



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**VALIDEZ DE LOS SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN EN
PLANTAS CON CICLO DE VIDA CONTRASTANTE EN LA
RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL,
CIUDAD DE MÉXICO**

Tesis que para obtener el título de
Maestra en Ciencias Biológicas

PRESENTA:

Bióloga Samantha Maite de los Santos Gómez



TUTOR (A): Dra. Dulce María Figueroa Castro

ENERO 2020

DECLARATORIA DE AUTENTICIDAD Y NO PLAGIO

Yo, Samantha Maite de los Santos Gómez, con matrícula 217470716, alumna de posgrado de la Maestría en Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, autor de la tesis titulada: "Validez de los síndromes de polinización en plantas con ciclo de vida contrastante en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México"

DECLARO QUE:

El presente trabajo de investigación, tema de tesis presentada para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas es original, siendo resultado de mi trabajo personal, que no se ha copiado, que no se han utilizado ideas, formulaciones, citas completas "sensu stricto" e ilustraciones diversas, sacadas de cualquier tesis, obra, artículo, memoria, etc., (en versión digital o impresa), sin mencionar de forma clara y exacta su origen o autor, tanto en el cuerpo del texto, figuras, cuadros, tablas u otros que tengan derechos de autor.

Declaro que el trabajo de investigación que pongo en consideración para evaluación no ha sido presentado anteriormente para obtener algún grado académico o título, ni ha sido publicado en sitio alguno. En este sentido, soy consciente de que el derecho de no respetar los derechos de autor y hacer plagio, son objeto de sanciones universitarias y/o legales, por lo que asumo cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de las irregularidades en la tesis, así como de los derechos sobre la obra presentada. Asimismo, me hago responsable ante la universidad o terceros, de cualquier irregularidad o daño que pudiera ocasionar, por el incumplimiento de lo declarado.

H. Puebla de Zaragoza a 06 de enero de 2020

Samantha Maite de los Santos Gómez

AGRADECIMIENTOS

Le agradezco al CONACyT (CVU 849956 /No. Becario 714351), a la Vicerrectoría de Estudios de Posgrado y a la Maestría en Ciencias Biológicas incluida en el PNPC (005671) por el apoyo económico brindado para llevar a cabo este proyecto.

Quiero agradecer a la Dra. Figueroa por su apoyo académico pues siempre estuvo dispuesta a ayudar y resolver dudas aun cuando fuesen muy obvias, por ayudarme a buscar los medios para conseguir las cosas que me hicieron falta y por siempre tenerme paciencia cuando le volvía a entregar los mismos errores. Académicamente es una mujer admirable sin embargo quiero agradecerle el apoyo que me dio en el plano personal pues su esfuerzo, paciencia, apoyo y comprensión, pero sobre todas las cosas su amistad fueron clave para llevar a cabo y sobre todo concluir este trabajo que tanto costó y de no haber sido por la fortuna de que me aceptara en su laboratorio, no hubiese tenido la fortuna de conocerla y descubrir que no solo es una gran investigadora que admiro, sino que es una persona que vale la pena en todos los sentidos aunque no siempre se le agradece como debiese.

Le agradezco a mis compañeras de laboratorio, que se volvieron muchas veces en la mano amiga que uno necesita en este difícil pero satisfactorio camino que es la tesis y que muchas veces se volvieron familia que me apoyó y motivó a seguir.

Definitivamente le agradezco a mi padre, no solo por su apoyo económico que me brindó en su momento, sino por ser la inspiración y apoyo para continuar con una vida en la academia, por ser muchas veces el único que alcanzaba a entender la frustración y satisfacción que da hacer la tesis pero sobre todas las cosas por aceptar y comprender mis decisiones y aunque me dejó a mitad de este camino sin duda le dedico este esfuerzo.

A mi madre le dedico este esfuerzo y le agradezco por darme esa fortaleza para seguir, por apoyarme y motivarme cada día y por haberme convencido de no

dejar este esfuerzo a la mitad aun cuando sabía que ella me necesitaba a su lado. Por todo su amor y por toda la paciencia que me tuvo en los días mas frustrantes y por darme ese ejemplo de fortaleza y seguir aun cuando los días parecen cada vez más negros.

A Boa, que lo arrastre a mis salidas de campo, que me esperó y ayudó hasta las 8 cuando procesaba muestras, que muchas veces me ayudó a pasar datos y que me aguantó en los días buenos y los muy malos pero que nunca se alejó aun cuando tuvo motivos para hacerlo, por eso y muchas cosas más te amo.

A mis hermanas que, aunque muchas veces no tuve tiempo para verlas me ayudaron mucho con los pequeños detalles como una comida casera que de vez en cuando tenía y eran la gloria en casa de Edith o una platica que eran mas quejas y que siempre tuve a Ana para escuchar, podrían pensar que no fue importante, pero resultó muy significativo y muchas veces un alivio.

A mis sobrinos, que aun cuando me ven con miedo los adoro y me motivan a ser una persona académicamente digna para ser un ejemplo a seguir, a Monse que me ayudó con mis muestras y se quedó hasta el final, a Bel que siempre me alegró el día cuando pasaba por el laboratorio y al bebé, que fue una luz de alegría en los días más difíciles.

ÍNDICE

RESUMEN	1
I. Introducción	2
II. Antecedentes	4
2.1 Reproducción en plantas.....	4
2.2 Validez de los síndromes de polinización.....	4
2.3 Ciclo de vida y validez de los síndromes de polinización.....	11
2.4 Polinizadores efectivos y validez de los síndromes de polinización.....	13
III. Justificación	17
IV. Hipótesis	18
V. Objetivos	18
VI. Material y métodos	19
6.1 Sitio de estudio.....	19
6.2 Sistema de estudio.....	21
6.2.1 Especies con ciclo de vida anual.....	22
6.2.2 Especies con ciclo de vida anual-perenne.....	23
6.2.3 Especies con ciclo de vida perenne.....	25
6.3 Métodos.....	26
6.3.1 Caracterización del síndrome de polinización.....	26
6.3.2 Visitadores florales y polinizadores efectivos.....	29
6.3.3 Análisis estadísticos.....	32
VII. Resultados	33
7.1 Validez de los síndromes de polinización empleando visitadores florales.....	33
7.1.1 Especies vegetales con ciclo de vida anual.....	33
7.1.2 Especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne.....	37
7.1.3 Especies vegetales con ciclo de vida perenne.....	43
7.2 Validez de los síndromes de polinización empleando polinizadores.....	49

7.2.1 Especies vegetales con ciclo de vida anual.....	49
7.2.2 Especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne.....	54
7.2.3 Especies vegetales con ciclo de vida perenne.....	59
VIII. Discusión.....	63
8.1.1 Validez de los síndromes de polinización.....	63
8.1.2 Especies vegetales especialistas, generalistas y validez de los síndromes de polinización y la eficiencia de los polinizadores.	71
8.2 Validez de los síndromes de polinización y ciclo de vida de las plantas	73
IX. Conclusión.....	79
X. Literatura citada.....	81
XI. Anexos.....	94

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Principales síndromes de polinización y caracteres florales asociados....	6
Tabla 2. Listado de estudios en los que se ha evaluado la validez de los síndromes de polinización.....	8
Tabla 3. Categorías y subcategorías de los caracteres florales empleados para caracterizar el síndrome de polinización y evaluar su validez en especies vegetales con diferente ciclo de vida en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.....	28
Tabla 4. Caracteres florales, así como síndrome de polinización inferido a partir de ellos para cada especie vegetal con ciclo de vida anual	34
Tabla 5. Abundancia de distintos grupos de visitantes florales observados sobre las flores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.....	35
Tabla 6. Matriz de valores de los atributos florales y los visitantes florales de tres especies vegetales con ciclo de vida anual.....	36

Tabla 7. Caracteres florales, así como síndrome de polinización inferido a partir de ellos para cada especie vegetal con ciclo de vida anual-perenne.....	39
Tabla 8. Abundancia de distintos grupos de visitantes florales observados sobre las flores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.....	41
Tabla 9. Matriz de valores de los atributos florales y los visitantes florales de tres especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne.....	42
Tabla 10. Caracteres florales, así como el síndrome de polinización inferido a partir de ellos para cada una de las especies vegetales con ciclo de vida perenne.....	45
Tabla 11. Abundancia de distintos grupos de visitantes florales observados sobre las flores de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.....	46
Tabla 12. Matriz de valores de los atributos florales y los visitantes florales de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne.....	47
Tabla 13. Índice de Probabilidad de Polinización (PPI) de tres especies con ciclo de vida anual en la REPSA.....	50
Tabla 14. Visitadores florales (V) y polinizadores (P) de tres especies de plantas con ciclo de vida anual.....	51
Tabla 15. Matriz de valores de los atributos florales y polinizadores de tres especies con ciclo de vida anual.....	52
Tabla 16. Índice de probabilidad de polinización de tres especies con ciclo de vida anual-perenne en la REPSA.....	54
Tabla 17. Visitadores florales (V) y polinizadores (P) de tres especies de plantas con ciclo de vida anual-perenne.....	55
Tabla 18. Atributos florales y polinizadores de especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne en el espacio de ordenación unidimensional.....	56

Tabla 19. Índice de probabilidad de polinización (PPI) de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne en la REPSA.....	59
Tabla 20. Visitadores florales (V) y polinizadores efectivos (P) de tres especies de plantas con ciclo de vida perenne.....	60
Tabla 21. Atributos florales y polinizadores de especies vegetales con ciclo de vida perenne en el espacio de ordenación unidimensional.....	61

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.....	20
Figura 2. Especies vegetales con distinto ciclo de vida en las que se evaluó la validez de los síndromes de polinización.....	21
Figura 3. Caracteres florales medidos en las flores de las especies de estudio...27	
Figura 4. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y visitadores florales de tres especies vegetales con ciclo de vida anual en la REPSA.....	38
Figura 5. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y visitadores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne en la REPSA.....	43
Figura 6. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y visitadores florales de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne en la REPSA.....	48
Figura 7. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y polinizadores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual en la REPSA.....	53

Figura 8. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y polinizadores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne en la REPSA.....57

Figura 9. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y polinizadores de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne en la REPSA.....62

RESUMEN

Los síndromes de polinización (*i.e.* conjunto de caracteres florales asociados a grupos específicos de polinizadores) permiten predecir los grupos de animales atraídos hacia flores con características particulares. Este concepto ha sido ampliamente utilizado y aceptado, pero se ha cuestionado su poder predictivo pues diversos autores han demostrado que la validez de los síndromes no siempre se cumple. Diversos autores han argumentado que el concepto de síndrome de polinización se centra en los polinizadores efectivos de las especies vegetales y no en toda la gama de visitantes florales, por lo que se sugiere que los síndromes de polinización serán válidos sólo cuando se empleen polinizadores efectivos en su evaluación. Por otro lado, es posible que diversos factores puedan afectar la validez de los síndromes de polinización. Uno de ellos es el ciclo de vida de las especies vegetales, ya que éste determina la cantidad de recursos que la planta puede invertir en su reproducción y en el establecimiento de una relación estrecha con sus polinizadores. El objetivo de este trabajo fue evaluar la validez de los síndromes de polinización en nueve especies con ciclo de vida contrastante (*i.e.* anual, perenne y anual-perenne) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, empleando tanto visitantes florales como polinizadores efectivos. Para ello, se hicieron observaciones y colectas de los visitantes florales y se distinguió entre visitantes y polinizadores por medio del Índice de Probabilidad de Polinización. Además, se caracterizó la morfología floral de cada especie vegetal para inferir su síndrome de polinización. Se hicieron Análisis de Componentes Principales (PCA) para el subconjunto de especies con cada tipo de ciclo de vida. Los análisis se hicieron considerando visitantes florales y caracteres florales, así como éstos y los polinizadores efectivos. Se encontró que, empleando visitantes florales, los síndromes de polinización eran válidos en cinco de las nueve especies analizadas; mientras que con polinizadores efectivos se corroboró la validez de los síndromes en seis especies. El ciclo de vida no mostró ser importante en la validación de los síndromes de polinización pues éstos fueron corroborados en dos de las tres especies dentro de cada uno de los tres ciclos de vida evaluados. Esto sugiere que existen otros factores que podrían estar influyendo de manera significativa en la validez de los síndromes, como las restricciones filogenéticas, el grado de perturbación de la localidad de estudio, y la abundancia y el sistema de auto-incompatibilidad de las especies vegetales. Estudios futuros deberán considerar estos factores para lograr una mejor comprensión de la utilidad y validación de los síndromes de polinización.

