



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**¿Es la variación intraindividual en la producción del néctar una estrategia para ahorrar recursos?: Una aproximación experimental**

**TESIS**

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

PRESENTA:

**GIOVANNA MICHELLE MALDONADO MALDONADO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dr. César Augusto Domínguez Pérez-Tejada (Instituto de Ecología, UNAM)**

**COMITÉ TUTOR:**

**Dra. Rocío Santos Gally (Instituto de Ecología, UNAM)**  
**Dr. Víctor Parra Tabla (Universidad Autónoma de Yucatán)**

**CD. MX., ENERO 2020**



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**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**¿Es la variación intraindividual en la producción del néctar una estrategia para ahorrar recursos?: Una aproximación experimental**

**TESIS**

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

PRESENTA:

**GIOVANNA MICHELLE MALDONADO MALDONADO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dr. César Augusto Domínguez Pérez-Tejada (Instituto de Ecología, UNAM)**

**COMITÉ TUTOR:**

**Dra. Rocío Santos Gally (Instituto de Ecología, UNAM)**

**Dr. Víctor Parra Tabla (Universidad Autónoma de Yucatán)**

**MÉXICO, CD. MX., ENERO 2020**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/1324/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Biología Evolutiva, del Posgrado en Ciencias Biológicas en su sesión ordinaria del día **04 de noviembre de 2019**, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva**, de la estudiante **MALDONADO MALDONADO GIOVANNA MICHELLE** con número de cuenta **309276845** con la tesis titulada "**¿ES LA VARIACIÓN INTRAINDIVIDUAL EN LA PRODUCCIÓN DEL NÉCTAR UNA ESTRATEGIA PARA AHORRAR RECURSOS? UNA APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL**", bajo la dirección del **DR. CÉSAR AUGUSTO DOMÍNGUEZ PÉREZ-TEJADA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS  
Vocal: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN  
Secretario: DRA. ROCÍO SANTOS GALLY  
Suplente: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
Suplente: DR. FRANCISCO ELIZANDRO MOLINA FREANER

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 9 de diciembre de 2019

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



c. c. p. Expediente del alumno

## **Agradecimientos institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca 630850 para realizar los estudios de Maestría.

Al Apoyo PAEP de la Universidad Nacional Autónoma de México por las becas para realizar una estancia de investigación y asistir a un congreso en España durante la Maestría.

Al PAPIIT IN210617 que financió este trabajo. Responsable: Juan E. Fornoni Agnelli.

Al Dr. César A. Domínguez Pérez-Tejada, a la Dra. Rocío Santos Gally y al Dr. Víctor Parra Tabla, quienes me apoyaron durante el desarrollo de este proyecto y cuyos consejos fueron de gran importancia para lograr con éxito este trabajo. Gracias por compartir su conocimiento y guiarme en cada paso.

A los doctores Luis Eguiarte, Judith Márquez, Rocío Santos, Coro Arizmendi y Francisco Molina, quienes formaron el jurado, por sus revisiones y sus valiosos comentarios que enriquecieron este trabajo.

## **Agradecimientos personales**

Al Dr. César Domínguez, por sus enseñanzas y su apoyo. Sin duda es un asesor excepcional y una de las personas que más admiro, respeto y aprecio.

A la Dra. Rocío Santos y al Dr. Víctor Parra, por su confianza, su apoyo y todas sus sugerencias y críticas que me han ayudado a crecer durante mis estudios de maestría.

Al M. en C. Rubén Pérez, por su apoyo logístico durante el trabajo dentro del invernadero con los abejorros y su constante ayuda a lo largo de este trabajo.

A David Schneider, por todos sus consejos para utilizar las cámaras y para realizar las grabaciones durante los experimentos.

A la Dra. Karina Boege y al Dr. Juan Fornoni, por sus consejos y apoyo en cada momento.

A la Dra. Marina M Strelin, por todas sus aportaciones a este proyecto. Asimismo, por su valiosa amistad y compañía. Gracias por todos los momentos compartidos.

Al Dr. Miguel A. Rodríguez-Gironés, por recibirme en su laboratorio durante mi estancia de investigación. No pude llegar a un mejor lugar ni con mejor persona.

A todos mis compañeros y amigos del laboratorio Interacción Planta-Animal, por su compañía, sus consejos y su ayuda incondicional. Principalmente le agradezco su apoyo incondicional a Matías Baranzelli, Guadalupe Andraca, Xóchitl Damián, Sofía Ochoa y Emiliano Mora.

A Erika Rodríguez, Miguel Baltazar y Alejandro González, por todo su apoyo. Sin duda facilitan la estancia dentro del posgrado.

A mis padres Pilar Maldonado, Juan Carlos Montesillo y Elena Maldonado. A mis hermanos Mauricio Montesillo, Mizza Maldonado y Bernardo Maldonado. Y al resto de mi familia. Por todo su apoyo, comprensión y cariño. Indudablemente son parte esencial en mis logros.

A mis amigos, por acompañarme y tolerarme en cada momento. Especialmente a tres personas: Katy, Patricio y Eduardo. Katy, quien siempre me motivó a ser más intrépida y cuya compañía fue excepcional en mi vida. Patricio, quien siempre me escuchó y me hizo reír en los momentos dramáticos. Eduardo, quien siempre apareció en los momentos más oportunos.

A todas esas personas y abejorros que se cruzaron por un instante en mi camino, por las enseñanzas que dejaron en mi persona.

# Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Hipótesis	12
Método	14
<i>Sitio de estudio</i>	14
<i>Plantas artificiales</i>	14
<i>Visitantes florales</i>	16
<i>Definición del patrón diurno de forrajeo</i>	16
<i>Efecto de la variación intraindividual en la inversión de néctar sobre los patrones de forrajeo.</i>	17
<i>Frecuencia de visitas.</i>	19
<i>Costo por visita.</i>	19
<i>Análisis estadísticos</i>	20
<i>Definición del patrón diurno de forrajeo.</i>	20
<i>Efecto de la variación intraindividual en la inversión de néctar sobre los patrones de forrajeo</i>	20
Resultados	22
<i>Definición del patrón diurno de forrajeo.</i>	22
<i>Efecto de la variación intraindividual en la inversión de néctar sobre los patrones de forrajeo.</i>	22
<i>Frecuencia de visitas.</i>	22
<i>Costo por visita.</i>	28
Discusión	31
Conclusiones	37
Literatura citada	38
Anexo I	48

## Resumen

El néctar es una de las principales recompensas florales ofrecida a los polinizadores y puede ser energéticamente caro. Incrementar la inversión en la producción de néctar (cantidad o calidad) puede resultar en altas tasas de visitas de polinizadores, pero también incrementa el riesgo de geitonogamia y los costos de reproducción. La variación intraindividual en la producción de recompensas se ha visualizado como una estrategia que reduce la geitonogamia, pero su papel como mecanismo de ahorro energético rara vez se ha considerado. Aquí, probamos si menor inversión en la producción de néctar junto con mayor variación intraindividual funciona como un mecanismo de engaño que permite a las plantas ahorrar recursos sin perder el servicio de los polinizadores. Con este fin, establecimos experimentos con plantas artificiales en las que controlamos la inversión energética y la variación intraindividual en la producción de néctar. Diseñamos un experimento factorial 2x2 con dos niveles de inversión de recursos (alta y baja inversión en la concentración del néctar (32 y 36% de azúcar (g/g), respectivamente)) y dos niveles de variación intraindividual (coeficiente de variación (CV) = 0 y 20%). Cada experimento fue expuesto a una colonia de abejorros cautivos (*Bombus impatiens*) y se registró el número de visitas a cada planta experimental. Nuestros resultados indican que las plantas con baja inversión y variación en la producción de néctar presentan mayor número de visitas por menor costo, sin embargo, presentan mayor nivel de geitonogamia entre sus flores en comparación de las plantas con otros tratamientos. Por lo tanto, las plantas variables pueden invertir ~11% menos recursos que las plantas constantes y aun así obtener alta frecuencia de visitas de polinizadores. En general, nuestros resultados sugieren que la variación intraindividual en la producción de recompensas puede constituir una estrategia de ahorro energético que libera recursos que podrían usarse en otras funciones de la planta (defensa, crecimiento, reproducción).

## **Abstract**

Nectar is one of the main floral rewards offered by plants to pollinators and can be energetically expensive. Increased investment in nectar production (quantity or quality) may result in higher rates of pollinator visitation, but also incurs on increased risks of geitonogamy and higher costs of reproduction. Intra-plant variation in reward production has been visualized as a geitonogamy reducing strategy, but its role as an energy saving mechanism has rarely been considered. Here, we test if a lower investment in nectar production coupled with increased intra-plant variation, functions as a deceit mechanism allowing plants to save resources and still maintain pollinator service. To this end, we set a series of experiments with artificial plants in which we controlled the amount and intra-plant variation in nectar investment. We designed a 2 x 2 factorial experiment with two levels of investment of resources in the nectar (high and low investment in the concentration of nectar (32 and 36% sugar (g / g), respectively)) and two levels of intra-plant variation (coefficient of variation (CV) = 0 and 20%). Each experimental setting was exposed to a captive colony of bumblebees (*Bombus impatiens*) and the number of visits to each experimental plant was registered. Our results indicate that plants with low investment and variation in the production of nectar have a higher number of visits at lower cost, however, they have a higher level of geitonogamy among their flowers compared to plants with other treatments. Accordingly, variable plants may invest up to ~11% less sugar than constant plants and still obtain higher rates of pollinator visitation. Overall, our results suggest that intra-plant variation in reward production may constitute a resource saving strategy releasing resources that could be used on other plant functions (defense, growth, reproduction).

## Introducción

La polinización es una de las interacciones bióticas más estudiadas en la historia de la biología evolutiva (Sprengel 1996, Darwin 1979, Rathcke 1992). Esta interacción está caracterizada por un intercambio en el que las plantas ofrecen recursos (las recompensas florales: néctar, polen, aceites, fragancias) a cambio del transporte de sus gametos (Gottsberger et al. 1984). La polinización, aunque es un fenómeno aparentemente sencillo, es en parte responsable de la explosiva diversificación de las angiospermas y de la evolución de adaptaciones en las plantas y sus polinizadores (Pellmyr 1992, Grimaldi 1999, Lunau 2004). Se calcula que aproximadamente el 80% de las plantas con flores dependen de los polinizadores para su reproducción (Ollerton et al. 2011), entre los cuales se encuentran más de 20,000 especies de abejas (Hymenoptera: Apidae), junto con polillas, moscas, avispas, escarabajos y mariposas, constituyendo la mayor parte de las especies polinizadoras (Price 2002). Entre los vertebrados, los polinizadores incluyen murciélagos, varias especies de monos, roedores, lémures, ardillas, prociónidos y aves de las familias Trochilidae, Nectariniidae, Psittacidae y Meliphagidae (Pellmyr 2002, Ollerton 2017).

Darwin (1859) notó que los mutualismos se caracterizan por la presencia de atributos que parecían funcionar para el beneficio de otra especie (*e.g.*, la producción de néctar), esto lo llevó a pensar que era improbable que este fenómeno fuera producto de la selección natural. Bronstein (2001) resolvió esta aparente paradoja cuando propuso que los mutualismos son una interacción de explotación recíproca que provee beneficios netos a las especies interactuantes. Sin embargo, estos intercambios rara vez son equivalentes, ya que la selección natural debería favorecer a los individuos de ambas especies (*i.e.*, los “socios”) que maximizan la diferencia entre los beneficios y los costos derivados de la interacción (Smith 1978). En otras palabras, el costo del recurso (o del servicio) que obtiene la especie A, es sufragado por la especie B y viceversa. Por esta razón, existe un conflicto de interés que subyace a todas las interacciones bióticas (Pellmyr 2002). En este contexto, las plantas son seleccionadas para maximizar el servicio de los polinizadores y reducir

la inversión en la producción de recompensas ( Smith 1978, Pyke 1981, Holland et al 2004), mientras que los polinizadores son seleccionados para maximizar la eficiencia del forrajeo a través de incrementar la obtención de recursos (calidad y cantidad) con la menor inversión de tiempo y energía (Holland et al. 2004, Belsare et al. 2009) independientemente del transporte eficiente de gametos. Obviamente, este escenario predice una dinámica evolutiva en la que cada especie es seleccionada para sacar el mayor provecho de la interacción (Holland et al. 2004).

En el caso particular de la polinización, se ha demostrado que los costos (energía o recursos) asociados con la producción de recompensas (néctar, polen, aceites, resinas, etc.) pueden ser sustanciales (Southwick 1984, Ordano y Ornelas 2005, Ornelas y Lara 2009). Por ejemplo, la producción de néctar puede requerir energía para transportar la sacarosa desde el floema hasta el tejido nectarífero y para secretarla por medio de invertasas (Heil 2011, Solhaug et al. 2019). Existen muy pocos estudios que evalúen los costos de la producción del néctar, y en los pocos casos documentados se ha encontrado que éste puede representar desde el 3.3% hasta el 37% de los fotosintatos que produce una planta (Pleasant y Chaplin 1983, Southwick 1984, Pyke 1991). Una evidencia indirecta del costo de la producción de néctar es el fenómeno de reabsorción (Nepi y Stpicyńska 2008, Heil 2011). Algunas especies de plantas son capaces de reabsorber el néctar que no fue consumido por los polinizadores (Nepi y Stpicyńska 2008) y reasignar esos recursos a otras estructuras (raíces, tallos, flores o frutos) (Pedersen et al. 1958, Luyt y Johnson 2002, Obeso 2002). Dado que este proceso podría implicar un costo, solo sería ventajoso cuando la ganancia por reabsorber el néctar sea mayor que el costo por recuperarlo (Stpicyńska y Nepi 2012).

El polen y el néctar son las recompensas más consumidas por los polinizadores y es evidente que los costos y las consecuencias derivados de su producción no son equivalentes (Rameau y Gouyon 1991, Obeso 2002). El polen, además de su rol como gameto masculino de las plantas, constituye una importante fuente de proteínas y otros recursos para muchos animales (Roulston y Cane 2000). Existe

una amplia literatura que documenta que la consecuencia más importante del consumo de polen es una disminución en el potencial reproductivo de las plantas (Harder y Routley 2006). Esta presión selectiva ha propiciado la evolución de una gama de adaptaciones que incluyen (entre muchas otras) la disminución del consumo, la exclusión de polinizadores o la transición de un síndrome de polinización por otro (Thomson et al. 2000, Claßen-Bockhoff et al. 2004, Wester y Claßen-Bockhoff 2007, Benitez-Vieyra et al. 2019). En contraste, el néctar no tiene ese doble papel y su función putativa es atraer polinizadores y otros mutualistas (Domínguez et al. 1989, Narbona y Dirzo 2010, Heil 2011, Parachnowitsch et al. 2018). No obstante, en una nota publicada en 2016, Pyke propuso que además de su papel como recompensa o atrayente, el néctar ha evolucionado para manipular a los polinizadores. Él sostiene que “si el néctar afecta la frecuencia inicial de visitas o revisitas de los polinizadores independientemente de otras señales, entonces actúa como un atrayente. En contraste, si el néctar que encuentran los polinizadores durante o inmediatamente después de la visita afecta su conducta, entonces la planta está manipulando a los polinizadores”. Se ha propuesto que existen al menos dos mecanismos en la producción de néctar a través de los cuales las plantas podrían manipular la conducta de los polinizadores para su beneficio. El primero es la producción de una fuente de néctar altamente variable (Feinsinger 1978, Pleasants 1983, Bell 1986, Rathcke 1992, Biernaskie et al. 2002), mientras que el otro mecanismo se asocia con el papel de los metabolitos secundarios del néctar en la conducta de los polinizadores (Kessler y Baldwin 2006, Stevenson et al. 2017, Nepi et al. 2018). Se han propuesto dos hipótesis mutuamente excluyentes sobre el papel de la variación intraindividual en la producción del néctar (volumen, concentración y composición). Por un lado, Feinsinger (1978) y Bell (1986) proponen que la variación intraindividual en la producción de néctar favorece que los polinizadores visiten y permanezcan dentro de una planta; mientras que de Rathcke (1992), De Jong (1993), Biernaskie y colaboradores (2002) sostienen que la variación intraindividual reduce la permanencia de los polinizadores en una planta y por lo tanto la geitonogamia (transferencia de polen entre flores de una misma planta). (de Jong et al. 1993). Por otro lado, se ha observado que la química del

néctar puede afectar la conducta de los polinizadores. Por ejemplo, se ha demostrado que la presencia de cafeína en el néctar induce a los polinizadores a regresar más frecuentemente a las flores de una planta. Esta conducta incrementa el número de visitas que recibe una planta, pero incrementa los costos de forrajeo de los polinizadores ya que regresan a las flores cuando han dejado de producir néctar (Couvillon et al. 2015).

