y Congleton P.H.** 2014. Floral display size, conspecific density and florivory affect fruit set in natural populations of *Phlox hirsuta*, an endangered species.

- Annals of Botany **113**: 887-893.
- Sargent R., y Ackerly D.** 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* **23**: 123-130.
- Schiestl F.P.** 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* **92**: 255-264.
- Schiller J.R., Zedler .H., y Black C.H.** 2000. The effect of density-dependent insect visits, flowering phenology, and plant size on seed set of the endangered vernal pool plant *Pogogyne abramsii* (Lamiaceae) in natural compared to created vernal pools. *Wetlands* **20**: 386-396.
- Seifan M., Hoch E., Hanoteaux S., y Tielbörger K.** 2014. The outcome of shared pollination services is affected by the density and spatial pattern of an attractive neighbor. *Journal of Ecology* **102**: 953-962.
- Sieber Y., Holderegger R., Waser N.M., Thomas V.F.D., Braun S., Erhardt A., y Reyer H-U., Wirth L.R.** 2011. Do alpine plants facilitate each other's pollination? Experiments at a small spatial scale. *Acta Oecologica* **37**: 369-374.
- Sih A., y Baltus M.** 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* **68**: 1679-1690.
- Smith C., Vandenbergue C., den Ouden J., y Müller-Schärer H.** 2007. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* **152**: 265-273.
- Spaethe J., Tautz J., y Chittka L.** 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA* **98**: 3898-3903.
- Stein K., Templin M., Hensen I., Fischer M., Matthies D., y Schleuning M.** 2006. Negative effects of conspecific floral Density on fruit set of two neotropical understory plants. *Biotropica* **45**: 325-332.
- Streinzer M., Paulus H.F., y Spaethe J.** 2009. Floral colour signal increases short-range detectability of a sexually deceptive orchid to its bee pollinator. *The Journal of Experimental Biology* **212**: 1365-1370.

- Stone G.N., Willmer P.G., y Nee S.** 1996. Daily Partitioning of Pollinators in an African Acacia Community. *Proceedings of the Royal Society B* **263**: 1389-1393.
- Stone G.N., Raine N.E., Prescott M., y Willmer P.G.** 2003. Pollination ecology of acacias (Fabaceae, Mimosaceae). *Australian Systematic Botany* **16**: 103-118.
- Strauss S.Y.** 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends in Ecology and Evolution* **6**: 206-210.
- Susuki M.F., y Ohashi K.** 2014. How does a floral colour-changing species differ from its non-colour-changing congener? A comparison of trait combinations and their effects on pollination. *Functional Ecology* **28**: 549-560.
- Thomson J.D.** 1978. Effect of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of Hieracium. *American Midland Naturalist* **100**: 431-440.
- Thomson J., y Chittka L.** 2001. Pollinator individuality: when does it matter? En: *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution* (eds Chittka L. y Thomson J.), pp. 191-213. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tokuda N., Hattori M., Abe K., Shinohara Y., Nagano Y., y Itino T.** 2015. Demonstration of pollinator-mediated competition between two native Impatiens species, *Impatiens nolitangere* and *I. textori* (Balsaminaceae). *Ecology and Evolution* **5**: 1271-1277.
- Tscheulin T., y Petanidou T.** 2013. The presence of the invasive plant *Solanum elaeagnifolium* deters honeybees and increases pollen limitation in the native co-flowering species *Glaucium flavum*. *Biological Invasions* **15**: 385-393.
- Villareal-Barajas T., y Martorell C.** 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along anthropogenic disturbances gradient. *Journal of Vegetation Sciences* **20**: 1027-1040.
- Wootton J.** 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**: 443-466.

Wright S.J., y Calderon O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* **83**: 937-948.

Ye Zhong-Ming., Dai Wen-Kui., Jin Xiao-Fang., Gituru R.W., Wang Qing-Feng., Yang Chun-Feng. 2013. Competition and facilitation among plants for pollination: can pollinator abundance shift the plant–plant interactions? *Plant Ecology* **215**: 3-13.