Palabras clave: Análisis de Componentes Principales, Índice de Probabilidad de Polinización, polinizadores efectivos, visitantes florales.

I. Introducción

Los síndromes de polinización se refieren al conjunto de caracteres florales (*i.e.* color, forma, y tipo de recompensa, entre otros) asociados a un grupo particular de polinizadores (Faegri y van der Pijl, 1979). Desde su propuesta, la validez de los síndromes de polinización no había sido cuestionada, por ello, en el ámbito ecológico se han usado para inferir los grupos de polinizadores de especies vegetales para las que no existe información en poblaciones naturales (Waser *et al.*, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2006).

Sin embargo, en la década de 1990, se empezó a cuestionar la validez de los síndromes de polinización. Los estudios que notaron las inconsistencias de este concepto clasificaron a las plantas de acuerdo con la cantidad de visitantes que reciben. Por un lado, están aquellas que reciben a una amplia gama de visitantes (*i.e.* generalistas), mientras que por el otro están las que permiten el acceso a una gama muy restringida de polinizadores (*i.e.* especialistas). Con base en ello y en el concepto de los síndromes de polinización, la inferencia lógica era que las especies generalistas serían el grupo menos común y que, eventualmente, deberían tender hacia la especialización (Ollerton, 1999; Johnson y Steiner, 2000; Gómez, 2002), mientras que las plantas especialistas serían más abundantes ya que en ellas los síndromes de polinización se cumplirían con mayor frecuencia (Thompson, 1994; Waser *et al.*, 1996; Armbruster *et al.*, 2000; Johnson y Steiner, 2000; Gómez, 2002; Valdivia y Niemeyer, 2006). Sin embargo, se ha demostrado que las plantas generalistas son más comunes que las especialistas (Herrera, 1996; Ollerton, 1996; Waser *et al.*, 1996; Wilson y Thomson, 1996). Posteriormente, Ollerton y colaboradores (2009) evaluaron la validez de los síndromes de polinización como predictores de los grupos de polinizadores de diversas flores utilizando herramientas estadísticas más robustas. A partir de dicho estudio, diversos autores han puesto a prueba la confiabilidad de los síndromes de polinización, empleando para ello especies de diversas familias de angiospermas (Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Gong y Huang, 2011; Johnson, 2013; Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Sin embargo, aún no se llega a un consenso sobre su poder de predictibilidad, ya que la mayoría de las especies vegetales recibe a una

gran gama de visitantes florales no coincidentes con lo esperado de acuerdo con su síndrome de polinización (Waser *et al.*, 1996). Ante esta problemática, diversos autores han optado por identificar a los polinizadores efectivos de las especies vegetales y analizar la validez de los síndromes de polinización considerando solamente a esos polinizadores y no al conjunto total de visitantes florales; a partir de lo cual se ha encontrado mayor validez de los síndromes de polinización (Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Reynolds *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012).

Por último, los estudios que han evaluado los síndromes de polinización lo han hecho considerando conjuntos de especies sin diferenciar ni hacer comparaciones entre plantas con distintos ciclos de vida. El análisis de la validez de los síndromes de polinización considerando el ciclo de vida de las especies vegetales estudiadas puede ser un aspecto determinante en los resultados obtenidos, puesto que el ciclo de vida de una especie vegetal influye fuertemente en su esfuerzo reproductivo, ya que la producción de estructuras y recompensas atractivas para los polinizadores es relativamente costoso, por lo que sólo aquellas plantas que tienen suficientes recursos (*i.e.* con ciclos de vida largos, plantas perennes) pueden producir dichas estructuras, maximizando así su éxito reproductivo (Terradas, 2001).

En conjunto, los resultados de los estudios en los que se ha evaluado la validez de los síndromes de polinización han demostrado que no todas las especies de plantas tienen un síndrome de polinización bien definido. Además, dichos estudios ponen de manifiesto la necesidad de incluir en los análisis de validez de los síndromes de polinización el tipo de ciclo de vida, así como la efectividad de los polinizadores. Con base en lo anterior, este trabajo tiene como objetivo poner a prueba la validez de los síndromes de polinización en plantas con ciclo de vida contrastante en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México.

II. Antecedentes

2.1. Reproducción en plantas

La polinización en las angiospermas es la transferencia de polen de las anteras al estigma de la misma u otra flor y es el primer paso en la reproducción de las plantas con semilla (Murcia, 2002). Existen dos grandes grupos de vectores que pueden llevar a cabo la transferencia de polen: los abióticos y los bióticos (Real, 1983; Willmer, 2011). La polinización por vectores abióticos consiste en la transferencia de polen por medio de agua o viento, mientras que distintos grupos de animales llevan a cabo la polinización biótica (Faegri y van der Pijl, 1979). Se calcula que alrededor del 90% de las angiospermas son polinizadas por animales (Linder, 1998; Renner, 1998) siendo los insectos de los órdenes Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera y Coleoptera los principales grupos de polinizadores (Kevan y Baker, 1983) y de manera menos frecuente figuran las aves, los mamíferos y los reptiles (Terradas, 2001). En el caso de las angiospermas de zonas neotropicales, 94% de las especies requieren de polinizadores bióticos (Ollerton *et al.*, 2011). Por ello, se considera que la polinización biótica es una interacción mutualista en la que las plantas obtienen como beneficio la transferencia de polen y consecuentemente su reproducción, mientras que los animales obtienen algún beneficio, generalmente alimenticio (Waser y Ollerton, 2006; Willmer, 2011).

Se calcula que entre 130,000 y 300,000 especies de animales han sido registradas como visitantes florales regulares y potenciales polinizadores de diversas especies vegetales (Buchmann y Nabhan, 1996; Kearns *et al.*, 1998). Debido a esta asociación entre plantas y polinizadores, se sabe que la polinización por animales es más eficiente en comparación con la polinización abiótica, aun cuando sólo aproximadamente el 1% del polen transportado por los animales llega a la superficie estigmática correcta (Harder, 2000).

2.2. Validez de los síndromes de polinización

Los síndromes de polinización se refieren al conjunto de caracteres florales (*i.e.* color, forma, simetría, entre otros) que están asociados a un grupo particular de polinizadores (Faegri y van der Pijl, 1979; Fenster *et al.*, 2004). Este concepto se

complementa con la idea de que los polinizadores pueden clasificarse en grupos funcionales con características morfológicas y de comportamiento semejantes, de manera que ejercen presiones selectivas similares sobre las flores que visitan (Tabla 1; Fenster *et al.*, 2004).

Los síndromes de polinización fueron inicialmente propuestos por Faegri y van der Pijl en 1979 (Faegri y van der Pijl, 1979). En el ámbito ecológico, los síndromes de polinización se han ocupado para predecir los posibles polinizadores de especies vegetales para las que no se tienen datos de campo (Fenster *et al.*, 2004). Sin embargo, diversos autores han cuestionado el poder predictivo de los síndromes de polinización. Las primeras evidencias que llevaron a cuestionar su validez surgieron a partir de la clasificación de las plantas en generalistas y especialistas de acuerdo con el número de organismos que visitan y polinizan sus flores. Bajo el concepto de síndrome de polinización, se esperaría que la mayoría de las plantas fueran polinizadas por un grupo reducido de especies (especialistas) y que un número mucho menor de especies fuesen generalistas, mismas que eventualmente deberían tender hacia la especialización (Thompson, 1994; Ollerton, 1999; Armbruster *et al.*, 2000; Johnson y Steiner, 2000; Gómez, 2002). Por el contrario, diversos autores han demostrado que la especialización no es la regla, sino la excepción (Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 1999; Kay y Shemske, 2003; Lázaro *et al.*, 2008; Martén-Rodríguez y Fenster, 2008). Por ejemplo, Waser *et al.* (1996) demostraron que la mayoría de las plantas reciben una alta diversidad de visitantes florales, aun cuando sus flores presenten caracteres especializados hacia un síndrome de polinización en particular. De acuerdo con esto, parecería que los síndromes de polinización no son válidos para predecir el tipo de polinizador de una especie dada. Sin embargo, el número de especies generalistas estudiadas hasta la fecha no ha sido muy grande en comparación con los sistemas especialistas (Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 1999; Gómez, 2000; Krakos y Fabricant, 2014).

Tabla 1. Principales síndromes de polinización y caracteres florales asociados (Faegri y van der Pijl, 1979; Wyatt, 1983; Bertin, 1989; Buchman y Nabha, 1996; Proctor *et al.*, 1996; Willmer, 2011).

Síndrome	Antesis	Color	Aroma	Forma	Recompensa	Simetría
Anemofilia	Diurna y nocturna	Inconspicuo, verde, café	Ausente	Abierta	No aplica	Actinomorfa o zigomorfa
Cantarofilia	Diurna y nocturna	Inconspicuo, blanco, verde	Frutal, fermentado	Flor poco profunda, abierta	Polen, generalmente sin néctar, tejidos florales	Actinomorfa
Falaenofilia	Nocturna	Crema, amarillo, blanco, verde	Muy fragante, dulce	Tubular, larga y estrecha	Néctar abundante y escondido, polen	Actinomorfa o zigomorfa
Melitofilia	Diurna	Azul, blanco, amarillo, UV	Muy fragante, fresco, dulce	Tubular o acampanada, poco profunda	Polen, néctar	Actinomorfa o zigomorfa
Miofilia	Diurna	Inconspicuo, morado, verde	Putrefacto, descomposición	Flor poco profunda, abierta	Poco néctar o ausente, polen	Actinomorfa
Psicofilia	Diurna	Anaranjado, rojo, azul, morado	Poco fragante, dulce o fresco	Tubular, larga y estrecha	Néctar escondido, polen	Actinomorfa o zigomorfa
Ornitofilia	Diurna	Amarillo, anaranjado, predominantemente rojo	Ausente	Tubo largo y rígido	Néctar abundante, escondido, polen escaso	Actinomorfa o zigomorfa
Quiropterofilia	Nocturna	Inconspicuo, verde, blanco, púrpura, crema	Muy fragante, fermentado o frutal	Flor grande y pendular, estambres largos	Polen y néctar abundante	Actinomorfa o zigomorfa

Desde entonces, diversos trabajos han evaluado la validez de los síndromes de polinización (Tabla 2). Por un lado, están aquellos trabajos cuyo objetivo central era el estudio de algún aspecto reproductivo, pero que a partir de sus resultados han hecho inferencias sobre la validez de los síndromes de polinización (Yumoto, 1986; Fishbein y Venable, 1996; Mayfield *et al.*, 2001; Strakosh y Ferguson, 2005; Lazaro *et al.*, 2008; Smith *et al.*, 2008). Por ejemplo, Fishben y Venable (1996) encontraron que de acuerdo con el síndrome de polinización de *Asclepias tuberosa* L. (Asclepiadoideae), las mariposas deberían ser sus polinizadores más efectivos, sin embargo, al realizar observaciones en poblaciones naturales encontraron que las abejas fueron los polinizadores más abundantes y efectivos.

Por otro lado, están aquellos trabajos en los que el objetivo central fue evaluar la validez de los síndromes de polinización (Tabla 2; Hingston y McQuillan, 2000; Ollerton y Watts, 2000; Consiglio y Bourne, 2001; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005; Pauw, 2006; Pérez *et al.*, 2006; Valdivia y Niemeyer, 2006; Li y Huang, 2009; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009). Por ejemplo, Hingston y McQuillan (2000) determinaron la predictibilidad de los síndromes de polinización en diferentes especies de plantas de Tasmania encontrando que, de manera general, los síndromes de polinización no son útiles para predecir los grupos de polinizadores de esas plantas. Entre sus observaciones, ellos encontraron que las plantas ornitófilas y melitófilas sí eran visitadas por esos grupos de polinizadores; sin embargo, las flores con síndromes de falenofilia, miofilia y cantarofilia no fueron visitadas por esos grupos de organismos, por lo que los síndromes de polinización de la flora de Tasmania fueron parcialmente válidos (Hingston y McQuillan, 2000).

Por su parte, Johnson y Steiner (2000) proponen que, para hacer una evaluación certera de la validez de los síndromes de polinización en términos ecológicos, es recomendable realizar correlaciones a gran escala entre múltiples rasgos florales y polinizadores. De esta forma, Ollerton *et al.* (2009) evaluaron los síndromes de polinización en plantas de diversas familias vegetales, tomando 41 caracteres florales de cada especie. Con estos datos hicieron una correlación

Tabla 2. Listado de estudios en los que se ha evaluado la validez de los síndromes de polinización.