La interpretación del papel funcional del néctar como un mecanismo de manipulación (Bell 1986, Pyke 2016), contrasta con los enfoques basados en modelos de optimización en los que se predice la evolución de óptimos en la composición y volumen del néctar (Pyke 1981), o bien una alta correlación entre las señales y la recompensa (Benitez-Vieyra et al. 2010, 2014). La evidencia acumulada indica que el volumen, la concentración y la composición del néctar varían entre las flores de un individuo (intraindividual), entre los individuos de una población (interindividual) y entre poblaciones de la misma especie (interpoblacional) (Tabla 1).

Tabla 1. Promedio o rango de los coeficientes de variación (CV) en la producción de néctar (V = volumen, C = concentración de azúcar, Cs = composición de azúcar y Ca = composición de aminoácidos) que se han descrito para algunas especies de plantas a nivel intraindividual, interindividual e interpoblacional.

Especie	Rasgo	CV (%)			Referencia
		Intraindividual	Interindividual	Interpoblacional	
<i>Helleborus foetidus</i>	V	8 – 245			Herrera y Soriguer 1983
<i>Epilobium canum</i>	V	6.5 – 116			Boose 1997
<i>Lavandula latifolia</i>	V	175 – 363			Herrera 2009

<i>Kalmia latifolia</i>	V	150 – 350	Herrera 2009
<i>Echium vulgare</i>	V	37	Klinkhamer y van der Veen-van Wijk 1999
<i>Ipomopsis aggregata</i>	V	23.5	Pleasants 1983
<i>Impatiens oxyanthera</i>	C	25.4	Wang et al. 2013
<i>Ipomopsis longiflora</i>	Cp	70 – 90	Freeman y Wilken 1987
<i>Salvia fulgens</i>	V	20 – 160	Domínguez et al.
	C	10 – 80	No publicado
<i>Rosmarinus officinalis</i>	V	148	Keasar et al. 2008
	C	12	
<i>Asclepias syriaca</i>	V	108	Southwick y
	C	20	Southwick 1983
<i>Passiflora alata</i>	V	29 – 225	Varassin et al. 2001
<i>Passiflora mucronata</i>	V	32 – 98	Varassin et al. 2001
<i>Passiflora galbana</i>	V	34	Varassin et al. 2001
<i>Kalmia Latifolia</i>	V	107.6	Real y Rathcke 1991
<i>Asclepias quadrifolia</i>	C	46 – 48	Pleasants y Chaplin 1983
<i>Primula vulgaris</i>	Ca	80	Gardener y Gillman 2001
<i>Trifolium pratense</i>	Ca	40	Gardener y Gillman 2001
<i>Vicia sativa</i>	Ca	100	Gardener y Gillman 2001
<i>Ajuga reptans</i>	Ca	130	Gardener y Gillman 2001

<i>Centranthus ruber</i>	Ca		20		Gardener y Gillman 2001
<i>Epilobium hirsutum</i>	Ca		100		Gardener y Gillman 2001
<i>Mutisia decurrens</i>	C			35	Chalcoff et al. 2006
<i>Mutisia spinosa</i>	C			13	Chalcoff et al. 2006
<i>Berberis darwinii</i>	C			24	Chalcoff et al. 2006
<i>Ribes magellanicum</i>	C			14	Chalcoff et al. 2006
<i>Embothrium coccineum</i>	C			32	Chalcoff et al. 2006
<i>Ipomopsis longiflora</i>	Cs	7.1 – 44.1	12.2 – 117.4	18.5 – 73.7	Freeman y Wilken 1987
<i>Turnera velutina</i>	V	36.5	8.6 – 141	64.4 – 103	Damián No publicado,
	C	14.41	6.8 – 87	4.5 – 51.7	Ramos-Castro 2013

En comparación de otros atributos florales se ha demostrado que los coeficientes de variación intraindividual en la producción del néctar (CV = 350%) pueden ser de hasta dos órdenes de magnitud más variables en comparación de los rasgos morfológicos florales (CV entre 1.7 y 16.3%) (Herrera 2009). Asimismo, la información disponible sobre la producción de néctar a nivel intraindividual y los pocos estudios que han analizado el papel de las correlaciones (Benitez-Vieyra et al. 2010, 2014), sugieren que es necesario evaluar más a fondo estas hipótesis. Hasta el momento los datos disponibles sugieren que las correlaciones entre señales y recompensas son por lo general muy débiles (Parachnowitsch et al. 2018). Por consiguiente, la evidencia disponible sugiere que las plantas no producen señales confiables sobre la cantidad de recompensa que ofrecen a sus polinizadores, y que ésta, es en general muy variable dentro de los individuos. Por

estas razones, en este estudio se evalúa si la variación intraindividual en la producción de néctar, específicamente en su concentración de azúcar, tiene un valor funcional, y si esta variación permite disminuir los costos de producción de néctar (Feinsinger 1978, Bell 1986) y/o reducir la geitonogamia (Rathcke 1992, Klinkhamer y De Jong 1993, Biernaskie et al. 2002).

La variación intraindividual en la producción de néctar puede estar determinada por factores ontogenéticos (posición, edad y etapa sexual de la flor) (Canto et al. 2011, Mejia 2014, Lu et al. 2015) pero también por múltiples factores ambientales, tanto abióticos como bióticos, entre los cuales se encuentran la humedad, la temperatura, los nutrientes y los polinizadores (Pacini et al. 2003, Mitchell 2004, Leiss y Klinkhamer 2005). Cada uno de ellos afecta de distinta manera la producción de néctar, por ejemplo, la baja disponibilidad de agua y nutrientes puede afectar negativamente el volumen, la concentración y la composición del néctar (Carroll et al. 2001). Los polinizadores pueden modificar el volumen de néctar al sobreestimular los nectarios durante las visitas o alterar la concentración y composición de azúcar por la transferencia de levaduras (Castellanos et al. 2002, Herrera et al. 2008, Canto et al. 2011). Dado que la producción de néctar es altamente sensible a distintos factores ambientales (Boose 1997, Pacini et al. 2003, Herrera et al. 2006) por mucho tiempo ha existido una visión generalizada de que la variación observada en los atributos del néctar es ruido ambiental (Boose 1997). No obstante, existen algunos estudios que han reportado la presencia de variación genética y valores de heredabilidad significativos en atributos del néctar (Mitchell 2004, Parachnowitsch et al. 2018), lo que demuestra que la producción del néctar no está determinada solo por factores ambientales. Sin embargo, solo existe un trabajo que haya evaluado el componente heredable de la variabilidad intraindividual (Ramos-Castro 2013).

Como se mencionó anteriormente, la producción de néctar puede ser una recompensa energéticamente costosa (Southwick 1984), por lo cual las plantas podrían estar sujetas a un fuerte régimen de selección para minimizar los costos sin

perder el servicio de la polinización (Feinsinger 1978, Bell 1986, Kulbaba y Worley 2012, Nepi et al. 2018). Se ha planteado que la variación intraindividual en la producción de néctar podría funcionar como una estrategia de ahorro que permite a las plantas invertir menos recursos al redistribuirlos de tal manera que al menos una fracción de las flores resulte atractiva para los visitantes florales (hipótesis *Bonanza - Blank*) (Feinsinger 1978). La distribución heterogénea del néctar generaría flores con alta recompensa (flores *bonanza*) entre flores con baja o sin recompensa (flores *blank*), las cuales funcionarían como “flores imán” al resultar atractivas para los polinizadores y favorecer las visitas en la planta (*efecto imán*) (Feinsinger 1978, Thomson 1978). En este escenario sería más difícil para los polinizadores estimar la “calidad” de un individuo como proveedor de néctar (Boose 1997). Por lo tanto, la variación intraindividual en la producción de néctar podría funcionar como un mecanismo que “desinforma” a los polinizadores, permite mantener una tasa de visita suficiente para asegurar la reproducción (equivalente a la de plantas que invierten más en la producción de recompensa) y reduce los costos de producción del néctar (Feinsinger 1978).

Una hipótesis alternativa a la del ahorro de recursos, es que la variación intraindividual funciona como un mecanismo para reducir la geitonogamia (de Jong et al. 1993, Biernaskie et al. 2002). Una planta que invierte una cantidad sustancial de recursos en la producción de néctar debería ser atractiva para los polinizadores (Mitchell & Shaw, 1993; Rathcke, 1992). Por esta razón, se espera que los visitantes florales visiten más flores dentro de un individuo que ofrece una mayor cantidad de néctar en comparación con los que producen menos (Feinsinger 1976, Real y Rathcke 1991, Cartar 2004, Harder et al. 2004), lo que genera un aumento en la geitonogamia (Ott et al. 1985, Thomson 1986, Rathcke 1992, Biernaskie et al. 2002). En especies autocompatibles la geitonogamia puede afectar negativamente la adecuación de las plantas por la pérdida de variabilidad genética y por la expresión de alelos recesivos deletéreos (Rathcke 1992, de Jong et al. 1993, Bello-Bedoy et al. 2011, Nora y Albaladejo 2011, Armbuster 2012). Incluso en especies autoincompatibles el efecto de la geitonogamia puede ser sustancial ya que

disminuye la cantidad de polen y óvulos disponibles para la polinización cruzada (descuento de polen y óvulos, respectivamente) (de Jong et al. 1993, Barrett 2002, Mitchell et al. 2009). Por lo tanto, dado que la variación intraindividual reduce la certidumbre sobre la cantidad de recompensa que ofrece una planta, se esperaría que los polinizadores que expresan aversión al riesgo abandonen la planta después de unas pocas visitas (Biernaskie et al. 2002, Cibula & Zimmerman 1987, Ott et al. 1985, Rathcke 1992, Real 1981).

En este contexto, el planteamiento general de este trabajo se basa en las propuestas de Feinsinger (1978) y Pyke (2016), que plantean que las características del néctar permiten que las plantas manipulen la conducta de sus polinizadores. En este estudio se explora una extensión de esta hipótesis que propone que: a) la variación intraindividual en la producción de néctar es uno de tales mecanismos, b) que la manipulación permite mantener el servicio de la polinización, y c) que la variación aunada a una menor inversión de recursos es un mecanismo eficiente de ahorro de recursos. Por consiguiente, el objetivo de este estudio fue evaluar experimentalmente el valor funcional de la variación intraindividual en la producción de néctar, tanto como una estrategia de ahorro de recursos, como un mecanismo para reducir la geitonogamia. En particular, se evaluó si una menor inversión en la producción de néctar, junto con una mayor variación intraindividual, funciona como un mecanismo que permite el ahorro de recursos sin perder el servicio de la polinización y/o como un mecanismo que reduce la geitonogamia.

## Hipótesis

1. Si la variación intraindividual en la inversión de recursos es una estrategia de “desinformación” que permite manipular la conducta de forrajeo de los polinizadores, entonces las plantas que inviertan menos en la producción de recompensas obtendrán un servicio de polinización equivalente al de plantas que invierten más recursos, pero no expresan variación intraindividual.

**Predicción A)** Las plantas que expresen alta variación intraindividual en la producción de néctar, obtendrán un servicio de polinización equivalente al de plantas que invierten más recursos en la producción de recompensas (Fig. 1).

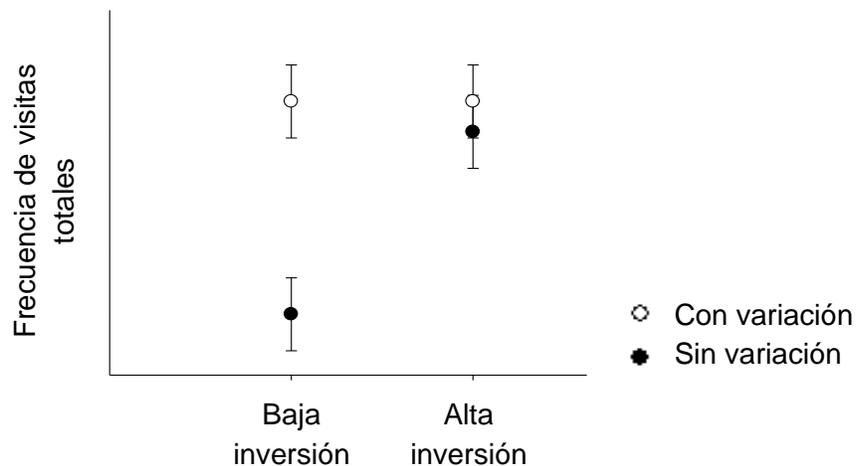


Figura 1. Hipótesis de ahorro de recursos. Relación entre las visitas totales y la inversión-variación intraindividual en el néctar de las plantas.

**Predicción B)** El costo (unidad de recursos/ unidad de adecuación) de cada visita será menor en las plantas que presenten variación en la producción de néctar, en comparación de las plantas con alta inversión de recursos sin variación (Fig.2).

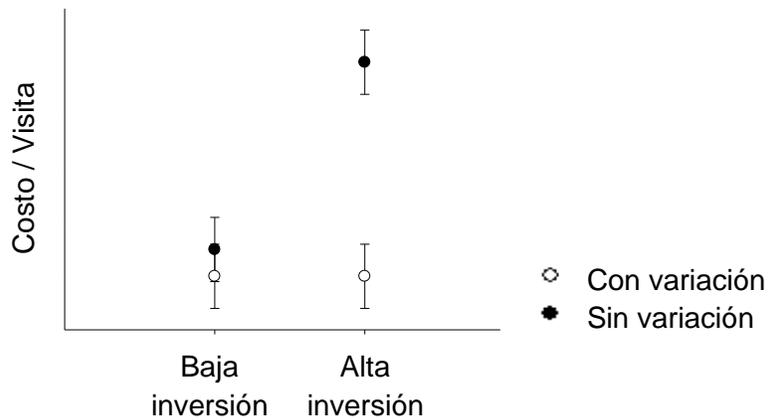


Figura 2. Hipótesis de ahorro de recursos. Relación del costo por visita y la inversión-variación intraindividual en el néctar de las plantas.

2. La variación intraindividual del néctar es una estrategia a través de la cual las plantas manipulan la conducta de forrajeo de los polinizadores y disminuyen la presencia de geitonogamia.

**Predicción A)** Las plantas con variación intraindividual en la producción de néctar obtendrán menos visitas geitonogámicas en comparación de las plantas con alta inversión de recursos sin variación (Fig. 3).

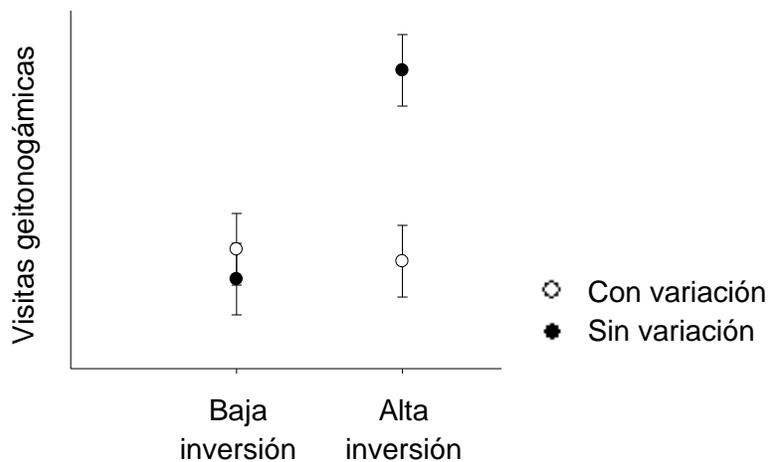


Fig. 3. Hipótesis de evasión de geitonogamia. Relación entre el número de visitas geitonogámicas y la inversión-variación intraindividual en el néctar de las plantas.

## **Método**

### *Sitio de estudio*

Este estudio se realizó bajo condiciones controladas (plantas artificiales y abejas en cautiverio) en un encierro (3 × 8 × 2.20 m) ubicado en el invernadero del Instituto de Ecología, UNAM, México, durante el mes de marzo de 2018.

### *Plantas artificiales*

En situaciones naturales la caracterización del néctar modifica el tratamiento, lo cual complica evaluar el valor funcional de la variación intraindividual del néctar. Durante este estudio se trabajó con un sistema de plantas artificiales porque permite simular la producción de néctar floral dentro de una planta y controlar otros rasgos que podrían tener un efecto en los visitantes florales y enmascarar el efecto de este rasgo. Las plantas artificiales se construyeron con tablas (63 cm x 9 cm) que simulaban ser los “tallos” y en ellas se colocaron flores artificiales construidas con microtubos Eppendorf (1.5 mL) y corolas de papel (color “Ultra lemon” de 3.5 cm de diámetro). En cada “planta” se fijaron 16 “flores” en perforaciones hechas expreso para este fin (dos columnas separadas por 3 cm) (Fig. 4). Antes de cada experimento, se colocaron 5 µL de esencia de lavanda (Pacalli) en cada flor. El néctar artificial se elaboró a partir de una solución de fructosa concentrada al 60% (gramos de soluto/ gramos de disolución) (Koppert Biological Systems, México), que fue diluida con agua para obtener las diferentes concentraciones experimentales. En cada experimento, las plantas fueron colocadas en un arreglo lineal perpendicular a una colmena de abejorros *Bombus impatiens* y a 7m de distancia (Fig. 5). Todos los experimentos fueron realizados con las características descritas anteriormente, a menos de que se especifique lo contrario.

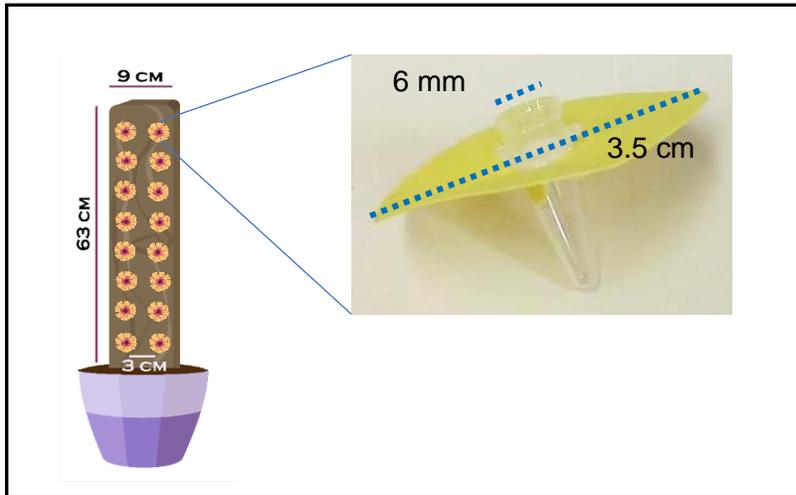


Figura 4. Diseño de las plantas y flores artificiales que se usaron en los experimentos.

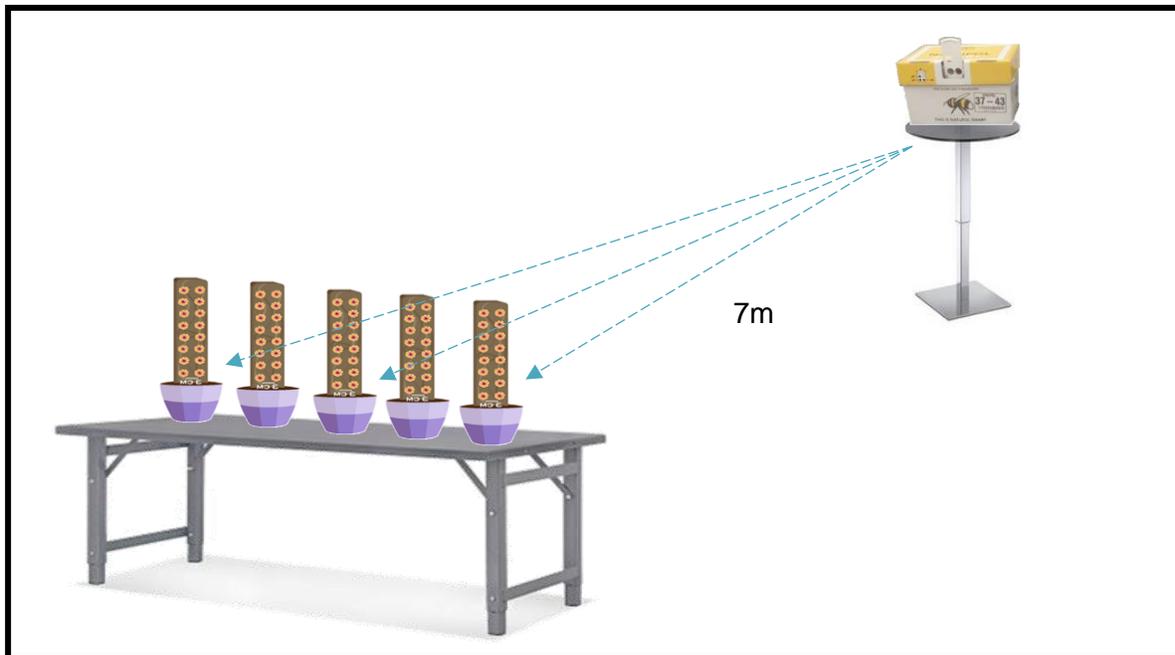


Figura 5. Organización de las plantas durante los experimentos. Cada una se distribuyó a 7 m de distancia y de manera perpendicular a la colmena de abejorros.

### *Visitantes florales*

En todos los experimentos se utilizaron colmenas comerciales de *Bombus impatiens* (*Natupol Smart*, Koppert Biological Systems, México), las cuales contienen de 45 a 52 abejorros adultos (sin reina). Estas colonias tienen una expectativa de vida de 7 semanas. Con el fin de entrenar a los abejorros para que se alimentaran de las flores artificiales, se colocó una planta artificial con 16 flores cerca del nido. Todas las flores se llenaron con néctar de 36% de azúcar (g de soluto / g de disolución) (Pyke y Waser 1981) y las corolas se impregnaron con 10  $\mu$ L de esencia de lavanda (Pacalli). Los días en los que no se realizaron experimentos, las abejas se alimentaron con una dieta de mantenimiento que consistió en 6-10 mg/día de polen comercial y aproximadamente 64 mL/día de néctar (36% de azúcar) suplementado a través de las flores artificiales.

### *Definición del patrón diurno de forrajeo*

Se realizaron ensayos previos al diseño de los experimentos con el fin de determinar la actividad de forrajeo de los abejorros a lo largo del día y la tasa de consumo de néctar, se colocaron 5 plantas artificiales (cada una con 16 flores) en un arreglo lineal perpendicular al nido (Fig. 5). La línea de plantas se colocó a una distancia de 3m del nido. En cada flor se agregaron 500  $\mu$ L de néctar por flor (8mL por planta) con una concentración de 36% de azúcar. Los experimentos iniciaron a las 08:00 y finalizaron a las 18:30hrs. Las plantas experimentales se expusieron a los polinizadores por periodos de una hora. Una vez que transcurrió este tiempo, las plantas se retiraron y se substituyeron por un nuevo set. Este procedimiento se repitió siete veces al día. En total se realizaron tres repeticiones de este experimento. El volumen de néctar consumido cada hora se utilizó como un estimador de la actividad de forrajeo de los polinizadores. El volumen de néctar restante en cada flor fue medido con una microjeringa Hamilton<sup>TM</sup> (volumen: 100  $\mu$ L). El néctar consumido se midió a partir de la fórmula:

$$\mu\text{L de néctar consumido} = 500 \mu\text{L (volumen inicial)} - \mu\text{L de néctar restante}$$

*Efecto de la variación intraindividual en la inversión de néctar sobre los patrones de forrajeo.*

Con el fin de evaluar las predicciones planteadas anteriormente se diseñó un experimento factorial en el que se usaron plantas artificiales y abejas cautivas. Dado que el propósito del experimento fue evaluar el papel de la variación intraindividual en la producción de néctar, los “atributos” de las flores relacionados con la atracción (tamaño y color de la corola, intensidad de la fragancia y despliegue floral) se mantuvieron constantes. El diseño experimental consistió en manipular dos factores, la inversión de recursos (expresado como la concentración de azúcar) en recompensas (*i.e.*, *alta vs. baja inversión*) y el nivel de variación en la oferta de néctar que ofrece una planta entre sus flores (*i.e.*, *sin variación vs. con variación*; Tabla 2). El experimento se realizó durante 12 días continuos ( $n=12$  ensayos, 1 ensayo por día) y durante cada ensayo se asignaron 5 plantas por tratamiento ( $N=20$  plantas artificiales). La posición de cada planta en el arreglo se asignó al azar. Todas las flores de las plantas artificiales contenían 100 $\mu$ L de néctar. La concentración del néctar en cada flor se asignó de acuerdo con el tratamiento experimental (Tabla 3), mientras que su posición dentro de una planta se determinó al azar. La diferencia en la concentración de azúcar entre los tratamientos de alta y baja inversión, así como los niveles de variación utilizados en el experimento, se determinaron a partir de una revisión de los datos de especies polinizadas por abejas. Se decidió trabajar con néctar al 36% (g de soluto/ g de disolución) ya que es la concentración promedio de azúcar que se ha registrado para el néctar floral que consumen abejas y abejorros (Pyke y Waser 1981, Kim et al. 2011). Dado que el objetivo de este estudio fue determinar si la variación intraindividual en la producción de néctar funciona como un mecanismo de ahorro de recursos, es necesario definir la magnitud de la diferencia en inversión de recursos que es indistinguible para los polinizadores. En otras palabras, para que una planta obtenga el mismo servicio de polinización a pesar de que invierta menos en recompensa, es necesario que su inversión sea indistinguible de la de una planta que invierte más. Si los polinizadores distinguen esa diferencia, es muy probable que discriminen en contra de las plantas que invierten menos recursos. De acuerdo con Chittka (2011), una abeja podría ser indiferente (o no expresar preferencia) cuando la diferencia en

la concentración de azúcar es del 5% (g de soluto/ g de disolución), lo que para una planta representaría 12.5% mg de azúcar menos en la inversión de la recompensa. Además, se ha visto que la mayoría de las especies descritas presentan un CV < 25% en la variación intraindividual de la concentración de azúcar (Tabla 1). Con base en esta información se decidió trabajar con una diferencia del 4% (g / g) en la concentración de azúcar del néctar (lo que representa 11% menos inversión de recursos para las plantas) y con un CV del 20% (Tabla 2 ). Cada ensayo se expuso a la colonia de abejorros durante una hora. Con el fin de tener un registro detallado de la actividad de los polinizadores, todos los ensayos se grabaron con tres cámaras de video (GoPro HERO 5 Session). Una vez concluido el experimento, todas las plantas se retiraron y se midió en néctar restante en cada flor. Finalmente, a partir de la revisión de los videos se estimaron tres variables relacionadas con el servicio de polinización: la frecuencia de visitas totales por planta, la frecuencia de visitas geitonogámicas y exogámicas por planta, y los costos de la interacción (mg azúcar/visita).

Tabla 2. Diseño factorial con dos tratamientos (Inversión de recursos y Variación intraindividual) y dos niveles cada uno (Alta y baja inversión; Sin variación y con variación). CV=Coeficiente de variación (%).

Nivel de Variación	Nivel de Inversión	
	Baja	Alta
Sin variación CV = 0%	$\bar{x}$ = 32% de azúcar	$\bar{x}$ = 36% de azúcar
Con variación CV $\approx$ 20%	$\bar{x}$ = 32% de azúcar	$\bar{x}$ = 36% de azúcar

Tabla 3. Variación intraindividual en la concentración de néctar de las flores dependiendo del tratamiento y nivel experimental. CV=Coeficiente de variación (%).

Nivel de Variación	Nivel de Inversión	
	Baja	Alta
Sin variación CV = 0%	16 flores: 32 % de azúcar	16 flores: 36 % de azúcar
Con variación CV ≈ 20%	5 flores: 25 % de azúcar	5 flores: 29.5 % de azúcar
	6 flores: 30 % de azúcar	6 flores: 33 % de azúcar
	5 flores: 42 % de azúcar	5 flores: 46 % de azúcar

*Frecuencia de visitas.* A partir de la revisión de las grabaciones se determinó el número total de visitas por planta  $\sum_{i=1}^n FV_i$ , es decir, la suma de las flores visitadas por cada abejorro que visitó la planta. Asimismo, en cada observación se anotó si una visita había sido exogámica (la primera visita de un polinizador a la planta) o geitonogámica (una visita que ocurrió después de haber visitado una flor de la misma planta). En todos los casos se anotó la identidad de la planta y de la flor, así como el tratamiento asignado

*Costo por visita.* Dado que la hipótesis principal de este estudio propone que la variación intraindividual en la producción de recompensas permite disminuir los costos de la interacción, se usaron dos aproximaciones para estimarlo. La literatura sobre la biología del néctar indica que existe variación intraespecífica en la dinámica de producción del néctar (Heil, 2011). En el contexto de este trabajo, es posible suponer dos escenarios relacionados con la capacidad de reabsorber el néctar que no fue consumido por los polinizadores. En ambos casos, el costo debería expresarse como la cantidad de azúcar (unidad de recurso) que invierte una planta por visita (unidad de adecuación) (mg de azúcar/visita). Suponiendo que las plantas son incapaces de reabsorber el néctar, la inversión se calculó en función de la cantidad total de azúcar que invirtió una planta en recompensa. En el caso de las plantas experimentales, esta inversión equivale al valor definido en el diseño

experimental. En contraste, si suponemos que las plantas son capaces de reabsorber el néctar que no se consumió, entonces el cálculo de inversión debe considerar únicamente el néctar consumido por los polinizadores.

### *Análisis estadísticos*

*Definición del patrón diurno de forrajeo.* Con el fin de determinar el patrón de actividad de los abejorros, se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) en el que se incluyó la *hora* del día como variable independiente y se controló la variación entre *día* y la *posición* de las plantas. La variable categórica *hora* se definió como la variable explicativa, mientras que *día* y *posición* se declararon como aleatorias. El volumen de néctar consumido se utilizó como un proxy de la actividad (asumiendo que la tasa de consumo de néctar por abeja no cambia a lo largo del día) y se incluyó en el modelo como variable de respuesta. Se realizaron pruebas post-hoc de Tukey para comparar qué horas eran significativamente diferentes entre sí (paquete multcomp de R) (Hothorn et al. 2008).

*Efecto de la variación intraindividual en la inversión de néctar sobre los patrones de forrajeo.*

*Frecuencia de visitas.* El efecto del nivel de inversión y de la variación intraindividual en la producción de néctar sobre los patrones de forrajeo (visitas totales, geitonogámicas y exogámicas), se analizó por medio de tres modelos lineales generalizados (GLM) independientes. Análisis preliminares mostraron que los datos mostraban sobre dispersión, por lo que se utilizó una distribución binomial negativa con una función de enlace logarítmica en los tres casos (Zuur 2009). Los modelos incluyeron la inversión de recursos, la variación intraindividual y su interacción, como factores fijos; mientras que la posición de la planta y el día del experimento se incluyeron como variables aleatorias. Los análisis se revisaron con el criterio Akaike (AIC) para determinar la estructura final del modelo (paquete Mu-MIn en R, (Barton, 2009). Con el fin de comparar si las diferencias entre los tratamientos fueron significativas, se realizaron pruebas post-hoc de Tukey con el paquete

multcomp de R (Hothorn et al. 2008). Por otro lado, para evaluar la hipótesis de que las flores más ricas dentro de las plantas variables funcionan como “flores imán”, se utilizaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM), asumiendo una distribución Poisson con función de enlace logarítmica. La frecuencia de visitas se evaluó en función de la concentración de azúcar por flor dentro de las plantas con *baja inversión variable* y *alta inversión variable*, de forma independiente. Los análisis se realizaron con el paquete lme4 en R (Bates et al. 2015).

*Costo por visita.* El efecto del nivel de inversión y de la variación intraindividual en el costo por visita se evaluó a través de regresiones múltiples, para plantas sin reabsorción y con reabsorción de néctar. En ambos modelos la variable de respuesta “costo por visita” se transformó logarítmicamente para mejorar distribución de los residuales. De igual manera que en los análisis anteriores, los modelos incluyeron la inversión de recursos, la variación intraindividual y su interacción, así como la posición de la planta y el día del experimento como variables aleatorias. Los análisis se revisaron con el criterio Akaike (AIC) para determinar la estructura final del modelo y se realizaron pruebas post-hoc de Tukey con el paquete multcomp de R (Hothorn et al. 2008).

En cada análisis estadístico se consideró el *día* del experimento y la *posición* de la planta dentro del arreglo experimental porque ambas variables tuvieron un efecto significativo sobre la variable de respuesta evaluada (Anexo I). Todos los análisis estadísticos se realizaron con R, versión 3.1.2 (R Core Team 2014).

## Resultados

*Definición del patrón diurno de forrajeo.* Los abejorros *Bombus impatiens* presentaron actividad continua entre las 8:00 a. m. y las 18:30 p. m., sin embargo, mostraron dos periodos de mayor actividad de la 8:00 – 9:30 a. m y de 15:00 – 18:30 p. m. Estos dos periodos de actividad difirieron significativamente de los otros periodos, pero no entre ellos ( $X^2=955.78$ ,  $g.l.=16$ ,  $p<0.001$ ). Con base en este resultado, todos los experimentos se iniciaron a 8:00 a. m. (Fig. 6).