Ciclo de vida	Especie vegetal	Diferencia entre polinizador y visitador	Validez	Referencia
Perenne	<i>Asclepias tuberosa</i> L. (Apocynaceae)	No	No se cumple	Fishbein y Venable, 1996
	114 especies de 22 familias de angiospermas	No	Se cumple parcialmente	Hingston y McQuillan, 2000
	<i>Astrocaryum vulgare</i> Mart. (Arecaceae)	No	No se cumple	Consiglio y Bourne, 2001
	<i>Ipomopsis aggregata</i> Grant (Polemoniaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Mayfield <i>et al.</i> , 2001
	2 especies de <i>Burmeistera</i> (Campanulaceae)	Sí	Se cumple	Muchhala, 2003
	3 especies de <i>Protea</i> (Proteaceae)	Sí	Se cumple	Hargreaves <i>et al.</i> , 2004
	49 especies de <i>Penstemon</i> (Scrophulariaceae)	No	Se cumple parcialmente	Wilson <i>et al.</i> , 2004
	<i>Phlox dolichantha</i> Gray, <i>P. superba</i> Brand, <i>P. stansburyi</i> Torr., y <i>P. grayi</i> Wooton y Standl (Polemoniaceae)	Sí	Se cumple	Strakosh y Ferguson, 2005
	<i>Tacca chantrieri</i> André (Taccaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Zhang <i>et al.</i> , 2005
	6 especies de <i>Burmeistera</i> (Campanulaceae)	Sí	Se cumple	Muchhala, 2006
	<i>Pterygodium alatum</i> Sw., <i>P. cafrum</i> (L.) Sw., <i>P. catholicum</i> (L.) Sw, <i>P. volucris</i> Sw., <i>Corycium orobanchoides</i> (L. f.) Sw. y <i>Disperis bolusiana</i> subsp. <i>bolusiana</i> Schltr. (Orchidaceae)	Sí, en 2 especies	Se cumple	Pauw, 2006
	<i>Escallonia myrtoidea</i> Bertero ex DC. (Escalloniaceae)	No	No se cumple	Valdivia y Niemeyer, 2006
	14 especies de <i>Lochroma</i> (Solanaceae)	No	No se cumple	Smith <i>et al.</i> , 2008
	<i>Nelumbo nucifera</i> Gaertn. (Nelumbonaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Li y Huang, 2009
	6 especies de <i>Gesneria</i> , <i>Columnnea quercetii</i> (Gesneriaceae) y 2 especies de <i>Rhytidophyllum</i> (Adoxaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Martén-Rodríguez <i>et al.</i> , 2009
	<i>Dalechampia bidentata</i> Blume (Euphorbiaceae)	Sí	Se cumple	Armbruster <i>et al.</i> , 2011

Tabla 2. Continuación.

Ciclo de vida	Especie vegetal	Diferencia entre polinizador y visitador	Validez	Referencia
Perenne	87 especies de Ericaceae (Styphelioideae)	Sí	Se cumple parcialmente	Johnson, 2013
	<i>Penstemon eatonii</i> A. Gray (Plantaginaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Cane y Dunne, 2014
	<i>Salvia plurispicata</i> Epling y <i>S. elegans</i> Vahl (Lamiaceae)	No	Se cumple parcialmente	Espino-Espino <i>et al.</i> , 2014
	9 especies y 2 subespecies de <i>Calceolaria</i> (Calceolariaceae)	Sí	Se cumple	Murúa y Espíndola, 2014
	<i>Lyonia lucida</i> (Lam.) K. Koch (Ericaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Benning, 2015
	<i>Denmoza rhodacantha</i> (Salm-Dyck) Britton & Rose (Cactaceae)	No	No se cumple	Eggl y Giorgetta, 2015
Anual y perenne	30 especies de 14 familias	No	Se cumple parcialmente	Yumoto, 1986
	482 especies vegetales	Sí	Se cumple parcialmente	Ollerton <i>et al.</i> , 2009
	602 especies de <i>Salvia</i> (Lamiaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Wester y Claßen-Bockhoff, 2011
	124 especies de 34 familias vegetales	Sí	Se cumple	Danieli-Silva <i>et al.</i> , 2012
Anual y bianual	Doce especies de <i>Schizanthus</i> (Solanaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Pérez <i>et al.</i> , 2006
Perenne y bianual	<i>Erysimum mediohispanicum</i> Polatschek (Brassicaceae)	Sí	Se cumple parcialmente	Gómez <i>et al.</i> , 2014
Anual	10 especies de 7 familias	Sí	No se cumple	de los Santos-Gómez, 2017
No especifica	No especifica	Sí	Se cumple	Lázaro <i>et al.</i> , 2008
	No especifica	No especifica	Se cumple parcialmente	Ollerton y Watts, 2000
	29 especies de 15 familias vegetales	Sí	Se cumple parcialmente	Gong y Huang, 2011
	417 especies de 217 géneros y 81 familias	Sí	Se cumple	Ashworth <i>et al.</i> , 2015

entre los caracteres morfológicos de las flores con el número de visitas de distintos grupos de polinizadores, concluyendo que los síndromes de polinización no se cumplen para todas las especies vegetales. Dichos autores argumentan que los resultados que obtuvieron podrían deberse a la variación espacial en los caracteres florales, lo que implica que el síndrome de polinización de una especie dada puede variar entre regiones geográficas. Debido a su aporte metodológico, el trabajo de Ollerton *et al.* (2009) se convirtió en un parteaguas con relación a la evaluación de la validez de los síndromes de polinización.

A partir de la publicación del trabajo de Ollerton *et al.* (2009), diversos autores han evaluado la validez de los síndromes de polinización como predictores de los posibles polinizadores de las plantas (Tabla 2; Armbruster *et al.*, 2011; Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Johnson, 2013; Cane y Dunne, 2014; Espino-Espino *et al.*, 2014; Gómez *et al.*, 2014; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015; Benning, 2015; Eggli y Giorgetta, 2015; de los Santos-Gómez, 2017). En general, estos estudios han encontrado resultados contrastantes. Por un lado, están aquellos en los que se ha corroborado la validez de los síndromes de polinización, especialmente al hacer la diferenciación entre visitantes florales y polinizadores (Armbruster *et al.*, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Cane y Dunne, 2014; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015). Por otro lado, se encuentran los estudios que afirman que los síndromes de polinización no son válidos (Eggli y Giorgetta, 2015; de los Santos-Gómez, 2017), o que sólo se cumplen parcialmente, ya que además de observar a los polinizadores predichos por el síndrome de polinización también se observa a otros grupos de organismos polinizando las plantas estudiadas (Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Johnson, 2013; Espino-Espino *et al.*, 2014; Gómez *et al.*, 2014; Benning, 2015).

En conjunto, el 30.30% (10 de 33 estudios) de los trabajos publicados con relación a esta temática afirma que los síndromes de polinización sí son válidos (Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Strakosh y Ferguson, 2005; Pauw, 2006; Lázaro *et al.*, 2008; Armbruster *et al.*, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015). Por el contrario, 18.19% (6 de 33

estudios) de los trabajos publicados afirma que los síndromes de polinización no son válidos (Fishbein y Venable, 1996; Consiglio y Bourne, 2001; Valdivia y Niemeyer, 2006; Smith *et al.*, 2008; Eggli y Giorgetta, 2015; de los Santos-Gómez, 2017). Por su parte, los trabajos restantes (51.51%, 17 de 33 estudios) concluyen que si bien los síndromes de polinización sí se llegan a cumplir, esto no sucede para todas las especies, ni en todos los lugares (Yumoto, 1986; Hingston y McQuillan, 2000; Ollerton y Watts, 2000; Mayfield *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005; Pérez *et al.*, 2006; Li y Huang, 2009; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009; Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Johnson, 2013; Cane y Dunne, 2014; Espino-Espino *et al.*, 2014; Gómez *et al.*, 2014; Benning, 2015) siendo las especies vegetales con síndromes de polinización por quiropterofilia, melitofilia y ornitofilia en las que generalmente sí se cumplen (Mayfield *et al.*, 2001; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Pauw, 2006; Fumero-Cabán y Meléndez-Ackerman, 2007; Lázaro *et al.*, 2008; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Reynolds *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015).

2.3. Ciclo de vida y validez de los síndromes de polinización

Una de las formas más comunes de clasificar a las plantas es de acuerdo con la duración de su ciclo de vida, es decir, desde la germinación de la semilla hasta la muerte del individuo, atravesando por las fases de crecimiento y reproducción (Terradas, 2001). De acuerdo con esto, de manera general se definen dos grandes grupos de plantas con ciclos de vida contrastantes: anuales y perennes (Terradas, 2001).

Las plantas anuales se caracterizan por completar su ciclo de vida en un periodo máximo de un año, aunque pueden llegar a completarlo en unas cuantas semanas, con un periodo reproductivo más o menos largo que suele observarse hacia el final del ciclo de vida (Terradas, 2001). Una característica de los organismos anuales es que los individuos de una generación no coexisten con los de la siguiente, ya que este tipo de plantas mueren al finalizar la estación de

crecimiento y reproducción (Terradas, 2001). En el caso de las plantas perennes, su longevidad varía desde unos cuantos años hasta siglos (Terradas, 2001). Usualmente, este tipo de plantas invierte los recursos obtenidos en el primer y segundo años de vida en la generación de estructuras vegetativas, de tal forma que la inversión en estructuras reproductivas se ve retrasada (Crawley, 1997).

Sin embargo, estas dos categorías de ciclos de vida no describen todas las posibilidades existentes, puesto que en el reino vegetal se han documentado ciclos de vida con características intermedias (Terradas, 2001). Un ejemplo de ello son las plantas con ciclo de vida anual-perenne, las cuales son perennes ya que mantienen una estructura de perennación (generalmente subterránea) por más de un año, pero suelen confundirse con anuales dado que todas las estructuras aéreas se desarrollan durante periodos relativamente cortos (*i.e.* unos cuantos meses) y mueren tras la reproducción, lo que suele coincidir con la presencia de condiciones ambientales desfavorables (Crawley, 1997).

El ciclo de vida, así como la estacionalidad y las condiciones ambientales específicas experimentadas por las plantas influyen en su esfuerzo reproductivo. De acuerdo con esto, sólo aquellas plantas que tienen suficientes recursos podrán invertir en la producción de estructuras y recompensas atractivas para los polinizadores que son altamente costosas, maximizando así, su éxito reproductivo (Terradas, 2001).

El ciclo de vida de las plantas no ha sido considerado como un factor importante cuando se ha evaluado la validez de los síndromes de polinización. De hecho, de los 33 estudios que existen al respecto, en ninguno se ha hecho un análisis comparando especies con distintos ciclos de vida, e incluso en cuatro de ellos ni siquiera se especifica el ciclo de vida de las especies estudiadas (Ollerton y Watts, 2000; Lazaro *et al.*, 2008; Gong y Huang, 2011; Ashworth *et al.*, 2015). En el resto de los trabajos (29 de 33) sí se especifica el ciclo de vida de las especies estudiadas; sin embargo, la mayoría de ellos emplean plantas con un solo ciclo de vida (69.7%, 23 de 33 estudios publicados; Tabla 2). De estos, el mayor porcentaje se ha realizado con plantas perennes (66.7%, 22 de 33 trabajos publicados, Tabla 2; Fishbein y Venable, 1996; Hingston y McQuillan, 2000;

Consiglio y Bourne, 2001; Mayfield *et al.*, 2001; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2004; Strakosh y Ferguson, 2005; Zhang *et al.*, 2005; Pauw, 2006; Valdivia y Niemeyer, 2006; Smith *et al.*, 2008; Li y Huang, 2009; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011; Johnson, 2013; Cane y Dunne, 2014; Espino-Espino *et al.*, 2014; Murúa y Espíndola, 2014; Benning, 2015; Egli y Giorgetta, 2015). En el 77.27% (17 de 22) de estos estudios se encontró que los síndromes de polinización eran válidos. Por último, sólo existe un trabajo en el que todas las plantas estudiadas presentan el mismo tipo de ciclo de vida, aunque en este caso es anual (de los Santos-Gómez, 2017). En contraste al caso de las plantas perennes, se encontró que los síndromes de polinización no se cumplen para las plantas anuales ya que de acuerdo con sus caracteres florales son generalistas, lo que coincide con la gran diversidad de insectos que visitaron sus flores (de los Santos-Gómez, 2017).