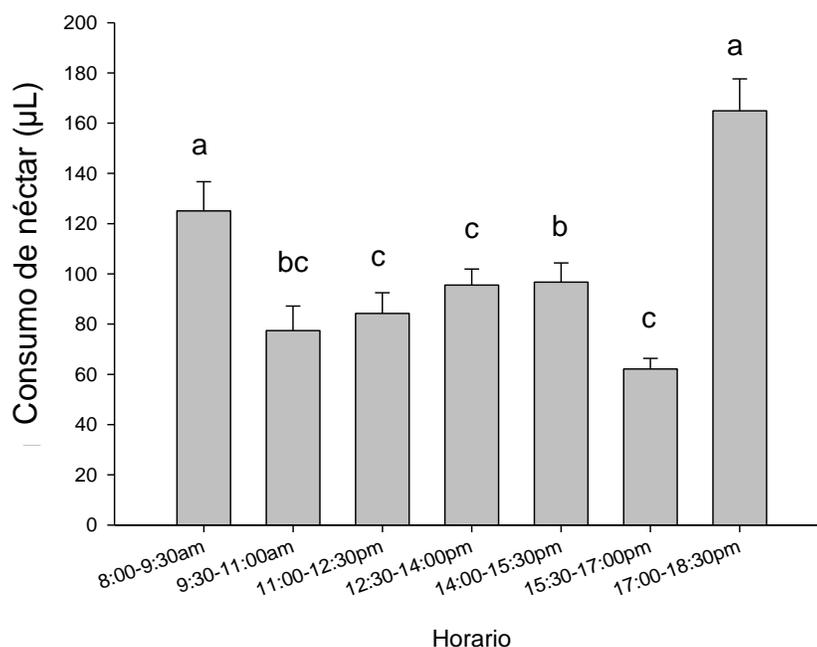


Figura 6. Consumo de néctar promedio ( $\pm$  e.e.) de *Bombus impatiens* a lo largo del día, estimado a partir de un GLM ( $n = 3$  ensayos, 1 ensayo por día). Las letras diferentes representan diferencias significativas entre los grupos ( $p < 0.05$ , prueba post-hoc de Tukey).

*Efecto de la variación intraindividual en la inversión de néctar sobre los patrones de forrajeo.*

*Frecuencia de visitas.*

El experimento factorial mostró que tanto la variación intraindividual como el término de interacción *inversión\*variación*, tuvieron un efecto significativo sobre la frecuencia de visita de los abejorros (Tabla 4). En contraste, el tratamiento de *Inversión* no tuvo un efecto sobre la conducta de forrajeo de los polinizadores (Tabla

4). Tal como indica el término de interacción, las plantas del tratamiento de *baja inversión con variación* obtuvieron casi tres veces más visitas que las de los otros tres tratamientos (Fig. 7). Como era de esperarse, la *posición* de la planta y el *día* en el que se realizó el experimento tuvieron un efecto significativo sobre la frecuencia de visitas totales (Tabla 4). Por otra parte, de acuerdo con la hipótesis de las “flores imán”, las flores con el néctar más concentrado de las plantas del tratamiento *Con variación*, tuvieron significativamente más visitas que las flores con néctar menos concentrado (Fig. 8).

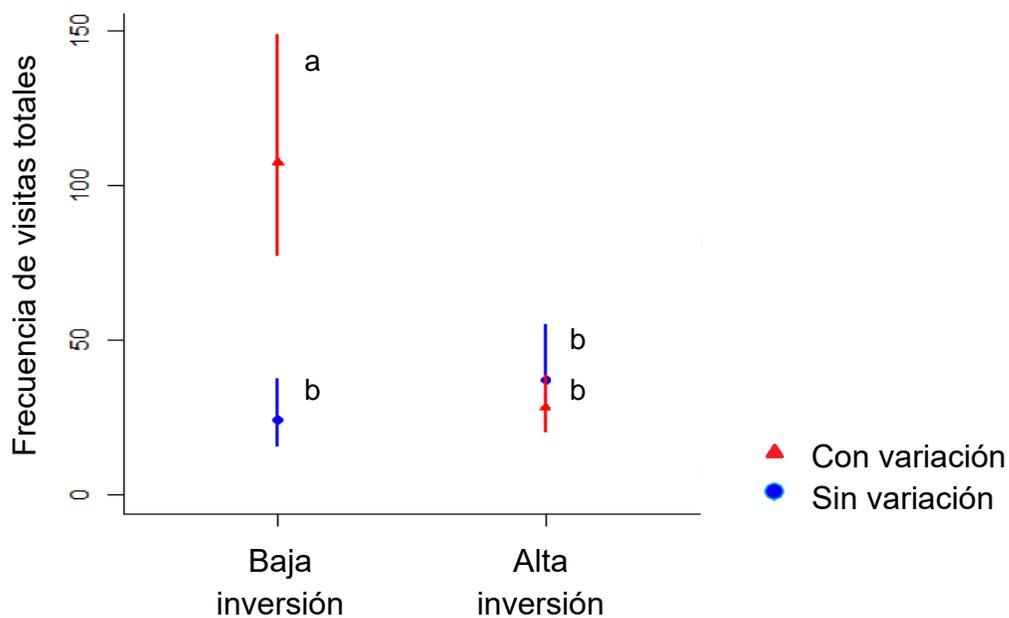


Figura 7. Número de visitas totales de abejas ( $\pm$  e.e.) en plantas con baja y alta inversión de recursos (32 y 36% de azúcar, respectivamente) y con dos niveles de variación intraindividual (con variación CV 20%; sin variación CV=0%) en la producción de néctar, estimado a partir de un GLM ( $p < 0.05$ ) ( $n=12$  ensayos, 1 ensayo por día). Las letras diferentes representan diferencias significativas entre los tratamientos ( $p < 0.05$ , prueba post-hoc de Tukey).

Tabla 4. Resultados del GLM para la frecuencia de visitas totales por tratamiento. El modelo seleccionado maximiza la bondad de ajuste dada por AIC. (\*) Variables estadísticamente significativas.

Variable de respuesta	Variable explicativa	AIC	Estimado (e.e.)	Valor Z	Pr(> z )
<b>Frecuencia de visitas totales</b>		2395.6			
	Intercepto ( <i>baja inversión sin variación</i> )		3.281 (0.362)	9.067	< 0.001 *
	Variación ( <i>sin variación</i> )		3.281 (0.362)	9.067	0.005 *
	Inversión ( <i>alta</i> )		1.405 (0.506)	2.776	0.485
	Día		0.035 (0.014)	2.414	0.015 *
	Posición de la planta		-0.0008 (0.0002)	-3.315	< 0.001 *
	Variación ( <i>sin variación</i> ) *		-1.760 (0.715)	-2.462	0.014 *
	Inversión ( <i>alta</i> )				
	Variación ( <i>con variación</i> )		-0.037 (0.020)	-1.807	0.070
	*Día				
	Inversión ( <i>alta</i> ) * Día		-0.007 (0.020)	-0.351	0.726
	Variación ( <i>con variación</i> )		0.068 (0.029)	2.363	0.018 *
	* Inversión ( <i>alta</i> ) * Día				

El análisis de las visitas geitonogámicas mostró resultados muy similares al de las visitas totales. Es decir, además de los efectos de *día* y *posición*, únicamente el tratamiento de *Variación* y la interacción *inversión\*variación* tuvieron un efecto significativo sobre el número de visitas geitonogámicas (Tabla 5). En otras palabras, gran parte del efecto observado en el análisis de visitas totales se debe a que las plantas en el tratamiento de *baja inversión con variación* tuvieron más visitas geitonogámicas (Fig. 9a). En contraste, las plantas en el tratamiento *Con variación* tuvieron significativamente más visitas exogámicas que las del tratamiento *Sin variación* (Fig. 9b; Tabla 6).

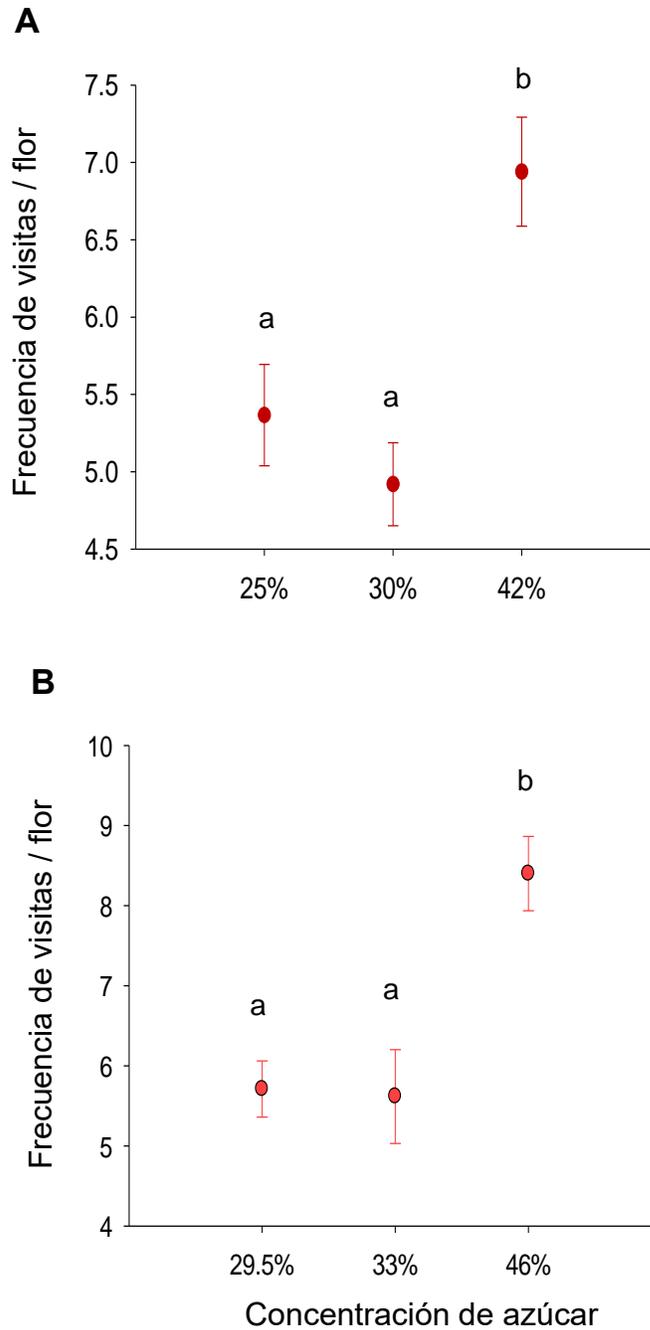


Figura 8. Número de visitas por flor ( $\pm$  e.e.) en las diferentes concentraciones de azúcar presentes en las plantas con baja inversión con variación (A) y alta inversión con variación (B), estimado a partir de un GLM ( $n=12$  ensayos, 1 ensayo por día). Letras diferentes representan diferencias significativas entre los grupos ( $p<0.05$ , prueba post-hoc de Tukey).

Tabla 5. Resultados del GLM para el número de visitas geitonogámicas por tratamiento. El modelo seleccionado maximiza la bondad de ajuste dada por AIC. (\*) Variables estadísticamente significativas.

Variable de respuesta	Variable explicativa	AIC	Estimado (e.e.)	Valor Z	Pr(> z )
<b>Visitas geitonogámicas</b>		2088.8			
	Intercepto ( <i>baja inversión sin variación</i> )		2.628 (0.474)	5.538	< 0.001 *
	Variación ( <i>con variación</i> )		1.815 (0.660)	2.753	0.006 *
	Inversión ( <i>alta</i> )		0.630 (0.666)	0.946	0.344
	Día		0.025 (0.019)	1.328	0.184
	Posición de la planta		-0.001 (0.0003)	-3.218	0.001 *
	Inversión ( <i>alta</i> ) *		-2.540 (0.931)	-2.728	0.006 *
	Variación ( <i>con variación</i> )				
	Variación * Día		-0.048 (0.026)	-1.800	0.072
	Inversión ( <i>alta</i> ) * Día		-0.017 (0.027)	-0.621	0.534
	Variación ( <i>con variación</i> )		0.097 (0.037)	2.590	0.009 *
	*Inversión ( <i>alta</i> ) * Día				

Tabla 6. Resultados del GLM para el número de visitas exogámicas por tratamiento. El modelo seleccionado maximiza la bondad de ajuste dada por AIC. (\*) Variables estadísticamente significativas.

Variable de respuesta	Variable explicativa	AIC	Estimado (e.e.)	Valor Z	Pr(> z )
<b>Visitas exogámicas</b>		2060.0			
	Intercepto ( <i>baja inversión sin variación</i> )		2.906 (0.223)	13.042	< 0.001 *
	Variación ( <i>con variación</i> )		0.372 (0.054)	6.907	< 0.001 *
	Inversión ( <i>alta</i> )		-0.411 (0.309)	-1.328	0.184
	Día		0.029 (0.009)	3.298	0.0009 *
	Posición de la planta		-0.0006 (0.0002)	-2.943	0.003 *
	Inversión ( <i>alta</i> ) *Día		0.022 (0.012)	1.757	0.079

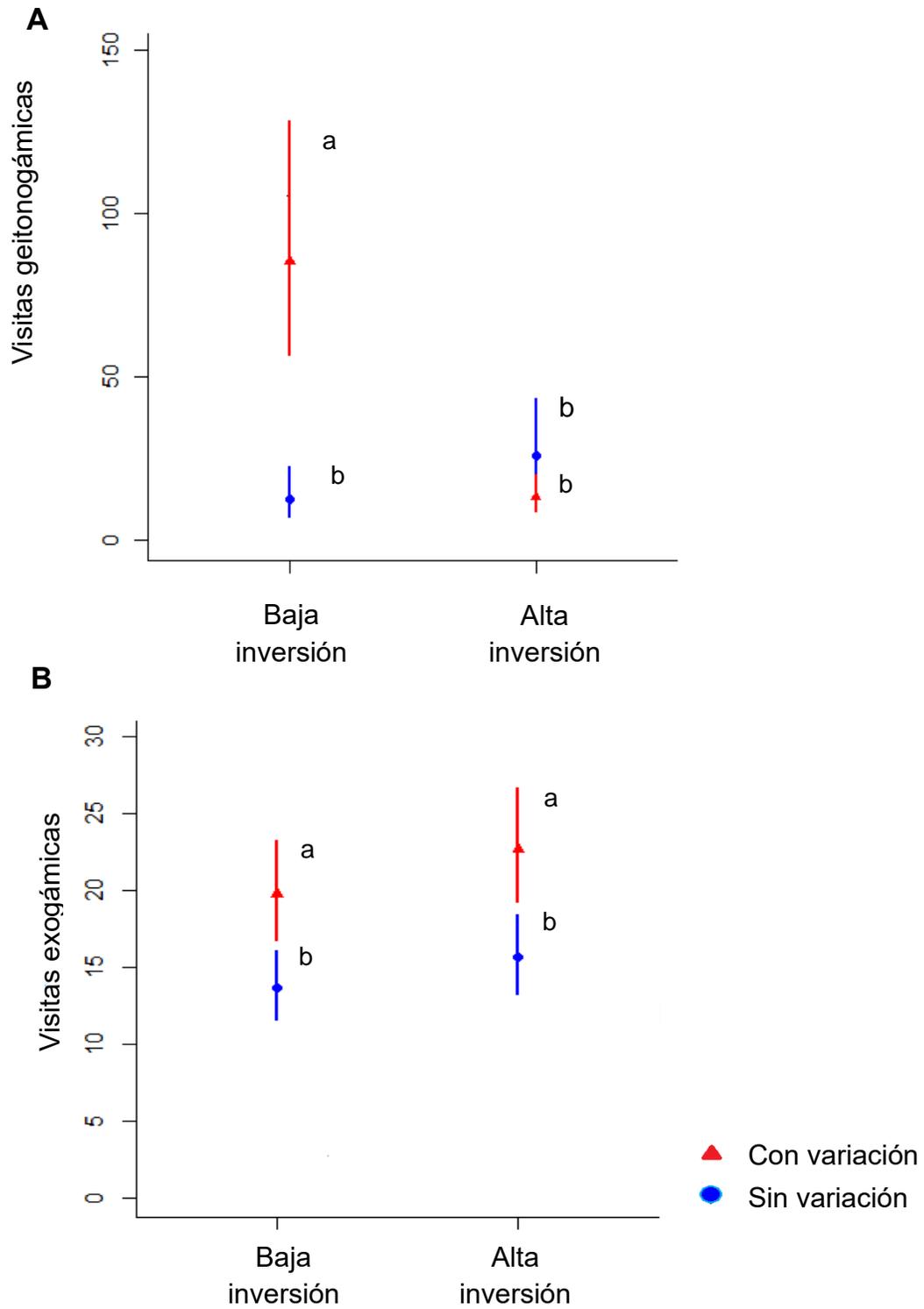


Figura 9. Número de visitas endogámicas ( $\pm$  e.e.) (A) y exogámicas ( $\pm$  e.e.) (B) en plantas con baja y alta inversión de recursos (32 y 36% de azúcar, respectivamente) y con dos niveles de variación intraindividual (*con variación* CV 20%; *sin variación* CV=0%) en la producción de néctar, estimado a partir de un GLM (n=12 ensayos,

1 ensayo por día). Letras diferentes representan diferencias significativas entre los tratamientos ( $p < 0.05$ , prueba post-hoc de Tukey).

*Costo por visita.* Los análisis del costo por visita revelaron que existen diferencias importantes dependiendo de cómo se asume que es la biología del néctar. En el primer caso, si suponemos que las plantas no son capaces de reabsorber el néctar, entonces las plantas *variables* pagarían un costo más bajo por visita que las plantas *sin variación* (Fig. 10a). Los resultados del análisis del costo por visita en plantas que no reabsorben néctar mostraron efectos significativos de la *variación*, el *día* y la *posición* (Tabla 7). En contraste, si suponemos que las plantas son capaces de reabsorber el néctar y que la reabsorción no tiene ningún costo, entonces además del efecto de la *variación*, se encontró un efecto significativo de la interacción *inversión\*variación* (Tabla 8). Esto significaría que las plantas que invierten menos recursos en néctar y lo ofrecen de manera variable, pagan un costo significativamente menor (Fig. 10b).

Tabla 7. Resultados de los modelos lineales para el costo energético en plantas sin reabsorción por tratamiento. El modelo seleccionado maximiza la bondad de ajuste dada por AIC. (\*) Variables estadísticamente significativas.

Variable de respuesta	Variable explicativa	AIC	Estimado (e.e.)	Valor Z	Pr(> z )
<b>Costo/visita (plantas sin reabsorción)</b>		357.09			
	Intercepto ( <i>baja inversión sin variación</i> )		2.954 (0.199)	14.851	< 0.001 *
	Variación ( <i>con variación</i> )		-0.509 (0.066)	-7.731	< 0.001 *
	Inversión ( <i>baja</i> )		0.0004 (0.066)	0.006	0.995
	Día		-0.031 (0.007)	-4.077	< 0.001 *
	Posición de la planta		0.0008 (0.0003)	3.264	< 0.001 *

Tabla 8. Resultados de los modelos lineales para el costo energético en plantas con reabsorción por tratamiento. El modelo seleccionado maximiza la bondad de ajuste dada por AIC. (\*) Variables estadísticamente significativas.

Variable de respuesta	Variable explicativa	AIC	Estimado (e.e.)	Valor Z	Pr(> z )
<b>Costo/visita (plantas con reabsorción)</b>		274.66			
	Intercepto ( <i>baja inversión sin variación</i> )		1.411 (0.312)	4.518	< 0.001 *
	Variación ( <i>con variación</i> )		-0.997 (0.443)	-2.251	0.025 *
	Inversión ( <i>baja</i> )		-0.232 (0.442)	-0.525	0.600
	Día		-0.035 (0.012)	-2.828	0.005 *
	Variación ( <i>con variación</i> ) * Inversión ( <i>baja</i> )		1.808 (0.626)	2.888	0.004 *
	Variación ( <i>con variación</i> ) *Día		0.052 (0.018)	2.911	0.003 *
	Inversión ( <i>baja</i> ) * Día		0.035 (0.018)	1.959	0.051
	Variación ( <i>con variación</i> ) * Inversión ( <i>baja</i> ) * Día		-0.085 (0.025)	-3.381	0.0008 *

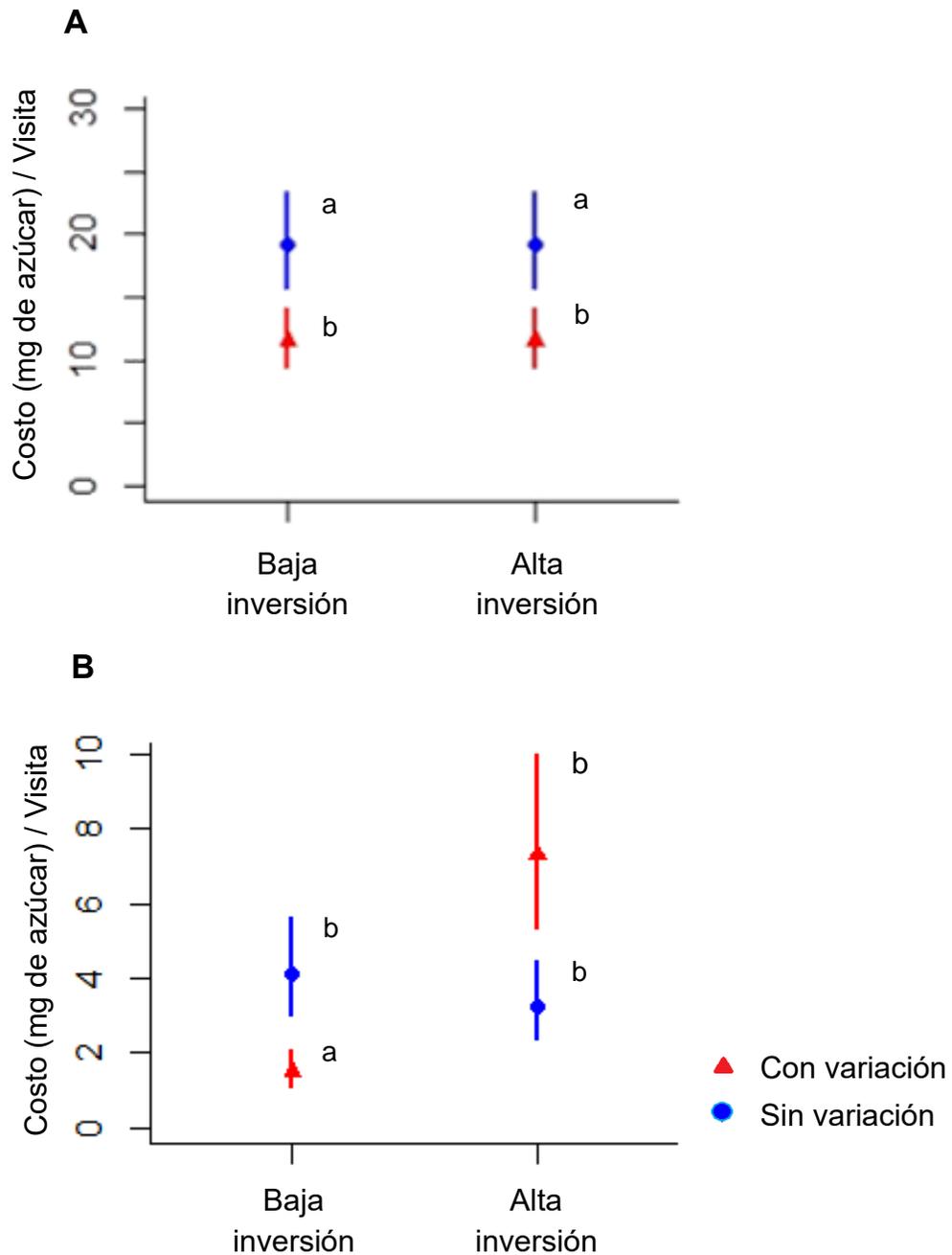


Figura 7. Costo (mg de azúcar) por visita ( $\pm$  e.e) en plantas sin reabsorción (A) y en plantas con reabsorción (B), con baja y alta inversión de recursos (32 y 36% de azúcar, respectivamente) y con dos niveles de variación intraindividual (*con variación* CV 20%; *sin variación* CV=0%) en la producción de néctar, estimado a partir de un GLM (n=12 ensayos, 1 ensayo por día). Letras diferentes representan diferencias significativas entre los tratamientos ( $p < 0.05$ , prueba post-hoc de Tukey).

## Discusión

Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis de que la variación intraindividual en la producción de néctar podría interpretarse como una estrategia que permite a las plantas manipular a los polinizadores y ahorrar recursos (Feinsinger 1978, Bell 1986, Biernaskie, 2002; Pyke 2016). En particular, los experimentos mostraron que una combinación de baja inversión y alta variación resulta en un mayor número de visitas. Este aumento se debió a que las plantas de este tratamiento recibieron la misma cantidad de visitas exogámicas que las plantas de *alta inversión variable*, pero experimentaron un incremento en las visitas geitonogámicas. Dado que el tratamiento de *baja inversión variable* simula una situación en la que las plantas invierten menos recursos, el costo por visita es menor y aun así obtienen un beneficio (tasa de visita) equivalente al de las plantas que invierten más. En otras palabras, estos hallazgos revelan que la variación intraindividual en la producción de recompensas puede ser una estrategia ventajosa en una situación de limitación de recursos, o bien una estrategia que permite reducir los costos de la interacción (Feinsinger 1978). En este contexto, se ha mostrado que las situaciones de limitación de recursos tienen un efecto negativo sobre la producción de recompensas (Muñoz et al. 2005, Descamps et al. 2018, Phillips et al. 2018); y que estos recursos se pueden asignar a otras funciones vitales para las plantas (Bazzaz et al. 1987, Ashman 1994, Obeso 2002, Cepeda-Cornejo y Dirzo 2010, Wenk y Falster 2015). Por estas razones, se esperaría que la selección natural favoreciera aquellas estrategias que permitan disminuir los costos de la interacción (Noë y Hammerstein 1995, Holland et al. 2004). Los hallazgos de este trabajo sugieren que, al menos en las condiciones en las que se realizaron los experimentos, las plantas podrían ahorrar 11% de su inversión en recompensas y aun así obtener un servicio de polinización equivalente al de plantas que no ahorran. Obviamente, es necesario reconocer que el enfoque experimental que se siguió en este trabajo permite controlar las variables de interés con precisión, pero adolece de realismo. Algunas de las limitaciones que se tienen están relacionadas con las unidades con las que se evaluó el costo y el beneficio obtenido por las plantas. Por ejemplo, la unidad de recurso utilizada durante este estudio son los mg de azúcar,

sin embargo, es bien sabido que hay diferentes recursos involucrados en la producción del néctar además de los carbohidratos, como el agua, los aminoácidos y los metabolitos secundarios (Heil 2011). Por otro lado, sería conveniente poder evaluar la adecuación de las plantas a través de otras unidades como la diversidad genética del polen depositado en las flores durante las visitas o la producción de frutos y semillas (Silander y Primack 1978, Real y Rathcke 1991, Valverde et al. 2019). Por esta razón, aunque los resultados de este estudio permiten una aproximación al entendimiento de los mecanismos que permiten el ahorro de recursos y la manipulación de los polinizadores, su extrapolación a sistemas naturales dependerá del contexto particular en el que lo queramos aplicar.

Uno de los resultados más interesantes de este estudio se refiere a los diferentes efectos que producen las combinaciones de *inversión – variación*. En otras palabras, los resultados muestran que las consecuencias de la variación intraindividual en la conducta de los polinizadores cambian en función de la inversión de recursos. Asumiendo que la selección natural favorece la disminución de los costos de la interacción, es posible analizar diferentes escenarios adaptativos. Por ejemplo, las plantas con *baja inversión variable* tendrían ventajas en situaciones donde el costo de la geitonogamia es bajo, por ejemplo si hay baja depresión por endogamia (Barrett 2003, Galloway et al. 2003, Smithson 2006), o bien cuando la magnitud del descuento de polen y óvulos sea reducida, es decir, cuando sea baja la pérdida de granos de polen para exportar a otras plantas o cuando el número de óvulos fertilizados por geitonogamia sea mínimo, respectivamente (Lloyd 1992, de Jong et al. 1993, Harder y Wilson 1998, Barrett 2003, Mitchell et al. 2009). En contraste, si el costo de la endogamia es alto (de Jong et al. 1993, Klinkhamer y De Jong 1993, Finer y Morgan 2003, Eckert 2016), la mejor estrategia es incrementar la inversión en la producción de recompensas (independientemente del nivel de variación intraindividual), ya que de esta manera se reduce el nivel de geitonogamia. Sin embargo, si la selección natural favorece altos niveles de entrecruza, entonces la mejor estrategia sería invertir una mayor cantidad de recursos en recompensas y presentarlas de una manera variable entre

las flores. En estas condiciones, las plantas obtendrían el mayor número de visitas exogámicas. Finalmente, es evidente que la peor estrategia es invertir poco y presentarlo sin variación entre las flores. En esta situación (tratamiento), se obtuvieron los valores más bajos de visitas totales y visitas exogámicas, mientras que los costos fueron relativamente altos.

Una de las preguntas más relevantes que se desprende de este trabajo es ¿Cuál es el mecanismo que determina que los polinizadores visiten las plantas con producción de néctar variable? Obviamente, aunque los resultados indican que esa preferencia depende de la combinación de *inversión* – *variación*, la pregunta de cuál es el mecanismo sigue siendo de la mayor importancia. Existen al menos dos explicaciones no mutuamente excluyentes. En su hipótesis de *Bonanza-Blank*, Feinsinger (1978) propuso que los polinizadores responden al *reforzamiento intermitente* que producen las plantas variables. Esta explicación asume que los polinizadores permanecen en una planta porque las flores “ricas” refuerzan la expectativa de encontrar otras fuentes de “bonanza” dentro de la misma planta. Dado que la producción de una oferta variable de néctar implica la presencia de flores vacías o casi vacías, junto con flores que producen néctar por arriba del promedio de las flores de esa planta, el encuentro con estas flores “ricas” serviría como un estímulo para seguir forrajeando en esa planta. Este fenómeno es similar en naturaleza, pero diferente en escala, al proceso de facilitación que se ha descrito para los sistemas de polinización en los cuales una especie de planta se beneficia por la presencia de otra (Feinsinger 1978, Callaway 1995, Feldman et al. 2004, Peter y Johnson 2008). En particular, Thomson (1978) acuñó el término “especies imán” para designar a aquellas especies que, debido a su alta producción de recompensas, funcionan como un atrayente de polinizadores y benefician a otras especies que no producen, o producen menos recompensas. Un fenómeno similar podría estar ocurriendo en las plantas variables, en las cuales las flores más ricas funcionarían como “flores imán”. Los resultados de este estudio apoyan de manera parcial la hipótesis del *Bonanza (flores-imán) – Blank*, ya que muestran que (a) las plantas con *baja inversión variable* fueron las que recibieron más visitas; y (b) que

las flores más ricas en los tratamientos variables fueron las que recibieron más visitas. Sin embargo, esta hipótesis también predice que las plantas con *alta inversión variable* deberían haber experimentado el mismo fenómeno y esto no ocurrió. Este resultado podría ser una consecuencia de los diferentes niveles de inversión, ya que las flores de las plantas en el tratamiento *alta inversión variable* contienen más néctar en promedio que las del tratamiento *baja inversión variable*. Es decir, las flores “ricas” de las plantas con *alta inversión variable* tienen néctar de mayor concentración que las del tratamiento de *baja inversión variable*, mientras que las flores “pobres” del tratamiento de *baja inversión variable* tienen néctar de menor concentración que las del tratamiento de *alta inversión variable*. Esta diferencia se reflejó en un mayor consumo de néctar por flor y en una disminución en el número de flores visitadas por planta por polinizador en el tratamiento de *alta inversión variable*. Esto podría explicar los altos niveles de geitonogamia que se observaron en las plantas del tratamiento de *baja inversión variable*, ya que las flores “pobres” promueven que los polinizadores se muevan, mientras que las “ricas” favorecen la permanencia dentro de la planta. Esta interpretación sugiere que el efecto de la variación intraindividual depende de la inversión total en néctar, de la calidad de néctar que ofrece una flor, y de la capacidad de consumo de un polinizador (Real 1981, Harder y Real 1987).

Una explicación alternativa del mecanismo que determina que los polinizadores visiten las plantas *variables* se basa en el hecho de que la variación intraindividual no permite que los polinizadores realicen una evaluación precisa de calidad de recompensa esperada que ofrece una planta (Pyke 2016, Parachnowitsch et al. 2018). En este sentido, la variación intraindividual funcionaría como un mecanismo de desinformación o engaño (Belsare et al. 2009, Nakamura y Kudo 2016, Nepi et al. 2018, Parachnowitsch et al. 2018), que permitiría que las plantas ahorren recursos en la producción de recompensas. Dado que es imposible hacer una evaluación de la recompensa esperada, los polinizadores tienen que visitar varias flores antes de tener información suficiente sobre la calidad de una planta. Es muy probable que esta hipótesis sea complementaria con el *Bonanza* –

*Blank* (Feisinger 1978), ya que la presencia de flores “ricas” reforzaría la idea de que la planta ofrece más de lo que en realidad tiene.