Por otro lado, sólo el 18.1% (6 de 33 estudios publicados) han analizado la validez de los síndromes de polinización en especies vegetales con más de un tipo de ciclo de vida. Cuatro de estos trabajos se realizaron con plantas con ciclos de vida anual y perenne (12.5% de los estudios publicados; Yumoto, 1986; Ollerton *et al.*, 2009; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012), uno con especies con ciclos de vida perenne y bianual (3.12%; Gómez *et al.*, 2014), y otro más con especies anuales y bianuales (3.12%; Pérez *et al.*, 2006). Cabe mencionar que en todos estos estudios se confirmó la validez de los síndromes de polinización para el conjunto de especies estudiadas. Sin embargo, en ninguno de ellos se analiza la validez de los síndromes de polinización por ciclo de vida. Por lo tanto, no se ha establecido una relación entre el ciclo de vida y la validez de los síndromes de polinización.

2.4. Polinizadores efectivos y validez de los síndromes de polinización

Los organismos que visitan las flores se pueden dividir en dos grandes grupos. Por un lado, están aquellos que encuentran en las flores una fuente de alimento, resguardo, camuflaje o un lugar de descanso, pero que no llevan a cabo la deposición de polen debido a que no cuentan con estructuras para realizarla o

porque las que poseen no llegan a contactar los órganos sexuales de la flor (Viejo-Montesinos y Ornos, 1997). Por otra parte, están aquellos organismos conocidos como polinizadores que tienen una relación mutualista con las plantas ya que ambos interactuantes obtienen un beneficio (Viejo-Montesinos y Ornos, 1997). Sin embargo, dentro de este grupo no todos los organismos son igualmente eficientes en la deposición de polen sobre los estigmas.

En este sentido, Stebbins (1970) propuso el principio del “polinizador más efectivo”, el cual hace referencia a los rasgos florales y cómo estos reflejan el acoplamiento a los polinizadores que visitan las flores con mayor frecuencia y efectividad. De esta forma, aunque las flores de una especie dada reciban visitas de diferentes grupos de organismos, los caracteres florales que presentan están asociados a los caracteres morfológicos de los polinizadores más efectivos (Stebbins, 1970). Entonces, el término “polinizador efectivo” hace referencia a los visitantes florales que tienen mayor capacidad para transferir el polen de las anteras al estigma, aumentando así el número de frutos producidos y, por lo tanto, el éxito reproductivo de la planta (Stebbins, 1970; Herrera, 1987; Fishbein y Venable, 1996; Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 2000; Ashworth *et al.*, 2015). En este contexto, la acción de los polinizadores finaliza con la deposición de polen en el estigma, lo que se convierte en el indicador directo medible de su efectividad (Ne'eman *et al.*, 2010).

Existen diversas formas de medir la eficiencia de un polinizador. Entre ellas se pueden mencionar las siguientes: i) la cantidad de polen de la especie vegetal en cuestión sobre el cuerpo del polinizador, ii) la existencia de contacto entre el cuerpo del polinizador y las estructuras reproductivas de la planta, iii) la cantidad de polen depositado en el estigma por el polinizador, iv) la cantidad de polen removido de las anteras por el polinizador, y v) el número de frutos y semillas producidos por un polinizador específico (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Sin embargo, la duración de las visitas, así como la frecuencia y abundancia de los polinizadores también permiten evaluar su efectividad (Ne'eman *et al.*, 2010). Por supuesto, estos métodos no son mutuamente excluyentes, por lo que se puede

usar más de uno simultáneamente para determinar la eficiencia de los polinizadores.

Algunos autores han sugerido que entre los factores más relevantes para determinar la eficiencia de un polinizador se encuentran la identidad de los organismos interactuantes, la cantidad de polen depositado en el estigma por el polinizador y su frecuencia de visitas (Waser y Ollerton, 2006; Ne'eman *et al.*, 2010). En este sentido, la eficiencia de polinización medida como la cantidad de polen depositado sobre el estigma se incrementa conforme lo hace el número de visitas. Por ejemplo, un polinizador con baja deposición de polen por visita puede aumentar su eficiencia al hacer más visitas por flor (*i.e.* actividad a nivel individual) o al incrementar el número de individuos que visitan la misma flor (*i.e.* actividad a nivel poblacional; Ne'eman *et al.*, 2010).

La determinación de los polinizadores efectivos de una especie vegetal es importante cuando se evalúa la validez de los síndromes de polinización ya que, al no hacer la distinción entre visitantes florales y polinizadores efectivos, se podría considerar a una especie vegetal como generalista debido a que se incluye a toda la gama de visitantes florales y no sólo a los polinizadores efectivos (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Sin embargo, no todos los trabajos que han evaluado la validez de los síndromes de polinización han hecho la distinción entre visitantes florales y polinizadores. De 33 trabajos publicados en relación a la validez de los síndromes de polinización, el 69.70% (23) hace la diferenciación entre ambos grupos de organismos (Tabla 2; Mayfield *et al.*, 2001; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Strakosh y Ferguson, 2005; Zhang *et al.*, 2005; Pauw, 2006; Pérez *et al.*, 2006; Lázaro *et al.*, 2008; Li y Huang, 2009; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011; Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Johnson, 2013; Cane y Dunne, 2014; Gómez *et al.*, 2014; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015; Benning, 2015; de los Santos-Gómez, 2017), mientras que el 30.3% (10 de 33) no la hacen (Yumoto, 1986; Fishbein y Venable, 1996; Hingston y McQuillan, 2000; Ollerton y Watts, 2000; Consiglio y Bourne, 2001; Wilson *et al.*, 2004; Valdivia y

Niemeyer, 2006; Smith *et al.*, 2008; Espino-Espino *et al.*, 2014; Egli y Giorgetta, 2015).

La distinción entre visitantes florales y polinizadores parece ser determinante para establecer la validez de los síndromes de polinización. De los estudios que sí hacen dicha distinción, el 43.48% (10 de 23, Tabla 2; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Strakosh y Ferguson, 2005; Pauw, 2006; Lázaro *et al.*, 2008; Armbruster *et al.*, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015) ha confirmado la validez de los síndromes de polinización. Por el contrario, ninguno de los trabajos en los que no se hace una distinción entre visitantes florales y polinizadores confirmó su validez.

Por otro lado, tanto en los estudios en los que se diferencia entre ambos grupos de organismos como en los que no se hace esta distinción, se ha reportado la validez parcial de los síndromes de polinización. Sin embargo, el porcentaje de estudios en que se confirma la validez parcial de los síndromes es mayor en aquellos trabajos en los que se hace la diferenciación entre visitantes florales y polinizadores (52.18%, 12 de 23, Tabla 2; Mayfield *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2005; Pérez *et al.*, 2006; Li y Huang, 2009; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009; Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Johnson, 2013; Cane y Dunne, 2014; Gómez *et al.*, 2014; Benning, 2015) que en los que no la hacen (44.4%, 4 de 9 estudios; Yumoto, 1986; Hingston y McQuillan, 2000; Wilson *et al.*, 2004; Espino-Espino *et al.*, 2014).

Por último, la no validez de los síndromes de polinización también ha sido reportada en un estudio en el que sí se hace la distinción entre polinizadores y visitantes florales (4.34%, Tabla 2; de los Santos-Gómez, 2017). Sin embargo, el porcentaje de estudios en el que se ha documentado que los síndromes de polinización no se cumplen se ha observado que es mucho mayor en aquellos en los que no se hace la distinción entre ambos grupos de organismos, alcanzando el 55.6% (5 de 9 estudios; Fishbein y Venable, 1996; Consiglio y Bourne, 2001; Valdivia y Niemeyer, 2006; Smith *et al.*, 2008; Egli y Giorgetta, 2015), atribuyendo esta falta de validez a la limitada gama de visitantes disponibles para polinizar las especies estudiadas, así como al hecho de que en diversas ocasiones no

coexisten en el mismo espacio y tiempo los organismos que coinciden con el síndrome de polinización presentado por las especies vegetales.

III. Justificación

Los síndromes de polinización se han utilizado como una herramienta para predecir los grupos de polinizadores a partir de los caracteres florales de una especie vegetal dada (Waser *et al.*, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2006). Sin embargo, se ha comprobado que no se cumplen para todas las especies vegetales y que frecuentemente son válidos sólo para aquellas especies con síndromes de ornitofilia y quiropterofilia (Mayfield *et al.*, 2001; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Pauw, 2006; Fumero-Cabán y Meléndez-Ackerman, 2007; Lázaro *et al.*, 2008; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Reynolds *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015). Además, un factor determinante para corroborar la validez de los síndromes de polinización parece ser la diferenciación entre polinizadores efectivos y visitantes florales, ya que cuando se hace dicha diferenciación empleando sólo al subgrupo de organismos polinizadores se ha demostrado la validez de los síndromes de polinización en un alto porcentaje de estudios.

Por otra parte, el esfuerzo reproductivo de las plantas varía, entre otros factores, por su ciclo de vida, ya que especies con ciclos de vida contrastantes difícilmente podrán invertir la misma cantidad de recursos en la producción de estructuras de atracción y recompensas para los polinizadores (Terradas, 2001). Indudablemente, esto podría afectar en el nivel de especificidad existente entre polinizadores y plantas y, consecuentemente, en la validez de los síndromes de polinización. Sin embargo, hasta ahora ninguno de los estudios que evalúan la validez de los síndromes de polinización ha considerado este factor como una variable que pudiese afectar el cumplimiento de los síndromes.

De acuerdo con lo anterior, en el presente estudio se pretende determinar la validez de los síndromes de polinización en especies vegetales con distintos ciclos de vida (anual, perenne y anual-perenne) así como diferenciar entre visitantes

florales y polinizadores efectivos en la Reserva del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México.

IV. Hipótesis

- a) Existen diversos estudios que han evaluado la validez de los síndromes de polinización correlacionando múltiples caracteres florales y sus visitantes florales. Sin embargo, la mayoría de ellos (55.6%) concluyen que los síndromes de polinización no son válidos. Con base en lo anterior, se espera que, al utilizar datos de visitantes florales, los síndromes de polinización no sean válidos.
- b) Las especies vegetales reciben en sus flores a una amplia gama de visitantes florales, de los cuales solo una parte llevan a cabo la polinización. En este último grupo es en el que se enfocan los síndromes de polinización, ya que los polinizadores ejercen presiones selectivas en los caracteres florales de las plantas. Diversos autores han validado los síndromes de polinización empleando para ello sólo a aquellos organismos que llevan a cabo la polinización. Por lo tanto, se espera que al distinguir a los polinizadores eficientes se confirme la validez de los síndromes de polinización.
- c) Hasta el momento no existe algún trabajo que evalúe la validez de los síndromes de polinización considerando el ciclo de vida de las plantas estudiadas. Sin embargo, la mayoría de los trabajos afirman que los síndromes de polinización se cumplen total o parcialmente utilizando plantas anuales y/o perennes (80%). De acuerdo con esto, se espera que los síndromes de polinización sean válidos en mayor medida para plantas con ciclo de vida perenne.

V. Objetivos

El objetivo general de este trabajo es evaluar la validez de los síndromes de polinización en especies con distinto ciclo de vida (*i.e.* anual, perenne y anual-perenne) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México.

Objetivos particulares:

- Determinar la validez de los síndromes de polinización de especies vegetales con distinto ciclo de vida a partir de sus caracteres florales y sus visitantes florales.
- Identificar los polinizadores efectivos de cada especie vegetal.
- Determinar la validez de los síndromes de polinización de especies vegetales con distinto ciclo de vida a partir de sus caracteres florales y sus polinizadores efectivos.

VI. Material y métodos

6.1. Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), localizada entre las coordenadas geográficas 19°18'21" – 19°20'11" Norte y 99°10'15" – 99°12'4" Oeste, al sur de la Ciudad de México (SEREPSA, 2013). Esta Reserva se encuentra dentro del campus de Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional Autónoma de México y tiene una superficie de 237.3 ha aproximadamente (Lot y Cano-Santana, 2009). La REPSA constituye el último relicto del *Senecionetum praecosis*, ecosistema de matorral xerófilo de la cuenca de México dominado por *Senecio praecox* Cav. (Rzedowski, 1954).

La localidad se encuentra a una altitud que va desde los 2,270 hasta los 2,349 msnm (SEREPSA, 2013). El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación media anual es de 833 mm; la época lluviosa se registra de mayo a octubre, mientras que la época seca se presenta de noviembre a abril (Castillo-Argüero *et al.*, 2007; SEREPSA, 2013).

El suelo de la reserva se originó a partir de la erupción del volcán Xitle (Enciso, 1979). Al solidificarse la lava, se originó un sustrato heterogéneo en el que se distinguen grietas, hoyos, hondonadas, planos y promontorios rocosos (Enciso, 1979; Álvarez *et al.*, 1982). El sustrato es rocoso con un espesor que va de los 0.5 a los 10 m (Enciso, 1979). El suelo es arenoso-limoso, moderadamente ácido, con alto contenido de materia orgánica, potasio y calcio, aunque con

nitrógeno y fósforo poco aprovechables. Los suelos son de origen eólico y orgánico, así como de acarreo aluvial (Rzedowski, 1954).

De manera general, la reserva se divide en tres grandes núcleos que cuentan con protección estricta: núcleo poniente, núcleo oriente y núcleo sur-oriente. El presente estudio se desarrolló en la zona núcleo poniente, que es la que cuenta con una mayor extensión (9.09 km²; SEREPSA, 2013; Fig. 1).



Figura 1. Mapa de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Las áreas delimitadas en color rojo representan las zonas núcleo mientras que las delimitadas en azul representan las zonas de amortiguamiento. El área delimitada en color amarillo es la zona núcleo en la que se realizó el presente trabajo. Imagen tomada de SEREPSA (2013).

6.2. Sistema de estudio

En el presente estudio se evaluó la validez de los síndromes de polinización en especies vegetales con tres ciclos de vida distintos: anual, perenne y anual-perenne. Dentro de las especies con ciclo de vida anual se estudió a *Tagetes lunulata* Ortega (Asteraceae), *Cuphea wrightii* A. Gray (Lythraceae) y *Cosmos bipinnatus* Cav. (Asteraceae). En el caso de las especies perennes se empleó a *Verbesina virgata* Cav. (Asteraceae), *Begonia gracilis* Kunth (Begoniaceae) y *Salvia mexicana* L. (Lamiaceae). Por último, dentro de las especies con ciclo de vida anual-perenne se estudió a *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae), *Tigridia pavonia* (L. f.) DC. (Iridaceae) y *Penstemon campanulatus* (Cav.) Willd. (Plantaginaceae) (Fig. 2). A continuación, se incluye una breve descripción de cada una de las especies de estudio.

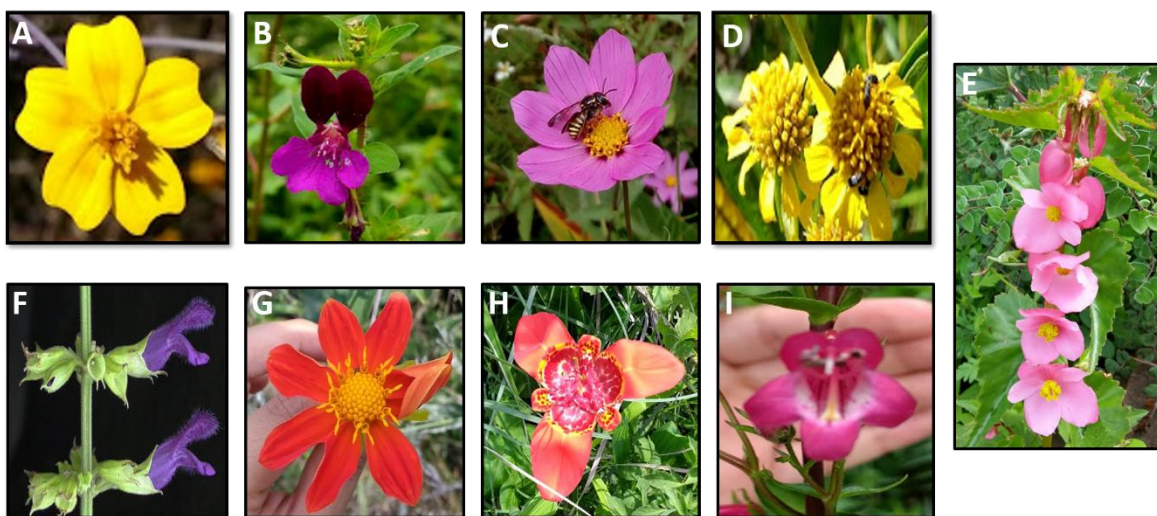


Figura 2. Especies vegetales con distinto ciclo de vida en las que se evaluó la validez de los síndromes de polinización. Especies con ciclo de vida: i) anual: A) *Tagetes lunulata* (Asteraceae), B) *Cuphea wrightii* (Lythraceae) y C) *Cosmos bipinnatus* (Asteraceae); ii) perenne: D) *Verbesina virgata* (Asteraceae), E) *Begonia gracilis* (Begoniaceae) y F) *Salvia mexicana* (Lamiaceae); y iii) anual-perenne: G) *Dahlia coccinea* (Asteraceae), H) *Tigridia pavonia* (Iridaceae) e I) *Penstemon campanulatus* (Plantaginaceae). La fotografía de *S. mexicana* fue tomada de Tenorio-Lezama (2000).

6.2.1. Especies con ciclo de vida anual

Cosmos bipinnatus (Asteraceae) es una hierba anual-perenne, erecta, poco ramificada de 20 cm a 2 m de alto. Sus hojas son bipinnadas, sésiles o con peciolo alado, miden de 3 a 11 cm de largo (incluyendo el peciolo), con el ápice acuminado y endurecido. La inflorescencia es paniculada, con 1 o 2 cabezuelas por pedúnculo. Las cabezuelas en antesis miden de 3 a 8 cm de diámetro (incluyendo las lígulas). Las cabezuelas tienen 8 brácteas involucrales externas, lanceoladas, de 9 a 13 mm de longitud, acuminadas, y brácteas involucrales internas ovado-lanceoladas, de la misma longitud que las externas. Las cabezuelas generalmente tienen 8 flores liguladas, ligulas obovadas, de color rosado, lila, violeta o blanco, de hasta 3 cm de longitud y de 1.8 cm de ancho, con el ápice subtruncado, más o menos dentado. Las cabezuelas producen numerosas flores del disco, de corola amarilla. El fruto es un aquenio, más o menos linear, de aproximadamente 7 mm de longitud y 2 mm de ancho, con un vilano de 1 a 1.5 mm de longitud. La especie está ampliamente distribuida desde el sureste de Arizona hasta los estados de Puebla y Michoacán. Se distribuye en pastizales, matorrales xerófilos y bosques de *Quercus*. Es una maleza ruderal y arvense (Rzedowski y de Rzedowski, 2001).

Cuphea wrightii (Lythraceae) es una planta herbácea anual, de 40 - 60 cm de alto. El tallo es simple o ramificado, con hojas opuestas, cuyas láminas son ovadas a lanceoladas, de 1 a 4 cm de largo y de 0.4 a 2.5 cm de ancho, con ápice agudo o subagudo y borde entero. Se producen de 1 a 2 flores por pedúnculo, las cuales pueden ser interpeciolares o dispuestas en racimos. El tubo calicinal es amarillento o verdoso, con pubescencia hirsuta, morada, poco giboso en la base y con dientes en el borde superior. Las flores presentan 6 pétalos morados, a veces blancos, con (7)11 estambres. Los ovarios contienen de 3 a 6 óvulos. El fruto es una cápsula elipsoide, de 5 a 6 mm de longitud. Las semillas son lenticulares, ovoides a suborbiculares, de 2 a 2.5 mm de longitud. Se distribuye del sur de Arizona a Costa Rica (Rzedowski y de Rzedowski, 2001).

Tagetes lunulata (Asteraceae) es una planta anual, erecta o algo extendida de hasta 80 cm de alto, muy aromática al estrujarse, glabra. Los tallos son más o

menos ramificados, a menudo rojizos o morados con hojas de hasta 8 cm de largo y pinnadas. Cuenta con 9 a 23 foliolos lineares a lanceolados de hasta 2 cm de longitud y frecuentemente de menos de 2.5 mm de ancho, agudos a acuminados en el ápice y profundamente aserrados. Las cabezuelas están sobre pedúnculos de hasta 10 cm de largo, provistos de brácteas pinnadas con los segmentos cerdiformes en el ápice. El involucreo es cilíndrico o angostamente campanulado, de 10 a 14 mm de alto, generalmente con 5 brácteas con los ápices deltoideos, algo cuspidados. Las cabezuelas presentan 5 flores liguladas de color amarillo o anaranjado, con una mácula más oscura en forma de V o de W en la base. En cada cabezuela se producen de 20 a 40 flores del disco, con corola amarilla de 6 a 8 mm de longitud. Los aquenios son lineares de 7 a 9 mm de longitud, finamente puberulentos, con vilano de 1 o 2 escamas aristiformes. Se encuentra en pastizales, matorrales, bosques de *Quercus* y *Juniperus*, preferentemente en condiciones de disturbio, a veces como maleza ruderal. Se distribuye desde el norte de México a Centroamérica y el norte de Sudamérica a una altitud de entre 2250 y 3000 msnm (Rzedowski y de Rzedowski, 2001).

6.2.2. *Especies con ciclo de vida anual-perenne*

Dahlia coccinea (Asteraceae) es una planta herbácea-perenne de 0.4 a 3 m de altura, con raíces tuberosas. Sus hojas son pinnadas a tripinnado-compuestas, con peciolo alado y acanalado, miden de 12 a 35 cm de longitud. Las cabezuelas pueden ser erectas o inclinadas, solitarias o en grupos de 2 o 3. El involucreo es hemisférico, las 5 brácteas externas son ovadas a espatuladas, de 0.6 a 1.5 cm de longitud, mientras que las 8 brácteas internas son elípticas u ovadas, con el ápice agudo, de 1 a 2 cm de longitud. El receptáculo es plano, con páleas de 1 a 1.4 cm de longitud. Las cabezuelas generalmente tienen 8 flores con lígulas ovado-elípticas, amarillas a escarlata-negruzcas, de 1.6 a 4 cm de longitud. Se producen entre 70 y 160 flores del disco en cada cabezuela, corola amarilla, de 0.8 a 1.3 cm de longitud. El fruto es un aquenio, linear-oblancoado a espatulado, de 0.8 a 1.3 cm de longitud y de 0.2 a 0.6 cm de ancho, café-grisáceo a negro, con vilano compuesto por dos rudimentos diminutos y filiformes. La especie se distribuye

ampliamente desde Chihuahua hasta Tamaulipas y Guatemala, en pastizales, matorrales y bosques de *Pinus* y *Quercus*, sobre todo en lugares bien iluminados (Rzedowski y de Rzedowski, 2001).

Penstemon campanulatus (Plantaginaceae) es una hierba con tallos erectos, muy ramificados, glabros o puberulentos, de 0.5 a 1 m de alto. Hojas sésiles, de forma lanceolada o linear, glabras o ligeramente puberulentas, de 3 a 8 cm de longitud, con ápice agudo o acuminado y margen aserrado. La inflorescencia es una panícula terminal. Los sépalos miden de 5 a 10 mm de longitud, son lanceolados, acuminados, enteros y más o menos glandular-puberulentos, en ocasiones teñidos de color púrpura. La corola es ventricosa, de color azul-violeta o morado, en ocasiones con estrías blancas, de 2 a 2.8 cm de longitud, glandular-puberulenta en el exterior, el labio inferior con escasos y cortos pelos de color blanco en el interior. El androceo presenta un estaminodio dilatado distalmente y con pelos de color amarillo en el ápice. El fruto es una cápsula ovoide, glabra, de color café, de 1 a 1.2 cm de longitud. Las semillas son de color café oscuro o negro, de alrededor de 2 mm de longitud. La especie se encuentra ampliamente distribuida desde Sonora hasta Tamaulipas y hacia el sur hasta Guatemala. Se le encuentra en zonas montañosas, en bosques de pino y de encino, en bosques mesófilos, matorrales y pastizales secundarios, a orillas de caminos y en sitios perturbados (Rzedowski y de Rzedowski, 2001).

Tigridia pavonia (Iridaceae) es una planta herbácea de 30 a 150 cm de altura. Sus flores tienen los segmentos del perianto fusionados a manera de copa. Presenta tépalos de color amarillo, púrpura o rojo, con máculas claras o pálidas contrastantes. Tépalos internos con nectarios sobre la superficie adaxial. El fruto es una cápsula trivalvada, subglobosa, que contiene semillas piriformes (Molseed, 1970). La especie está ampliamente distribuida en la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Eje Volcánico Transversal, la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre de Chiapas, usualmente en ambientes arvenses o ruderales (Espejo-Serna y López-Ferrari, 1996).