Otro de los resultados de este estudio que refuerza la visión multifactorial del problema de la evolución y significado funcional de la variación intraindividual en la producción de recompensas, es la consideración de la biología del néctar (Heil 2011). Es obvio que una planta que tiene la capacidad de reabsorber el néctar que no fue consumido por los polinizadores tiene un control más preciso sobre el uso de sus recursos (Stpiczyńska y Nepi 2012). Por ejemplo, en *Cucurbita pepo* se ha visto que las flores pueden secretar y reabsorber todo el néctar que no fue consumido de forma dinámica durante la antesis (Nepi et al. 1996, Nepi y Stpiczyńska 2007) y se ha propuesto que los receptores y transportadores de azúcar son los encargados de reconocer la concentración externa de azúcar (Nepi y Stpiczyńska 2008). En general, el beneficio que puedan obtener las plantas de reabsorber el néctar dependerá de la relación entre la ganancia y el costo de recuperar esos recursos (Nepi y Stpiczyńska 2008). En contraste, en ausencia de esta capacidad, las plantas deberían invertir una cantidad cercana a la expectativa promedio de visita (el óptimo de inversión total en recompensa). Una inversión reducida significaría perder oportunidades de polinización, mientras que un exceso aumentaría el costo de la reproducción. De acuerdo con lo esperado, el costo por visita es diferente si suponemos que las plantas son capaces, o no, de reabsorber el néctar que no fue consumido. Si asumimos que las plantas no reabsorben néctar, el costo por visita es menor en las plantas *variables*, independientemente del nivel de inversión de recursos en recompensas (el cual está fijo por el diseño experimental). En contraste, si las plantas reabsorben el néctar entonces las plantas con *alta inversión variable* pagan un alto costo energético por cada visita porque los abejorros consumen más néctar y realizan pocas visitas, mientras que las plantas con *baja inversión variable* pagan menos recursos por las visitas porque los abejorros visitan más flores y consumen menos néctar por cada una. De este modo, si la variación intraindividual del néctar le permite a las plantas ahorrar recursos energéticos, ya sea en la inversión inicial o recuperando lo invertido, este ahorro puede ser beneficioso para

las plantas si son capaces de reasignarlos a otras estructuras, como los ovarios y óvulos de las flores polinizadas (Luyt y Johnson 2002, Ordano y Ornelas 2005, Nepi y Stpicyńska 2007, Ornelas y Lara 2009), o a otras funciones importantes como la defensa y el crecimiento (Obeso 2002).

En resumen, los resultados de este estudio sugieren que la variación intraindividual en la producción de recompensas puede tener en algunos casos un valor funcional. Sin embargo, también sugieren que este valor es dependiente del contexto y que su interpretación y extrapolación a situaciones naturales, dependen de factores como la estrategia de historia de vida de las plantas (Roff 1992, Stearns 1992, Charnov 1993) y de aspectos ambientales como el tipo y la abundancia de los polinizadores (Zimmerman 1988, Mattila y Kuitunen 2000, Smithson 2006). Actualmente se sabe que hay un componente genético que determina la producción del néctar y que las plantas pueden controlar en cierta medida la producción de néctar entre sus flores (Nepi y Stpicyńska 2008, Heil 2011, Stpicyńska y Nepi 2012), sin embargo hasta la fecha hay pocos estudios que evalúan la adecuación de las plantas en función de las propiedades del néctar y su efecto en la conducta de los polinizadores (Real y Rathcke 1991, Brandenburg et al. 2012, Parachnowitsch et al. 2018), por lo que sería fundamental considerar la variación intraindividual de esta recompensa como un rasgo de las plantas dentro de los estudios (Herrera 2009).

## Conclusiones

1. La variación intraindividual en la producción del néctar puede tener un valor funcional para las plantas como una estrategia de ahorro de recursos, ya que les permitiría mantener el servicio de los polinizadores con menor inversión de recursos en la producción de dicha recompensa.
2. Sin embargo, el costo que pagarían las plantas por reducir la inversión de recursos estaría relacionado con un mayor nivel de geitonogamia.
3. Por lo anterior, el beneficio que podrían obtener las plantas con esta estrategia dependerá de los mecanismos que tengan para mitigar el efecto negativo de la geitonogamia y del contexto ambiental.
4. Este estudio nos permite hipotetizar qué esperaríamos en un ambiente natural y proyectar nuevos experimentos o modelos que nos permitan entender mejor el valor funcional de la variación intraindividual del néctar.
5. Sin embargo, es necesario realizar experimentos complementarios que evalúen 1) el valor funcional de otras propiedades del néctar (e.g. volumen y composición de azúcares o metabolitos secundarios), 2) diferentes niveles de variación y 3) su efecto en distintos tipos de polinizadores.
6. Hacen falta estudios en campo con plantas y con polinizadores silvestres que nos permitan evaluar el efecto de la variación intraindividual del néctar sobre la efectividad de la polinización y su contribución al éxito reproductivo de las plantas.
7. Debido a que aún se desconoce mucho sobre esta recompensa floral, también se necesitan investigaciones que estimen sus costos de producción, su heredabilidad y si está bajo selección natural.
8. La complejidad del néctar y de su manejo ha obstaculizado su estudio a través del tiempo, sin embargo, es importante realizar más trabajos que nos permitan entender mejor su rol dentro de la interacción planta-animal y las consecuencias ecológicas y evolutivas que tiene para las plantas.

## Literatura citada

- Armbruster, W. S. 2012. Evolution and ecological implications of “specialized” pollinator. *Evolution of plant-pollinator relationships*. Cambridge Books. 44–67.
- Ashman, T. L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *The American Naturalist* 144:300–316.
- Baker, H. G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7:37–41.
- Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3:274–284.
- Barrett, S. C. H. 2003. Mating strategies in flowering plants: The outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 991-1004
- Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker y S. C. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67.
- Bazzaz, F. A., N. R. Chiariello, P. D. Coley y L. F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* 37:58–67.
- Bell, G. 1986. The evolution of empty flowers. *Journal of Theoretical Biology* 118:253–258.
- Bello-Bedoy, R., L. L. Cruz y J. Núñez-Farfán. 2011. Inbreeding alters a plant-predispersal seed predator interaction. *Evolutionary Ecology* 25:815–829.
- Belsare, P. V., B. Sriram y M. G. Watve. 2009. The co-optimization of floral display and nectar reward. *Journal of Biosciences* 34:963–967.
- Benitez-Vieyra, S., J. Fornoni, J. Pérez-Alquicira, K. Boege y C. A. Domínguez. 2014. The evolution of signal-reward correlations in bee- and hummingbird pollinated species of *Salvia*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281.
- Benitez-Vieyra, S., M. Ordano, J. Fornoni, K. Boege y C. A. Domínguez. 2010. Selection on signal-reward correlation: Limits and opportunities to the evolution of deceit in *Turnera ulmifolia* L. *Journal of Evolutionary Biology* 23:2760–2767.
- Benitez-Vieyra, S., J. Pérez-Alquicira, F. D. Sazatornil, C. A. Domínguez, K. Boege, R. Pérez-Ishiwara y J. Fornoni. 2019. Evolutionary transition between bee pollination and hummingbird pollination in *Salvia*: Comparing means, variances and covariances of corolla traits. *Journal of Evolutionary Biology*:783–793.

- Biernaskie, J. M., R. V. Cartar y T. A. Hurly. 2002. Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes? *Oikos* 98:98–104.
- Boose, D. L. 1997. Sources of variation in floral nectar production rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): Implications for natural selection. *Oecologia* 110:493–500.
- Brandenburg, A., C. Kuhlemeier y R. Bshary. 2012. Hawkmoth pollinators decrease seed set of a low-nectar *Petunia axillaris* line through reduced probing time. *Current Biology* 22:1635–1639.
- Bronstein, J. L. 2001. The Costs of Mutualism. *American Zoologist* 41:825-839.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61:306–349.
- Canto, A., C. M. Herrera, I. M. García, R. Pérez y M. Vaz. 2011. Intraplant variation in nectar traits in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae) as related to floral phase, environmental conditions and pollinator exposure. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206:668–675.
- Carroll, A. B., S. G. Pallardy y C. Galen. 2001. Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany* 88:438–446.
- Cartar, R. V. 2004. Resource tracking by bumble bees : Responses to plant-Level differences in quality. *Ecology* 85:2764–2771.
- Castellanos, M. C., P. Wilson y J. D. Thomson. 2002. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 89:111–118.
- Cepeda-Cornejo, V. y R. Dirzo. 2010. Sex-related differences in reproductive allocation, growth, defense and herbivory in three dioecious neotropical palms. *PLoS ONE* 5.
- Chalcoff, V. R., M. A. Aizen y L. Galetto. 2006. Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of South America. *Annals of Botany* 97:413–421.
- Charnov, E. L. 1993. *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology.* - Oxford Univ. Press, Oxford
- Chittka, L. y J. D. Thomson. 2011. *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution.* Cambridge University Press.

- Cibula, D. A. y M. Zimmerman. 1987. Bumblebee foraging behavior: Changes in departure decisions as a function of experimental nectar manipulations. *American Midland Naturalist* 117:386–394.
- Claßen-Bockhoff, R., T. Speck, E. Tweraser, P. Wester, S. Thimm y M. Reith. 2004. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. (Lamiaceae): A key innovation for adaptive radiation? *Organisms Diversity and Evolution* 4:189–205.
- Couvillon, M. J., H. Al Toufailia, T. M. Butterfield, F. Schrell, F. L. Ratnieks y R. Schürch. 2015. Caffeinated forage tricks honeybees into increasing foraging and recruitment behaviors. *Current Biology* 25:2815–2818.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London, UK.
- Delph, L., and C. Livey. 1989. The Evolution of Floral Color Change: Pollinator Attraction Versus Physiological Constraints in *Fuchsia excorticata*. *Evolution* 43:1252–1262.
- Descamps, C., M. Quinet, A. Baijot y A. L. Jacquemart. 2018. Temperature and water stress affect plant–pollinator interactions in *Borago officinalis* (Boraginaceae). *Ecology and Evolution* 8:3443–3456.
- Domínguez, C. A., R. Dirzo y S. H. Bullock. 1989. On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos* 56:109.
- Eckert, C. G. v2016. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering. *Clonal Plant* 81:532–542.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46:257–291.
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical. *Ecological Monographs* 48:269–287.
- Feldman, T. S., W. F. Morris y W. G. Wilson. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105:197–207.
- Finer, M. S. y M. T. Morgan. 2003. Effects of natural rates of geitonogamy on fruit set in *Asclepias speciosa* (Apocynaceae): Evidence favoring the plant's dilemma. *American Journal of Botany* 90:1746–1750.
- Freeman, C. E. y D. H. Wilken. 1987. Variation in nectar sugar composition at the intraplant level in *Ipomopsis longiflora*. *American Journal of Botany* 74:1681–1689.

- Galetto, L. y G. Bernardello. 2004. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Annals of Botany* 94:269–280.
- Galloway, L. F., J. R. Etterson y J. L. Hamrick. 2003. Outcrossing rate and inbreeding depression in the herbaceous autotetraploid, *Campanula americana*. *Heredity* 90:308–315.
- Gardener, M. C. y M. P. Gillman. 2001. Analyzing variability in nectar amino acids: Composition is less variable than concentration. *Journal of Chemical Ecology* 27:2545–2558.
- Gottsberger, G., J. Schrauwen y H. F. Linskens. 1984. Amino acids and sugars in nectar, and their putative evolutionary significance. *Plant Systematics and Evolution* 145:55–77.
- Grimaldi, D. 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the cretaceous. *Missouri Botanical Garden* 86:373–406.
- Harder, L. D., C. Y. Jordan, W. E. Gross y M. B. Routley. 2004. Beyond floricism: The pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology* 19:137–148.
- Harder, L. D. y L. A. Real. 1987. Why are bumble bees risk averse? *Ecology* 68:1104–1108.
- Harder, L. D. y W. G. Wilson. 1998. A clarification of pollen discounting and its joint effects with inbreeding depression on mating system evolution. *American Naturalist* 152:684–695.
- Harder, L. D. & Routley M. B. 2006. Pollen and ovule fates and reproductive performance by flowering plants. In *Ecology and evolution of flowers* (ed. L. D. Harder and S. C. H. Barrett), Oxford University Press, Oxford, pp. 61–80.
- Heil, M. 2011. Nectar: Generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science* 16:191-200.
- Herrera, C. M. 2009. Multiplicity in unity: Plant subindividual variation and interactions with animals. University of Chicago Press.
- Herrera, C. M., I. M. García y R. Pérez. 2008. Invisible floral larcenies: Microbial communities degrade floral nectar of bumble bee-pollinated plants. *Ecology* 89:2369–2376.
- Herrera, C. M., R. Pérez y C. Alonso. 2006. Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany* 93:575–581.

- Herrera, C. M. y R. C. Soriguer. 1983. Inter- and intra-floral heterogeneity of nectar production in *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 86:253–260.
- Holland, J. N., D. L. DeAngelis y S. T. Schultz. 2004. Evolutionary stability of mutualism: Interspecific population regulation as an evolutionary stable strategy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:1807–1814.
- Hothorn, T., F. Bretz y P. Westfall. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50:346–363.
- de Jong, T. J., N. M. Waser y P. G. L. Klinkhamer. 1993. Geitonogamy: The neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution* 8:321–325.
- Keasar, T., A. Sadeh y A. Shmida. 2008. Variability in nectar production and standing crop, and their relation to pollinator visits in a Mediterranean shrub. *Arthropod* 2:117–123.
- Kessler, D. y I. T. Baldwin. 2006. Making sense of nectar scents: The effects of nectar secondary metabolites on floral visitors of *Nicotiana attenuata*. *Plant Journal* 49:840–854.
- Kim, W., T. Gilet y J. W. M. Bush. 2011. Optimal concentrations in nectar feeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:16618–16621.
- Klinkhamer, P. G. L. y T. J. De Jong. 1993. Attractiveness to pollinators: A plant's dilemma. *Oikos* 66:180-184.
- Klinkhamer, P. G. L. y C. A. M. van der Veen-van Wijk. 1999. Genetic variation in floral traits of *Echium vulgare*. *Oikos* 85:515.
- Kulbaba, M. W. y A. C. Worley. 2012. Selection on floral design in *Polemonium brandegeei* (Polemoniaceae): Female and male fitness under hawkmoth pollination. *Evolution* 66:1344–1359.
- Leiss, K. A. y P. G. L. Klinkhamer. 2005. Genotype by environment interactions in the nectar production of *Echium vulgare*. *Functional Ecology* 19:454–459.
- Lloyd, D. G. 1992. Self- and cross-fertilization in Plants II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences* 153:370–380.
- Lu, N.-N., X.-H. Li, L. Li y Z.-G. Zhao. 2015. Variation of nectar production in relation to plant characteristics in protandrous *Aconitum gymrandrum*. *Journal of Plant Ecology* 8:122–129.

- Lunau, K. 2004. Adaptive radiation and coevolution - pollination biology case studies. *Organisms Diversity and Evolution* 4:207–224.
- Luyt, R. y S. D. Johnson. 2002. Postpollination nectar reabsorption and Its Implications for fruit quality in an epiphytic orchid. *Biotropica* 34:442.
- Mattila, E. y M. T. Kuitunen. 2000. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos* 89:360–366.
- Mejia, B. 2014. Patrones de variación intraindividual en la producción de néctar en *Echeveria gibbiflora*. Tesis para obtener el título de Maestro. Instituto de Ecología. UNAM.
- Mitchell, R. J. 2004. Heritability of nectar traits: Why do we know so little ? *Ecology* 85:1527–1533.
- Mitchell, R. J., R. E. Irwin, R. J. Flanagan y J. D. Karron. 2009. Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany* 103:1355-1363.
- Mitchell, R. J. y R. G. Shaw. 1993. Heritability of floral traits for the perennial wild flower *Penstemon centranthifolius* (Scrophulariaceae): clones and crosses. *Heredity* 71:185–192.
- Muñoz, A. A., C. Celedon-Neghme, L. A. Cavieres y M. T. K. Arroyo. 2005. Bottom-up effects of nutrient availability on flower production, pollinator visitation, and seed output in a high-Andean shrub. *Oecologia* 143:126–135.
- Nakamura, S. y G. Kudo. 2016. Foraging responses of bumble bees to rewardless floral patches: Importance of within-plant variance in nectar presentation. *AoB PLANTS* 8:1–8.
- Narbona, E. y R. Dirzo. 2010. A reassessment of the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae): A reward for plant defenders and pollinators. *American Journal of Botany* 97:672–679.
- Nepi, M., F. Ciampolini y E. Pacini. 1996. Development and ultrastructure of *Cucurbita pepo* nectaries of male flowers. *Annals of Botany* 78:95–104.
- Nepi, M., D. A. Grasso y S. Mancuso. 2018. Nectar in plant–insect mutualistic relationships: from food reward to partner manipulation. *Frontiers in Plant Science* 9.
- Nepi, M. y M. Stpicyńska. 2007. Nectar resorption and translocation in *Cucurbita pepo* L. and *Platanthera chlorantha* Custer (Rchb.). *Plant Biology* 9:93–100.
- Nepi, M. y M. Stpicyńska. 2008. Do plants dynamically regulate nectar features through sugar sensing? *Plant Signaling & Behavior* 3:874–876.