6.2.3. *Especies con ciclo de vida perenne*

Begonia gracilis (Begoniaceae) es una planta herbácea, caulescente, erecta, carnosojugosa, de hasta 60 cm de alto, comúnmente glabra, con bulbo subterráneo. Su tallo es rojizo, las láminas foliares están insertas por la base, son asimétricas, ovadas a elípticas, de 3 a 12 cm de longitud y de 1 a 7 cm de ancho, con ápice agudo a acuminado. Las flores son solitarias o pareadas, con 2 brácteas opuestas, persistentes, a veces coloreadas. Las flores masculinas tienen 4 tépalos de color rosa, glabros, los dos exteriores ovados a oblongos, aserrados o enteros, de 1 a 2 cm de longitud y ancho, los dos tépalos interiores son obovados, enteros y más pequeños. Las flores femeninas tienen 5 tépalos semejantes a los de las flores masculinas, los dos tépalos exteriores mayores que los tres interiores. El fruto es una cápsula de 1.5 a 2.5 cm de longitud y 1.5 a 3 cm de ancho, triangular, el ala mayor de 1 a 1.5 cm de ancho, es triangular, mientras que las otras dos son más estrechas y redondeadas. Las semillas son diminutas y muy numerosas. La especie se distribuye desde México hasta Guatemala en matorrales, pastizales y bosques, sobre todo en sitios húmedos y sombríos, como entre las rocas (Rzedowski y de Rzedowski, 2001).

Salvia mexicana (Lamiaceae) es una planta perenne, que mide de 0.5 a 3 m de alto. El tallo generalmente tiene pubescencia blanco-tomentosa. Las láminas foliares son ovadas, de 6 a 20 cm de longitud y de 2.5 a 12 cm de ancho, agudas o acuminadas en el ápice. Con brácteas ovadas, de 0.6 a 1.2 cm de longitud y de 3 a 5 mm de ancho, acuminadas, pubescentes en el haz, ciliadas en el margen, deciduas. La corola es azul, de 2.4 a 4.3 cm de longitud y alrededor de 5 mm de ancho, pilosa en general, el labio superior mide de 1.3 a 1.9 cm de longitud, mientras que el inferior mide alrededor de 1.2 cm de longitud y de 1 cm de ancho. La especie se distribuye desde Sinaloa y Chihuahua hasta Veracruz y Oaxaca; se le encuentra en pastizales, bosques de *Quercus* y de *Pinus*, preferentemente en lugares perturbados (Rzedowski y de Rzedowski, 2001).

Verbesina virgata (Asteraceae) es un arbusto de 1 a 2.5 m de alto, erecto, más o menos resinoso con tallos angostamente alados o sin alas. Sus hojas son alternas, casi sésiles o con peciolos de hasta 13 mm de longitud, a veces con

aurículas corchosas en la base y un limbo linear-lanceolado, linear-oblongado u oblongo de 4 a 20 cm de longitud y de 0.5 a 4.5 cm de ancho, el cual es agudo a acuminado en el ápice, subentero a aserrado en el margen, cuneado a redondeado en la base y cortamente estrigoso en ambas caras, a veces lustroso-resinoso en el haz, pinnati-nervado, el retículo y la nervadura media prominentes en el envés. Las cabezuelas están agrupadas en conjuntos corimbiformes terminales densos, sobre pedúnculos de hasta 5 cm de longitud con un involucreo hemisférico y aproximadamente 20 brácteas. El receptáculo es cónico y tiene páleas de 6 a 7 mm de largo, con cúspide encorvada en el ápice. Cuenta con entre 10 y 18 flores liguladas, fértiles con láminas amarillas, oblongas o elípticas, de 4 a 10 mm de largo; las flores del disco son de 30 a 60 con corolas amarillas de 3 a 4 mm de largo y pubescentes. Los aquenios son obovados u oblongos, de 3 a 4 mm de largo, negruzcos, pubérulos o glabros, angosta o anchamente alados. Se le encuentra en matorrales, pastizales y claros en medio de bosques, preferentemente en condiciones de fuerte disturbio. Se distribuye de Zacatecas a Oaxaca, a una altitud de entre 2250 a 3000 msnm (Rzedowski y de Rzedowski, 2001).

6.3. Métodos

6.3.1. *Caracterización del síndrome de polinización*

Para evaluar si la validez de los síndromes de polinización se cumple, durante el periodo de floración de cada especie vegetal (*i.e.* septiembre a noviembre) se realizaron mediciones en campo de las flores de cada especie seleccionada con el fin de caracterizar su síndrome de polinización. Para ello, se tomaron 2 flores por individuo de 10 individuos distintos, para un total de 20 flores por especie. De cada una de las flores se tomaron los siguientes caracteres *in situ*: forma de la corola (abierta, tubular, campana), simetría de la flor (actinomorfa, zigomorfa), diámetro de la corola (Fig. 3a), apertura de la corola (Fig. 3b), longitud del tubo de la corola (Fig. 3c), orientación de la flor con respecto al suelo (horizontal, vertical), posición de las anteras con respecto a la corola (exsertas o no), brillo (opaco, vívido), color (azul, morado, rosa, anaranjado, amarillo, rojo), hora de antesis floral (matutina, 24

horas), arreglo floral (flor solitaria o inflorescencia) y tipo de recompensa floral (néctar, polen) (Tabla 3). La apertura, diámetro y longitud del tubo de la corola se determinaron con un vernier digital.

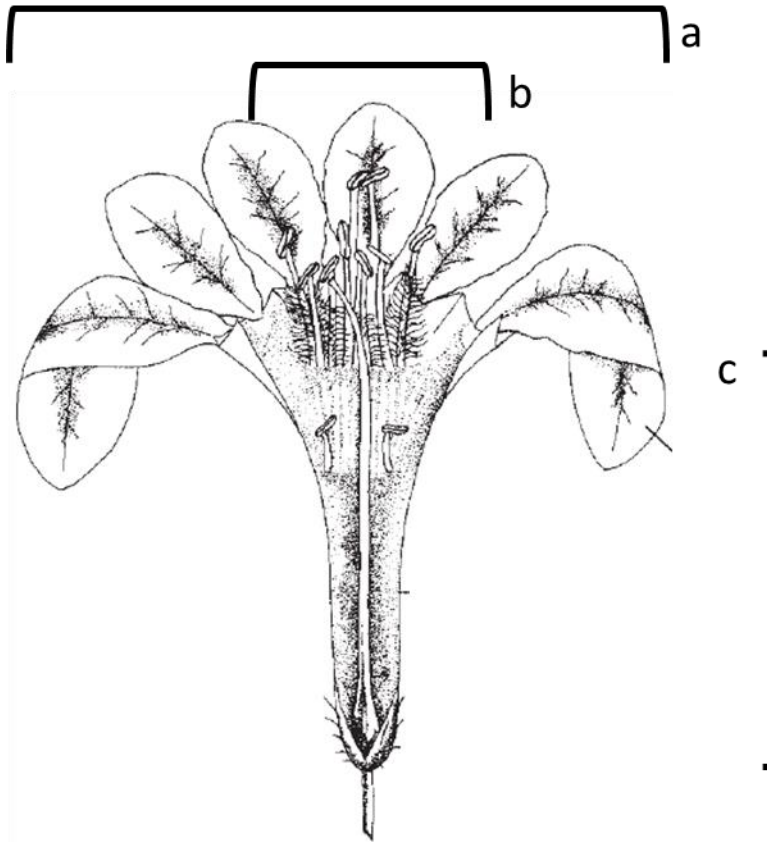


Figura 3. Caracteres florales medidos en las flores de las especies de estudio. (a) diámetro de la corola, (b) apertura de la corola, y (c) longitud del tubo de la corola. Imagen tomada de Spellenberg (2001).

Tabla 3. Categorías y subcategorías de los caracteres florales empleados para caracterizar el síndrome de polinización y evaluar su validez en especies vegetales con diferente ciclo de vida en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Categoría	Subcategoría
Forma	Abierta Tubular Campana
Simetría	Zigomorfa Actinomorfa
Diámetro de la corola*	-----
Apertura de la corola*	-----
Largo del tubo*	-----
Orientación	Horizontal Vertical
Posición de las anteras	Exertas No exertas
Antesis	24 horas Matutina
Brillo	Vívido Opaco
Color	Azul Morado Rosa Rojo Amarillo Anaranjado
Arreglo floral	Solitarias Inflorescencia
Recompensa	Polen Néctar

*Variables continuas determinadas a partir de datos cuantitativos

6.3.2. Visitadores florales y polinizadores efectivos

Para determinar los grupos de visitadores florales, se hicieron muestreos durante el periodo de floración de cada especie vegetal. Para ello, se identificaron dos parches florales por especie, con al menos seis individuos en floración de la especie a observar. Dentro de estos parches, se hicieron observaciones para cada especie vegetal durante el periodo de mayor actividad de los visitadores florales, esto es de 10 a 14 h (Figuroa-Castro, 1997; Figuroa-Castro y Cano-Santana, 2004). Los periodos de observación de visitadores florales en cada parche fueron de 30 min cada hora durante 3 días, para completar un total de 360 minutos por especie. Durante las observaciones, se anotó el grupo taxonómico al que pertenecía cada uno de los organismos que se posaron sobre las flores. Con esta información se hizo una matriz de presencia (1) /ausencia (0) con 7 categorías (aves, escarabajos, moscas, mariposas, abejas, abejorros y avispas).

Para determinar qué grupos de visitadores florales son polinizadores de cada una de las especies vegetales estudiadas, se consideraron dos criterios. El primero de ellos fue que los organismos contactaran las estructuras reproductivas de las especies vegetales cuando visitaban sus flores. Estos organismos fueron colectados con ayuda de redes entomológicas y se sacrificaron *in situ* en cámaras de acetato de etilo. El segundo criterio fue la composición de la carga de polen que cada uno de los organismos colectados portaba. Para ello, se colectaron dos botones florales de diez individuos de cada especie vegetal y se fijaron en una solución de formaldehído: ácido acético glacial: alcohol etílico (FAA). En el laboratorio se realizó el siguiente procedimiento para las muestras de cada especie vegetal. De cada botón floral se tomaron dos anteras y se colocaron en microtubos de 1.5 ml con 500 µl de alcohol absoluto. Las anteras se abrieron con ayuda de una aguja de disección, misma que fue limpiada cuidadosamente entre muestras para evitar su contaminación. Después, los tubos fueron colocados en una microcentrífuga modelo D1008 para que el polen se asentara y se decantó el alcohol. Una vez que se obtuvo el polen de las anteras se sometió a un proceso de acetólisis para limpiarlo de restos de materia orgánica que pudiesen impedir su observación a detalle, facilitando así su identificación. El proceso de acetólisis fue

estandarizado a partir del protocolo propuesto por Erdtman (1986) como se describe a continuación. Cada muestra se suspendió en 500 μ l de ácido acético glacial, se centrifugó a 3000 rpm por 10 min para finalmente decantar el ácido acético glacial. Enseguida, se agregaron 500 μ l de la solución de acetólisis (9:1 ácido acético: ácido sulfúrico) a cada muestra, misma que se agitó en un vórtex durante 2 min, y luego se centrifugó durante 10 min a 3000 rpm para finalmente decantar la solución. Posteriormente, se agregaron 500 μ l de ácido acético glacial a cada muestra, misma que se agitó en el vórtex durante 20 s, se centrifugó 2 min a 3000 rpm y se decantó. Por último, las muestras fueron lavadas cuatro veces con agua destilada, dichos lavados consistieron en agregar 500 μ l de agua destilada a cada muestra, agitarla en un vórtex por 20 s, centrifugarla 2 min a 3000 rpm y decantarla. Finalmente, se elaboraron preparaciones semipermanentes de cada especie vegetal. Para ello, se colocó una gota de cada muestra en un portaobjetos limpio junto con una gota de Hidroxietilcelulosa (HEC), se mezcló y se colocó en una placa calefactora marca SIBRON Thermolyne modelo SP-18425 hasta que se evaporara la gota homogenizada. Enseguida se agregó una gota de resina sintética sobre la muestra en el portaobjetos y se cubrió con el cubreobjetos para meterla en una estufa de calor marca Riossa modelo LC 51 por 4 días con el fin de secarla completamente. Las muestras de polen así procesado constituyen el catálogo de referencia que se empleó para determinar la composición de las cargas polínicas portadas por cada uno de los grupos de organismos colectados y así determinar su eficiencia como polinizadores.

De manera similar, se hicieron preparaciones semipermanentes con HEC para visualizar las cargas de polen de los organismos colectados sobre las flores y establecer su eficiencia como polinizadores. Para evitar subestimar la importancia de cada insecto como polinizador, se estimó la eficiencia de polinización a nivel de morfoespecie, ya que, en un análisis a nivel de grupo, la alta heterogeneidad en la eficiencia de polinización de distintas morfoespecies podría enmascarse dentro de un grupo. Para ello, se tomaron de 1-3 individuos de cada morfoespecie de insecto que contactó las partes reproductivas de cada especie vegetal. El número de individuos empleado en cada caso dependió de su abundancia relativa cuando

visitaban las flores. Cada insecto se colocó en un tubo cónico graduado de vidrio de 15 ml al que se le agregaron 10 ml de alcohol al 96%. Para el caso de las abejas, antes de colocarlas en el tubo, se les retiró el polen de las corbículas con ayuda de unas pinzas entomológicas ya que éste no forma parte de las cargas polínicas disponibles para la reproducción de las plantas. Después, cada tubo se sometió a sonicación en un sonicador Ultrasonic modelo GE130 durante 1 min a un ajuste de potencia de “5” (Buchmann y Shipman, 1990) con el fin de desprender el polen del cuerpo del polinizador sin romperlo o desprender alguna parte de este. Enseguida, se centrifugó el tubo por 10 min a 3000 rpm y se extrajo al organismo con ayuda de unas pinzas entomológicas. Se centrifugó nuevamente la muestra a 3000 rpm durante 10 min y se decantó el alcohol. Una vez hecho esto, los granos de polen extraídos de los cuerpos de cada insecto fueron acetolizados y montados en preparaciones semipermanentes con resina sintética como se describió previamente para el polen de las plantas. De cada organismo se hicieron dos preparaciones. De esta forma, se elaboraron 74 laminillas correspondientes a los polinizadores de las especies vegetales con ciclo de vida anual, 56 para las de ciclo de vida perenne y 45 para las que tienen ciclo de vida anual-perenne, para un total de 175 laminillas.

Posteriormente, cada preparación fue observada en un microscopio óptico marca Nikon modelo Eclipse 50i. En cada preparación se cuantificó lo siguiente: i) el número total de granos de polen que portaba el insecto en cuestión y, ii) el número de granos de polen correspondientes a la especie vegetal sobre la que fue colectado ese insecto. Con estos datos se determinó la proporción de granos de polen que cada insecto cargaba correspondiente a la especie vegetal sobre la que fue colectado. El número de granos de polen de la especie vegetal en que un insecto fue colectado se estableció a partir de la morfología de los granos de polen que portaba cada insecto tomando como referencia el catálogo de granos de polen previamente elaborado.

Con los datos obtenidos se calculó el índice de probabilidad de polinización (PPI, por sus siglas en inglés; Ne'eman *et al.*, 1999) para cada uno de los insectos colectados:

$$PPI = PCP \times PBP$$

donde: PCP= proporción de granos de polen pertenecientes a la especie vegetal en la que se colectó el individuo *i* con respecto al total de granos de polen en las cargas polínicas de ese individuo *i*, y PBP= proporción de individuos de la morfoespecie *j* que transportan granos de polen de una especie vegetal dada. El PPI tiene valores de entre 0 y 1, y refleja la probabilidad de que un visitante floral sea un polinizador eficiente de una especie vegetal en particular. Un PPI cercano a 1 indica que ese organismo tiene una alta probabilidad de ser un polinizador eficiente, mientras que un PPI cercano a 0 hace referencia a un polinizador poco eficiente (Ne'eman *et al.*, 1999; Pinilla-Gallego y Nates-Parra, 2015). A partir del valor de PPI obtenido para cada morfoespecie colectada, se consideró como polinizadores efectivos a todos aquellos organismos con un PPI mayor o igual a 0.5. Con esta información se generó una matriz de presencia (1) /ausencia (0), con tantas categorías como morfoespecies con PPI >0.5 se tuvieron.

Cabe mencionar que las aves de la Familia Trochilidae observadas visitando las flores de *D. coccinea*, *P. campanulatus*, *T. pavonia* y *S. mexicana* no fueron colectadas debido a que de las 12 especies que se han registrado dentro de la reserva, el 50% son consideradas semi-endémicas y raras (Chávez-Castañeda y Gurrola-Hidalgo, 2009), por lo que la captura y manipulación de alguna de estas especies podría ser demasiado estresante, llegando incluso a causarles la muerte. Para poder analizar si las aves eran polinizadores efectivos para estas especies vegetales, solamente se empleó el primer criterio descrito anteriormente. Esto es, la proporción de aves que tocan las estructuras reproductivas con respecto al total de visitantes de la especie vegetal.

6.3.3. Análisis estadísticos

Se aplicó un total de seis análisis estadísticos tomando en cuenta el ciclo de vida, así como las matrices de visitantes y polinizadores efectivos de cada especie vegetal (3 ciclos de vida x 2 tipos visitantes/polinizadores= 6). Para corroborar la validez de los síndromes de polinización, para cada combinación de ciclo de vida -visitador y ciclo de vida - polinizador, se aplicaron seis análisis de componentes

principales (PCA, por sus siglas en inglés) para identificar qué caracteres florales y visitantes/polinizadores están más fuertemente asociados en cada especie vegetal, y si estos coinciden con lo predicho por los síndromes de polinización en cada caso. Para ello, se hizo una matriz de datos con caracteres florales, visitantes florales y otra con caracteres florales y polinizadores. En ambas matrices, los caracteres florales de diámetro, apertura y longitud de la corola fueron cuantitativos. En el caso de la matriz de los datos de visitantes florales y polinizadores se registraron las frecuencias. El resto de los datos de las dos matrices fueron de tipo categórico. Los análisis se realizaron en el programa PAST versión 3.23 (Hammer *et al.*, 2001).

VII. Resultados

7.1. Validez de los síndromes de polinización empleando visitantes florales

7.1.1. Especies vegetales con ciclo de vida anual

Los caracteres florales más importantes para definir el síndrome de polinización de cada una de las especies vegetales con ciclo de vida anual fueron la forma, la simetría, la antesis, el color y la recompensa floral de cada especie (Tabla 4). En *C. wrightii*, la forma tubular de la corola, así como su simetría zigomorfa, antesis de 24 h, el color morado y la presencia de néctar sugieren que esta especie presenta un síndrome de polinización por melitofilia, particularmente por abejorros (Tabla 4). En el caso de *C. bipinnatus*, la corola abierta, actinomorfa, de color morado, con antesis de 24 h y polen como recompensa sugieren que presenta el síndrome de polinización por melitofilia, pero en este caso por abejas (Tabla 4). Por último, *T. lunulata* presenta una corola abierta, actinomorfa, amarilla con marcas de color anaranjado, antesis de 24 h y polen como recompensa, sugiriendo que el síndrome de polinización que exhibe esta especie es por miofilia (Tabla 4).

Tabla 4. Caracteres florales, así como síndrome de polinización inferido a partir de ellos para cada especie vegetal con ciclo de vida anual. *Cosmos bipinnatus* y *T. lunulata* presentan corola abierta por lo que la medida de la longitud de la corola no fue considerada.

Categoría	<i>Cuphea wrightii</i>	<i>Cosmos bipinnatus</i>	<i>Tagetes lunulata</i>
Forma	Tubular	Abierta	Abierta
Simetría	Zigomorfa	Actinomorfa	Actinomorfa
Diámetro de la corola* (\bar{x} mm \pm e.e.)	16.01 \pm 0.67	41.63 \pm 1.41	21.61 \pm 0.63
Apertura de la corola* (\bar{x} mm \pm e.e.)	4.69 \pm 0.26	8.14 \pm 0.28	2.76 \pm 0.10
Longitud del tubo* (\bar{x} mm \pm e.e.)	15.14 \pm 0.27	N/A	N/A
Orientación	Horizontal	Vertical	Vertical
Posición de las anteras	Exertas	Exertas	Exertas
Antesis	24 h	24 h	24 h
Brillo	Vívido	Opaco	Vívido
Color	Morado	Morado	Amarillo/Anaranjado
Arreglo floral	Inflorescencia	Inflorescencia	Inflorescencia
Recompensa	Néctar	Polen	Polen
Síndrome de polinización	Melitofilia	Melitofilia	Miofilia

En conjunto, las flores de las tres especies con ciclo de vida anual fueron visitadas por un total de 431 organismos pertenecientes a siete grupos de visitantes florales (Tabla 5). Sin embargo, individualmente, cada especie fue visitada por cinco grupos (Tabla 5). Las abejas y las mariposas fueron observadas visitando las flores de las tres especies vegetales. Del total de visitantes florales observados, el 70.3% (303 de 431) visitaron las flores de *C. wrightii*. Las abejas fueron los visitantes florales más abundantes de *C. wrightii*, comprendiendo el 92.73% (281) del total de visitas para esa especie. Por su parte, *C. bipinnatus* tuvo el 22.96% (99 de 431) del total de visitas registradas entre las tres especies vegetales. Al igual que para *C. wrightii*, las abejas fueron el visitante floral más abundante (84.84% del total de visitas) para *C. bipinnatus*. Por último, *T. lunulata* fue la especie con ciclo de vida anual que recibió el menor número de visitantes florales (6.72%, 29 de 431).

Tabla 5. Abundancia de distintos grupos de visitantes florales observados sobre las flores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Visitador floral	<i>Cuphea wrightii</i>	<i>Cosmos bipinnatus</i>	<i>Tagetes lunulata</i>	Total
Abeja	281	84	3	368
Abejorro	17	1	0	18
Mosca	2	0	15	17
Ave	2	0	0	2
Mariposa	1	2	9	12
Coleóptero	0	8	1	9
Avispa	0	4	1	5
Total	303	99	29	431

Los resultados del PCA indicaron que el componente 1 explica el 98.6% del patrón observado, mientras que el componente 2 explica solo el 1.3%. Dentro del componente 1, los caracteres asociados positivamente fueron la recompensa, longitud, forma y simetría de la corola, así como las abejas, abejorros y aves como visitantes florales. El carácter asociado negativamente fue la orientación de la flor con respecto al suelo y las mariposas como visitantes. En el caso del componente 2, el brillo, la apertura y el diámetro de la flor, así como los coleópteros se asociaron positivamente, mientras que el color y las moscas se asociaron negativamente (Tabla 6).

Tabla 6. Matriz de valores de los atributos florales y los visitantes florales de tres especies vegetales con ciclo de vida anual.

Carácter	PC 1	PC 2
Diámetro de la corola	-0.4053	0.9028
Apertura de la corola	0.1123	0.9060
Longitud de la corola	0.9555	-0.2675
Forma	0.9599	-0.2701
Simetría	0.9599	-0.2701
Orientación	-0.9599	0.2701
Posición de las anteras	0.0000	0.0000
Antesis	0.0000	0.0000
Brillo	-0.2370	0.9365
Color	-0.6002	-0.5964
Arreglo floral	0.0000	0.0000
Recompensa	0.9599	-0.2701
Abeja	0.9999	0.0031
Abejorro	0.9733	-0.2212
Mosca	-0.6325	-0.7469
Ave	0.9599	-0.2701
Mariposa	-0.7973	-0.5821
Coleóptero	-0.3469	0.9041
Avispa	-0.4635	0.8542

Este análisis no muestra una relación clara entre las especies vegetales, los caracteres florales y los visitantes florales. *Cosmos bipinnatus* muestra una ligera asociación con el diámetro de la corola, ya que se mueve sobre el componente 2, pero no con algún visitador floral. Del mismo modo, se encontró una asociación muy ligera entre *T. lunulata*, el color, la recompensa de las flores, las moscas y las mariposas; siendo las moscas las que se encuentran asociadas al síndrome de polinización de esta especie. Sin embargo, al moverse en mayor medida sobre el componente 2, estas asociaciones son ligeras. Por último, se observa una ligera asociación positiva entre *C. wrightii* y las abejas, lo cual coincide con su síndrome de polinización por melitofilia. Esta especie también presenta una asociación con el brillo de la corola, pero dado que este carácter se mueve en el componente 2 y la especie vegetal en el componente 1, la relación es ligera (Fig. 4).