- Nepi, M. y M. Stpicyńska. 2008. The complexity of nectar: Secretion and resorption dynamically regulate nectar features. *Naturwissenschaften* 95:177–184.
- Noë, R. y P. Hammerstein. 1995. Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution* 10:336–339.
- Nora, S. y R. Albaladejo. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas* 20:35–45.
- Obeso, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155:321–348.
- Ollerton, J. 2017. Pollinator diversity: Distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48:353–376.
- Ollerton, J., R. Winfree y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326.
- Ordano, M. y J. F. Ornelas. 2005. The cost of nectar replenishment in two epiphytic bromeliads. *Journal of Tropical Ecology* 21:541–547.
- Ornelas, J. F. y C. Lara. 2009. Nectar replenishment and pollen receipt interact in their effects on seed production of *Penstemon roseus*. *Oecologia* 160:675–685.
- Ott, J. R., L. A. Real, E. M. Silverfine, J. R. Ott, L. A. Real y E. M. Silverfine. 1985. The effect of nectar variance on bumblebee patterns of movement and potential gene dispersal. Wiley on behalf of Nordic Society *Oikos* 45:333–340.
- Pacini, E., M. Nepi y J. L. Vesprini. 2003. Nectar biodiversity: A short review. *Plant Systematics and Evolution* 7-21
- Parachnowitsch, A. L., J. S. Manson y N. Sletvold. 2018. Evolutionary ecology of nectar. *Annals of Botany* 123: 247-261.
- Pedersen, M. W., C. W. Lefevre y H. H. Wiebe. 1958. Absorption of C14-labeled sucrose by alfalfa nectaries. *Science* 127:758–759.
- Pellmyr, O. 1992. Evolution of insect pollination and angiosperm diversification. *Trends in Ecology and Evolution* 7:46–49.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. In *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. (ed. Pellmyr O. and C. Herrera). Blackwell Science Ltd. 157-184.
- Peter, C. I. y S. D. Johnson. 2008. Mimics and magnets: The importance of color and ecological facilitation in floral deception. *Ecology* 89:1583–1595.

- Phillips, B. B., R. F. Shaw, M. J. Holland, E. L. Fry, R. D. Bardgett, J. M. Bullock y J. L. Osborne. 2018. Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology* 24:3226–3235.
- Pleasants, J. M. 1983. Nectar Production patterns in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 70:1468–1475.
- Pleasants, J. M. y S. J. Chaplin. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59:232–238.
- Price, P. W. 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity. (ed. Pellmyr O. and C. Herrera). Blackwell Science Ltd, p.1-53.
- Pyke, G. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350:58–59.
- Pyke, G. H. 1981. Optimal nectar production in a hummingbird pollinated plant. *Theoretical Population Biology* 20:326–343.
- Pyke, G. H. 2016. Floral Nectar: Pollinator attraction or manipulation? *Trends in Ecology and Evolution* 31:339–341.
- Pyke, G. H. y N. M. Waser. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater Flowers. *Biotropica* 13:260–270.
- Rameau, C. y P. Gouyon. 1991. Resource allocation to growth, reproduction and survival in *Gladiolus*: The cost of male function. *Journal of Evolutionary Biology* 4:291–307.
- Ramos Castro, S. E. 2013. Determinación del componente genético de la media y la varianza en las señales y recompensas de las plantas a sus polinizadores. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rathcke, B. J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. *Effects of resource distribution on animal–plant interactions*:113–138.
- Real, L. A. 1981. Uncertainty and pollinator-plant interactions: The foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. *Ecology* 62:20–26.
- Real, L. y B. Rathcke. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia Latifolia*. *Ecological Society of America* 72:149–155.
- Roff, D. A. 1992. *Evolution of Life Histories*, Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall.
- Roulston, T. H. y J. H. Cane. 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222:187–209.

- Silander, J. A. y R. B. Primack. 1978. Pollination intensity and seed set in the evening primrose (*Oenothera fruticosa*). *The American Midland Naturalist* 100:213–216.
- Smith, J. M. 1978. Optimization Theory in Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:31–56.
- Smithson, A. 2006. Pollinator limitation and inbreeding depression in orchid species with and without nectar rewards. *New Phytologist* 169:419–430.
- Solhaug, E. M., E. Johnson y C. J. Carter. 2019. Carbohydrate metabolism and signaling in squash nectaries and nectar throughout floral maturation. *Plant Physiology* 180:1930–1946.
- Southwick, A. K. y E. E. Southwick. 1983. Aging effect on nectar production in two clones of *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 56:121–125.
- Southwick, E. E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: A neglected energy investment. *Ecology* 65:1775–1779.
- Sprengel, C. K. 1996. Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. (Lloyd D. G. y Barrett, S. edits). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Springer Science & Business Media. 3-43.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stevenson, P. C., S. W. Nicolson y G. A. Wright. 2017. Plant secondary metabolites in nectar: impacts on pollinators and ecological functions. *Functional Ecology* 31:65–75.
- Stpiczyńska, M. y M. Nepi. 2012. Ecophysiological aspects of nectar reabsorption. *Acta Agrobotanica* 59:61–69.
- Thomson, J. D. 1978. Effects of Stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *Hieracium*. *The American Midland Naturalist* 100:431–440.
- Thomson, J. D. 1986. Pollen transport and deposition by bumble bees in *Erythronium*: Influences of floral nectar and bee grooming. *British Ecological Society* 74:329–341.
- Thomson, J. D., P. Wilson, M. Valenzuela y M. Malzone. 2000. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. *Plant Species Biology* 15:11–29.
- Valverde, J., F. Perfectti y J. M. Gómez. 2019. Pollination effectiveness in a generalist plant: adding the genetic component. *New Phytologist* 223:354–365.

- Varassin, I. G., J. R. Trigo y M. Sazima. 2001. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136:139–152.
- Wang, Q., Y. Li, X. Pu, L. Zhu, Z. Tang y Q. Liu. 2013. Pollinators and nectar robbers cause directional selection for large spur circle in *Impatiens Oxyanthera* (Balsaminaceae). *Plant Systematics and Evolution* 299:1263–1274.
- Wenk, E. H. y D. S. Falster. 2015. Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecology and Evolution* 5:5521–5538.
- Wester, P. y R. Claßen-Bockhoff. 2007. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Annals of Botany*. 401-421
- Zimmerman, M. (1988). Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. (Ed. J. Lovett-Doust y L. Lovett-Doust), Oxford University Press, London. p. 157-178
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.

## Anexo I

Se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) para evaluar el efecto del *día* y la *posición* de la planta sobre las variables de respuesta: frecuencia de visitas totales, visitas geitonogámicas, visitas exogámicas. Los análisis preliminares mostraron que los datos mostraban sobre dispersión, por lo que se utilizó una distribución binomial negativa con una función de enlace logarítmica para los análisis (Zuur 2009). Por otro lado, se realizaron regresiones lineales para evaluar el efecto del *día* y la *posición* de la planta en el costo por visita en plantas sin y con reabsorción. Todos los análisis estadísticos se realizaron con R, versión 3.1.2 (R Core Team 2014).

### Frecuencia de visitas

*Frecuencia de visitas totales.* El *día* en el que se realizó el experimento y la *posición* que ocupaban las plantas dentro del arreglo experimental tuvieron un efecto significativo en el número de visitas totales (GLM,  $p < 0.005$ ) (Fig. 11 y 12, respectivamente).

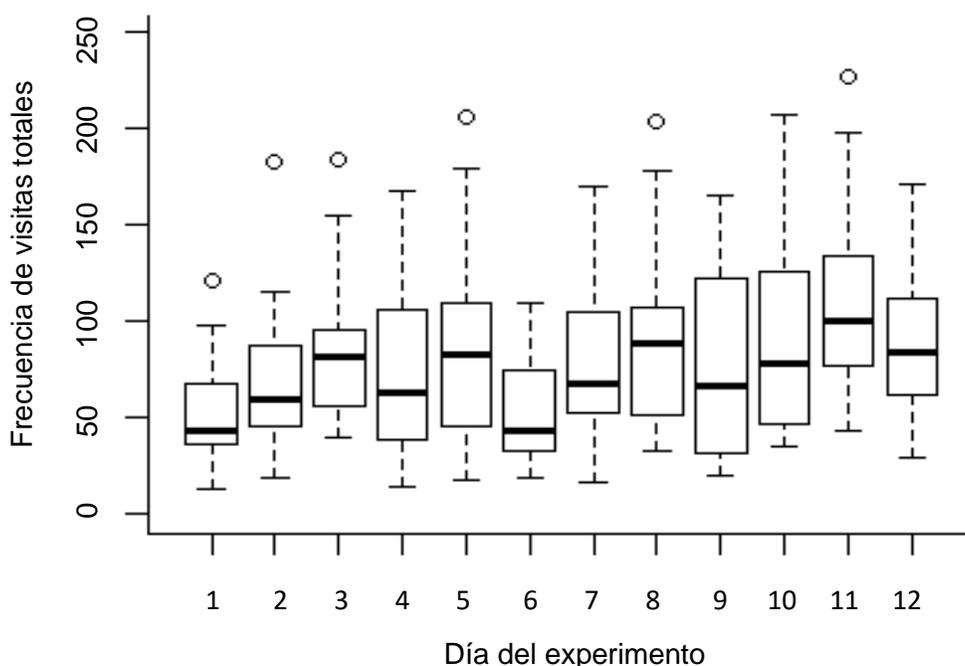


Figura 11. Número de visitas totales durante cada día en el que se realizó el experimento (GLM,  $p < 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la

distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

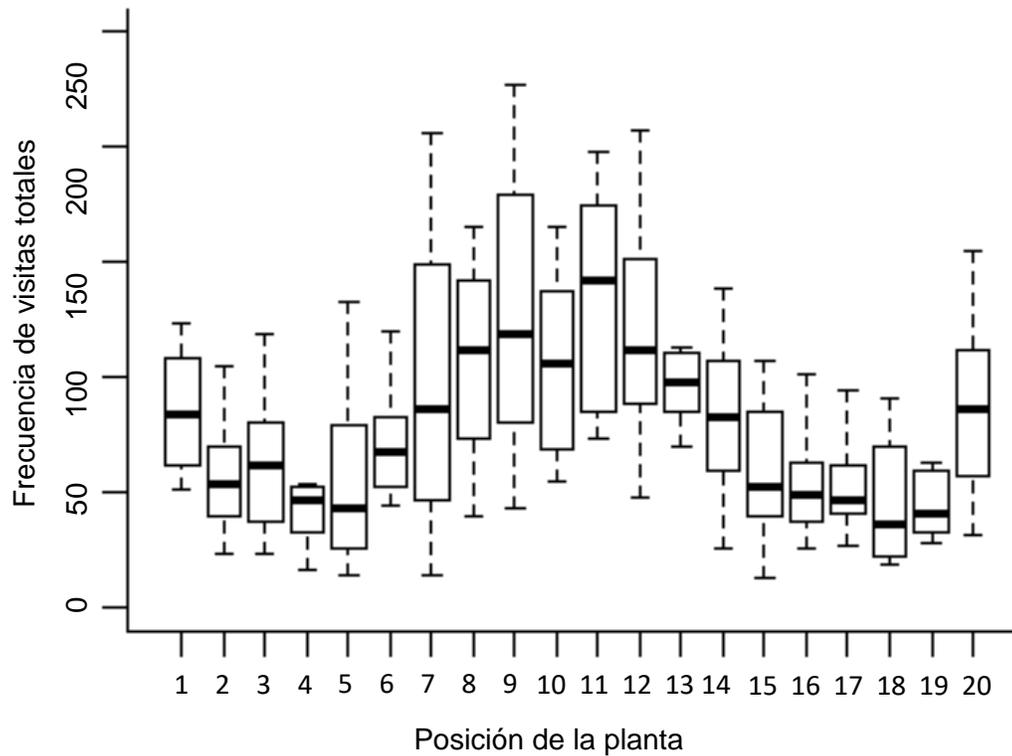


Figura 12. Número de visitas totales en cada posición de las plantas dentro del arreglo experimental (GLM,  $p < 0.05$ ). Los extremos inferiores de las cajas representan los primeros cuartiles y los superiores los terceros, los segmentos dentro de las cajas indican las medianas, los bigotes arriba y abajo de las cajas indican los mínimos y máximos dentro del rango de 1,5 veces del rango intercuartil desde la parte superior o la inferior. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

*Visitas geitonogámicas.* El *día* en el que se realizó el experimento y la *posición* que ocupaban las plantas dentro del arreglo experimental tuvieron un efecto significativo en el número de visitas geitonogámicas que recibió cada planta (GLM,  $p < 0.005$ ) (Fig. 13 y 14, respectivamente).

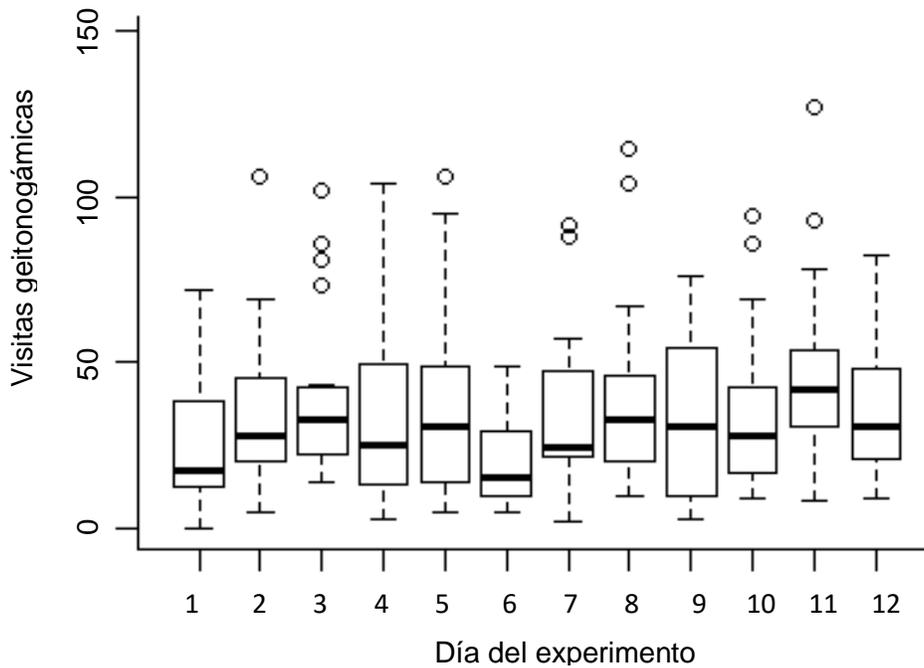


Figura 13. Visitas geitonogámicas en cada día de experimentación (GLM,  $p < 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

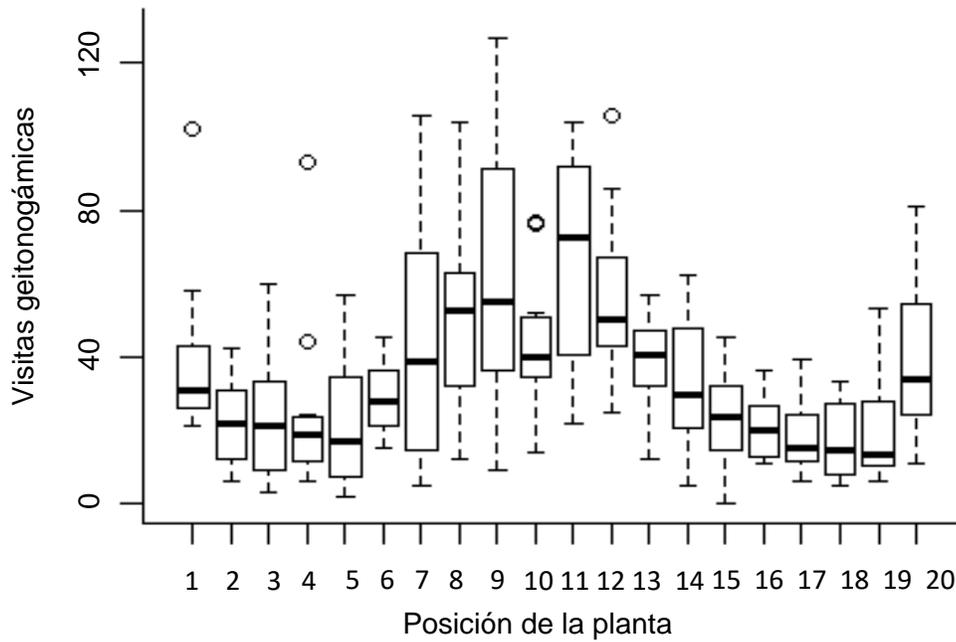


Figura 14. Visitas geitonogámicas en cada posición de las plantas dentro del arreglo experimental (GLM,  $p < 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

*Visitas exogámicas.* El *día* en el que se realizó el experimento y la *posición* que ocupaban las plantas dentro del arreglo experimental tuvieron un efecto significativo en el número de visitas exogámicas (GLM,  $p < 0.005$ ) (Fig. 15 y 16, respectivamente).

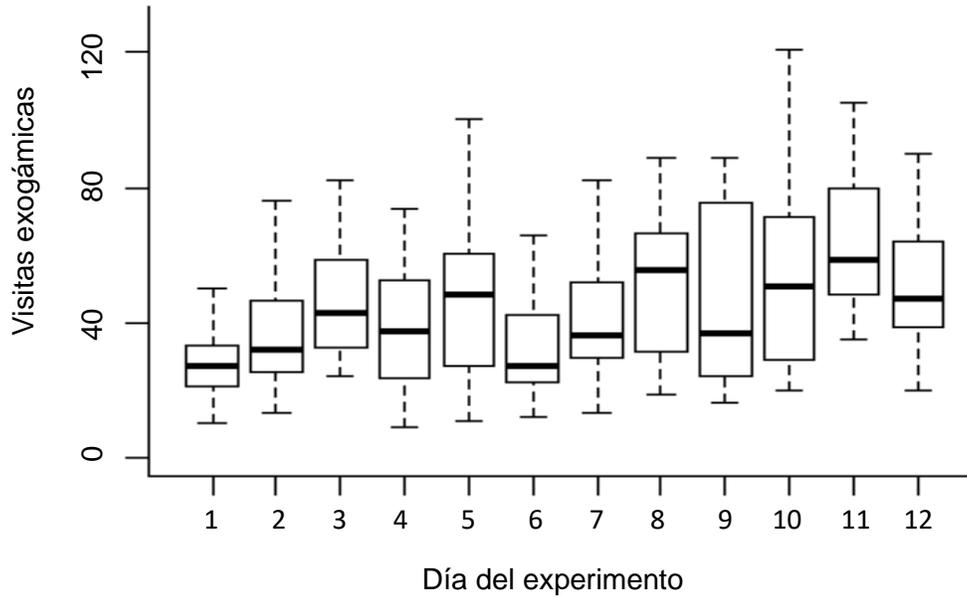


Figura 15. Visitas exogámicas en cada día de experimentación (GLM,  $p < 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

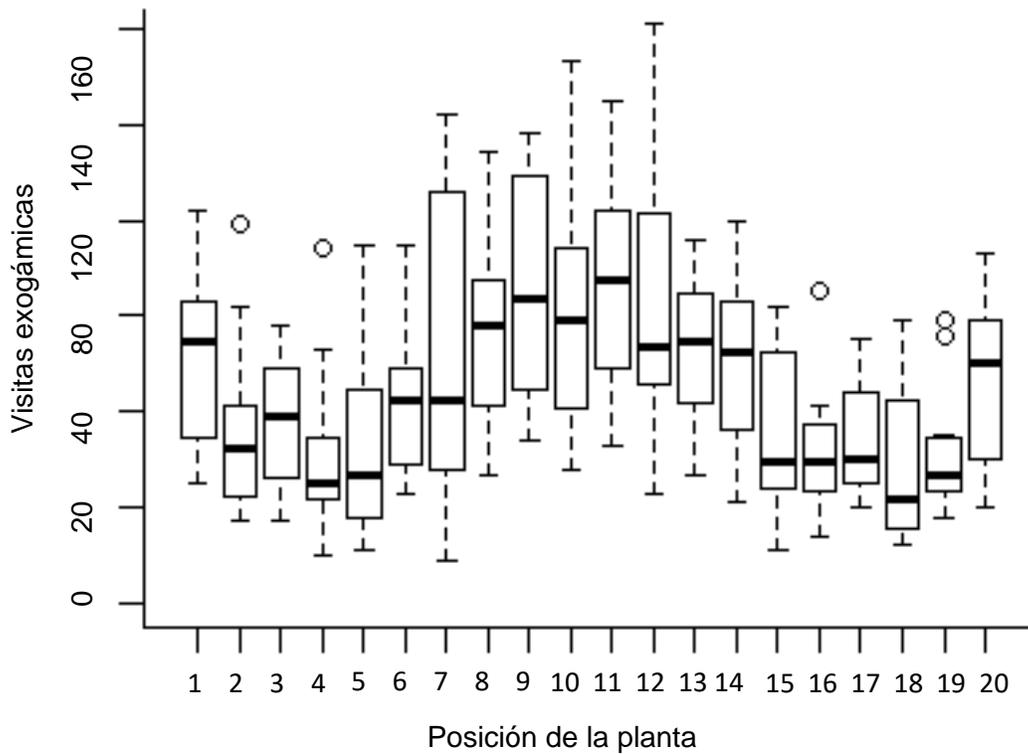


Figura 16. Visitas exogámicas en cada posición de las plantas dentro del arreglo experimental (GLM,  $p < 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

*Costo por visita.* El *día* en el que se realizó el experimento y la *posición* que ocupaban las plantas dentro del arreglo experimental tuvieron un efecto significativo en el costo por visita en plantas sin reabsorción (GLM,  $p < 0.005$ ) (Fig. 17 y 18, respectivamente). Sin embargo, en las plantas con reabsorción de néctar el *día* tuvo un efecto significativo en el costo por visita en plantas con reabsorción (GLM,  $p < 0.005$ ) (Fig. 19) mientras que la *posición* que ocupaban las plantas dentro del arreglo experimental no (GLM,  $p > 0.005$ ) (Fig. 20).

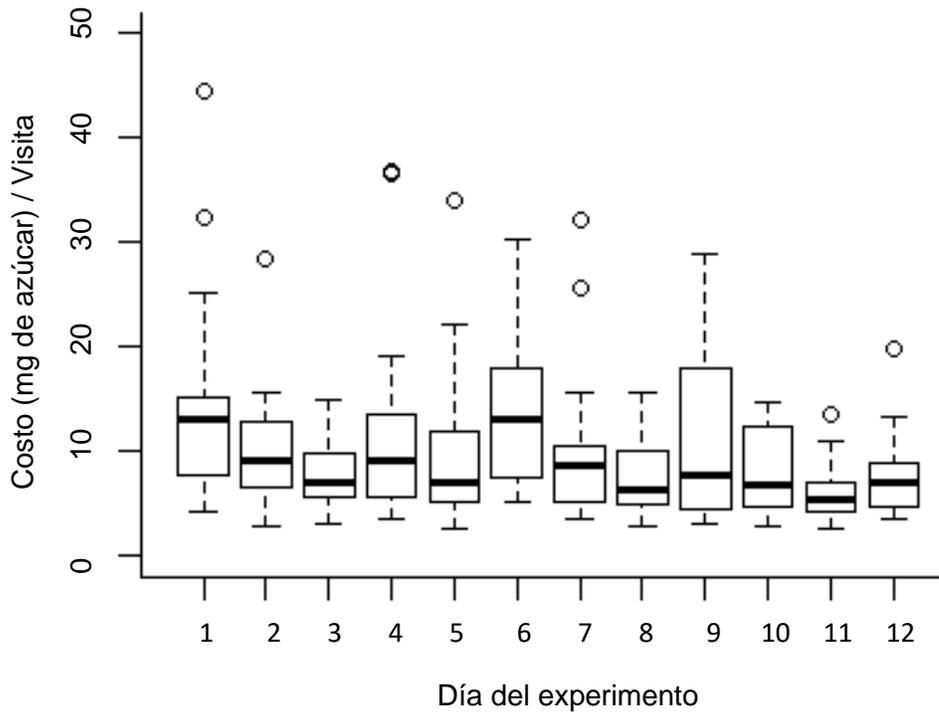


Figura 17. Costo por visita en cada día en plantas sin reabsorción de néctar durante los días de experimentación (Regresión lineal,  $p < 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

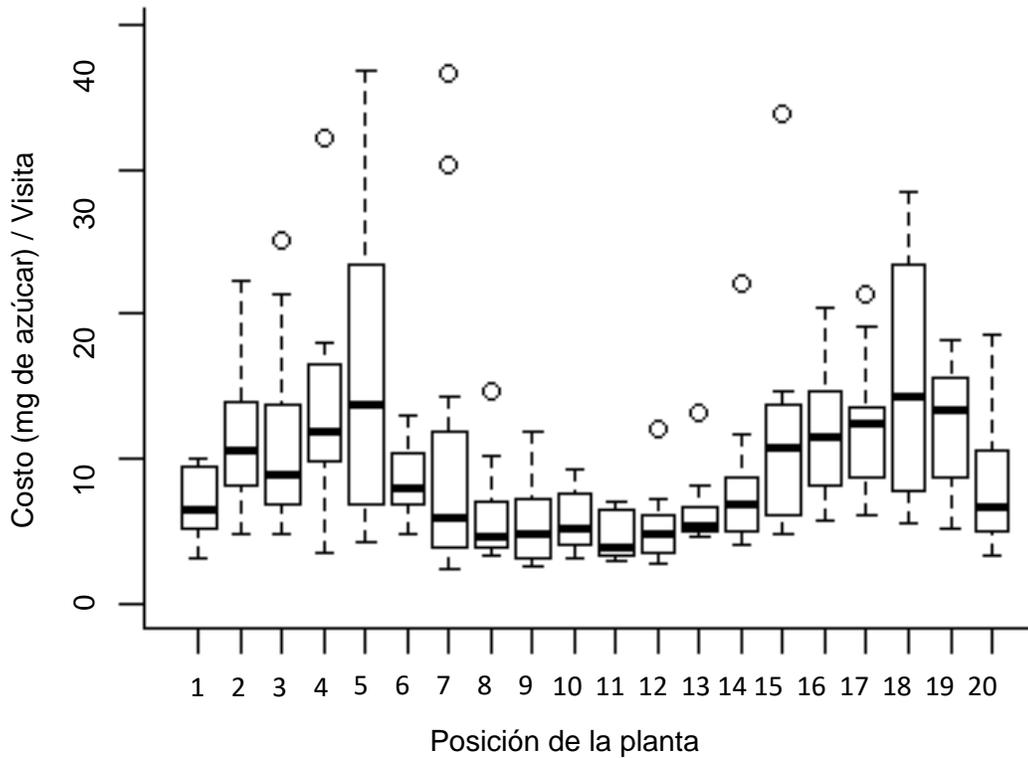


Figura 18. Costo por visita en plantas sin reabsorción en cada posición dentro del arreglo experimental (Regresión lineal,  $p < 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

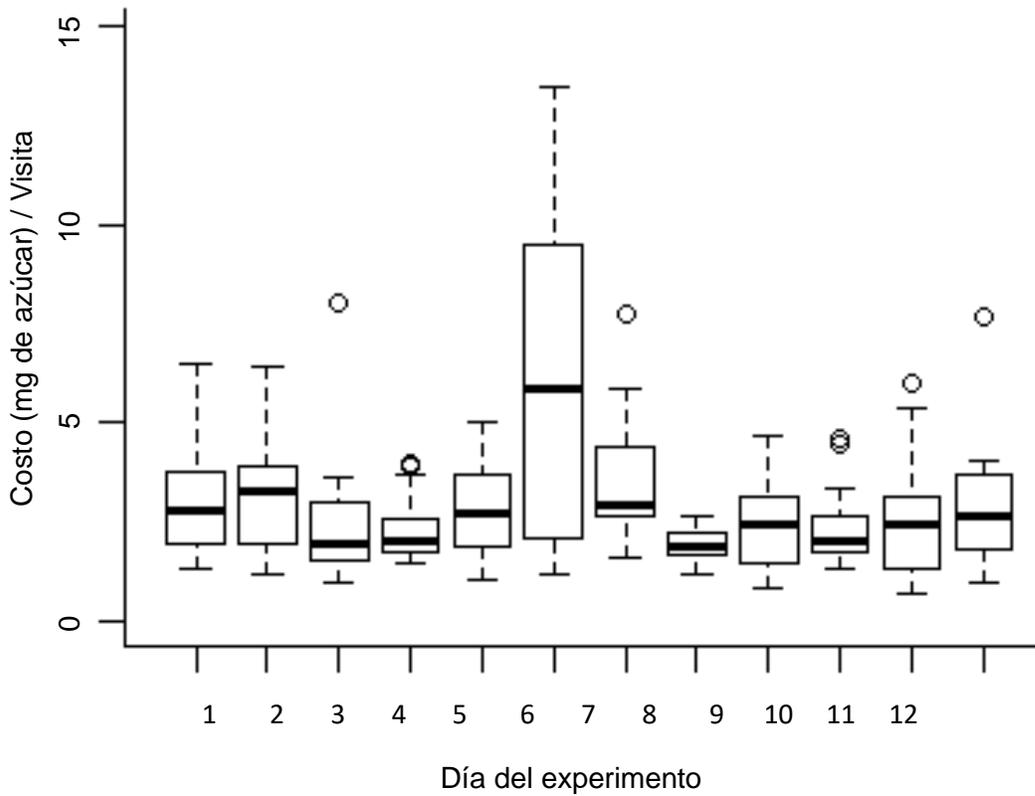


Figura 19. Costo por visita en en plantas con reabsorción de néctar durante los días del experimento (Regresión lineal,  $p < 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.

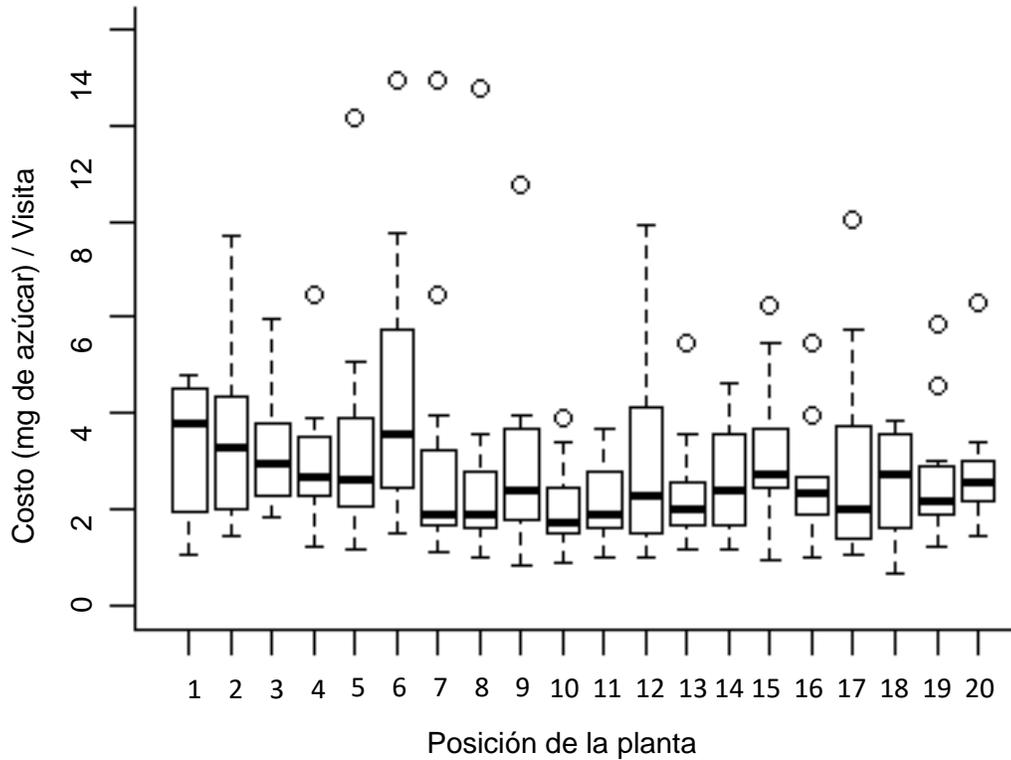


Figura 20. Costo por visita en cada posición de las plantas con reabsorción dentro del arreglo experimental (Regresión lineal,  $p > 0.05$ ). Las barras de error representan la variación de la distribución de los datos que van desde el valor mínimo al valor máximo. El diagrama de caja muestra el 25 y 75 percentil, las líneas gruesas son la mediana y las líneas delgadas son el valor máximo y mínimo de la variación de los datos. Los valores atípicos están representados por círculos abiertos.