7.1.2. Especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne

Las características florales que permitieron inferir el síndrome de polinización de las especies con ciclo de vida anual-perenne fueron la forma, la simetría, el tipo de antesis, el color y el tipo de recompensa floral (Tabla 7). En *T. pavonia*, la forma abierta de la corola, la simetría actinomorfa de sus flores, la antesis de 24 h y la presencia de néctar sugieren que presenta un síndrome de polinización por melitofilia. En cuanto a *D. coccinea*, la presencia de una corola abierta, con simetría actinomorfa, de color rojo, amarillo o anaranjado, así como antesis de 24 h y polen como recompensa, sugieren que presenta el síndrome de polinización por melitofilia. Por último, *P. campanulatus* presenta una corola acampanada, con simetría zigomorfa, rosa, antesis de 24 h y néctar como recompensa, sugiriendo que el síndrome de polinización que exhibe esta especie es por ornitofilia

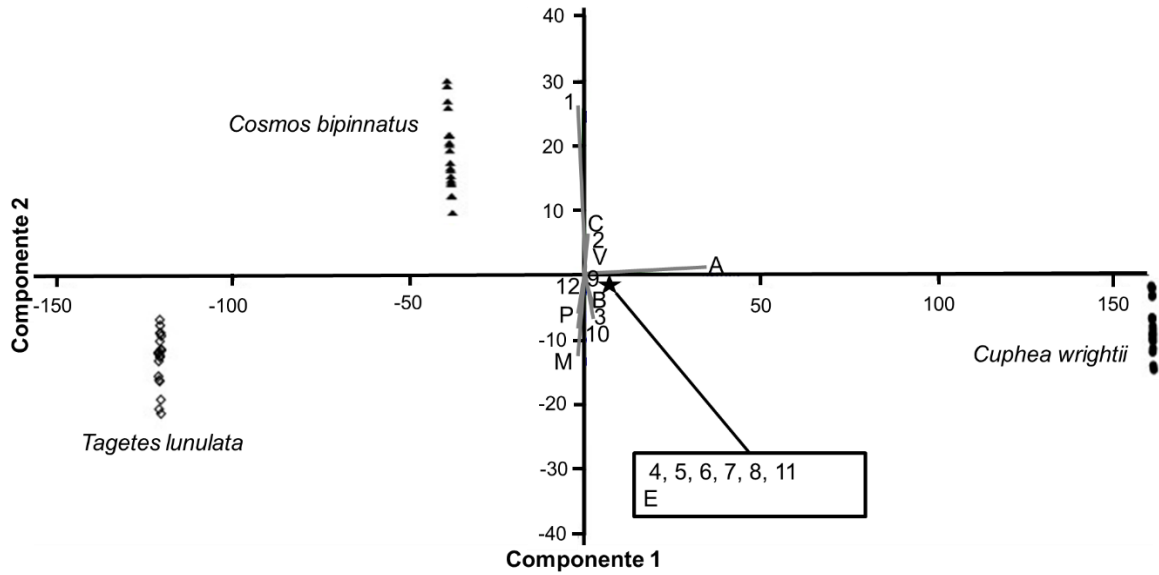


Figura 4. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y visitantes florales de tres especies vegetales con ciclo de vida anual en la REPSA. Los números hacen referencia a caracteres florales: diámetro (1), apertura (2), longitud (3), forma (4), simetría (5) y orientación (6) de la corola; posición de las anteras (7), antesis (8), brillo (9), color (10), arreglo floral (11) y recompensa (12). Las letras hacen referencia a los visitantes florales: abeja (A), abejorro (B), ave (E), avispa (V), coleóptero (C), mariposa (P) y mosca (M). El recuadro comprende seis caracteres florales y un grupo de visitantes florales agrupados en donde indica la estrella.

Tabla 7. Caracteres florales, así como síndrome de polinización inferido a partir de ellos para cada especie vegetal con ciclo de vida anual-perenne. *Tigridia pavonia* y *Dahlia coccinea* presentan corola abierta por lo que la medida de la longitud de la corola no fue considerada.

Categoría	<i>Tigridia pavonia</i>	<i>Dahlia coccinea</i>	<i>Penstemon campanulatus</i>
Forma	Abierta	Abierta	Campanulada
Simetría	Actinomorfa	Actinomorfa	Zigomorfa
Diámetro de la corola* (\bar{x} mm \pm e.e.)	149.59 \pm 2.88	65.63 \pm 2.01	13.35 \pm 0.46
Apertura de la corola* (\bar{x} mm \pm e.e.)	48.13 \pm 6.2	11.32 \pm 0.20	5.01 \pm 0.31
Longitud del tubo* (\bar{x} mm \pm e.e.)	N/A	N/A	27.0 \pm 0.69
Orientación	Vertical	Vertical	Horizontal
Posición de las anteras	Exertas	Exertas	Exertas
Antesis	24 h	24 h	24 h
Brillo	Vívido	Vívido	Vívido
Color	Rojo	Anaranjado, amarillo, rojo	Rosa
Arreglo floral	Solitaria	Inflorescencia	Inflorescencia
Recompensa	Néctar, polen	Polen	Néctar
Síndrome de polinización	Melitofilia	Melitofilia	Ornitofilia

Se observó un total de 485 organismos de siete grupos de visitantes florales sobre las flores de las tres especies con ciclo de vida anual-perenne (Tabla 8). De estos, las aves y las abejas fueron los únicos grupos que se observaron visitando las flores de las tres especies vegetales, siendo las abejas las más abundantes. El 43.3% (210 de 485 individuos) de los visitantes florales observados fue registrado sobre las flores de *T. pavonia*. Por su parte, *D. coccinea* fue visitada por el 51.75% (251 de 485 individuos) del total de visitantes observados. Tanto para *T. pavonia* como para *D. coccinea*, las abejas fueron el grupo de visitantes florales más abundante, comprendiendo 91.4% (192 individuos) y 83.66% (210 individuos) del total de visitas de cada una de esas especies, respectivamente. Por último, *P. campanulatus* fue la especie con el menor número de visitas, contando con solo 2.95% (24 de 485) del total de visitas observadas para el grupo de plantas con ciclo de vida anual-perenne. Las flores de *P. campanulatus* solamente fueron visitadas por dos grupos de organismos, las aves (75%, 18 individuos) y las abejas (25%, 6 individuos), siendo las aves el grupo más abundante.

Los resultados del PCA indicaron que el componente 1 explica el 86.3% del patrón observado, mientras que el componente 2 explica solo el 11.9%. Dentro del componente 1, el carácter floral más importante positivamente fue el diámetro de la corola (0.46), así como las abejas (0.87) como visitantes florales. El carácter más importante negativamente fue la longitud de la corola (-0.12) y las aves como visitantes (-0.01). En el caso del componente 2, el diámetro de la corola (0.77) y las aves (0.06) fueron los más importantes positivamente, mientras que el color (-0.13) y las abejas (-0.45) fueron de mayor importancia en el rango negativo de ese eje (Tabla 9).

El PCA mostró una relación entre especies vegetales, caracteres florales y visitantes florales en dos de las tres especies estudiadas con ciclo de vida anual-perenne. *Penstemon campanulatus* mostró una ligera asociación con la longitud de la corola que se mueve sobre el componente 1, así como con las aves como visitantes sobre el componente 2. Aunque la asociación entre esta especie vegetal y las aves coincide con el síndrome de ornitofilia inferido previamente, el

componente 2 explica muy poco de la varianza observada. Por otra parte, se encontró una asociación entre *D. coccinea* y la forma, simetría y orientación de la corola, así como con la posición de las anteras, la antesis, el brillo y color de la corola y la recompensa de las flores. En cuanto a los visitantes, los abejorros, coleópteros, moscas, mariposas y avispas se encuentran asociados a esta especie; sin embargo, al moverse en mayor medida sobre el componente 2, estas asociaciones son ligeras. Las abejas fueron el único grupo de visitantes florales fuertemente asociados a *D. coccinea*, lo que coincide con el síndrome por melitofilia inferido para esta especie. Por último, se observó una ligera asociación entre *T. pavonia* y el diámetro y la apertura de la corola, que se mueven sobre el componente 2; sin embargo, no se observó alguna asociación entre esta especie y los grupos de visitantes florales (Fig. 5).

Tabla 8. Abundancia de distintos grupos de visitantes florales observados sobre las flores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Visitador floral	<i>Tigridia pavonia</i>	<i>Dahlia coccinea</i>	<i>Penstemon campanulatus</i>	Total
Abeja	192	210	6	408
Abejorro	0	9	0	9
Mosca	1	1	0	2
Ave	7	2	18	27
Mariposa	1	8	0	9
Coleóptero	9	18	0	27
Avispa	0	3	0	3
Total	210	251	24	485

Tabla 9. Matriz de valores de los atributos florales y los visitantes florales de tres especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne.

Columna1	PC 1	PC 2
Diámetro de la corola	0.4604	0.7666
Apertura de la corola	0.1285	0.4032
Longitud de la corola	-0.1211	0.0370
Forma	-0.0045	0.0014
Simetría	-0.0045	0.0014
Orientación	0.0045	-0.0014
Posición de las anteras	3.75×10^{-45}	-5.34×10^{-41}
Antesis	0.0000	0.0000
Brillo	0.0000	0.0000
Color	0.0164	-0.1276
Arreglo	-0.0027	-0.0095
Recompensa	-0.0018	0.0109
Abeja	0.8675	-0.4473
Abejorro	0.0165	-0.0978
Mosca	0.0045	-0.0014
Ave	-0.0137	0.0557
Mariposa	0.0173	-0.0774
Coleóptero	0.0569	-0.1099
Avispa	0.0055	-0.0326

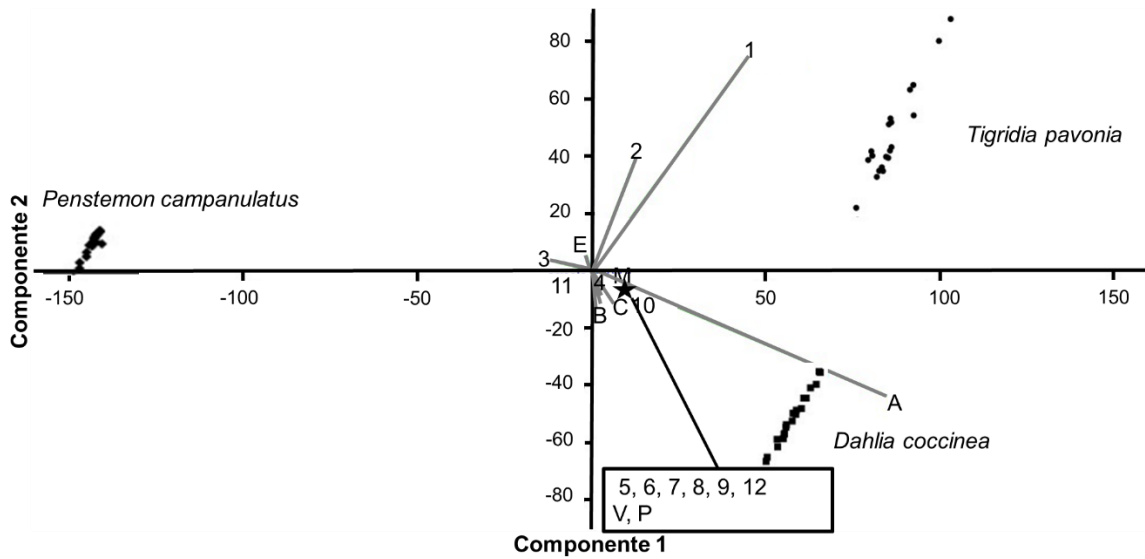


Figura 5. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y visitantes de tres especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne en la REPSA. Los números hacen referencia a caracteres florales: diámetro (1), apertura (2), longitud (3), forma (4), simetría (5) y orientación (6) de la corola, posición de las anteras (7), antesis (8), brillo (9), color (10), arreglo floral (11) y recompensa (12). Las letras hacen referencia a los grupos de visitantes florales: abeja (A), abejorro (B), ave (E), avispa (V), coleóptero (C), mariposa (P) y mosca (M). En el recuadro se muestran seis caracteres florales y dos grupos de visitantes florales que están ubicados donde indica la estrella dentro del espacio bidimensional.

7.1.3. Especies vegetales con ciclo de vida perenne

Los caracteres florales más importantes para caracterizar los síndromes de polinización de las especies vegetales con ciclo de vida perenne fueron la forma, la simetría, la antesis, el color y la recompensa floral (Tabla 10). De acuerdo con estos caracteres florales, la corola tubular, la simetría zigomorfa, antesis de 24 h, el color morado y la presencia de néctar en *S. mexicana* sugieren que esta especie presenta un síndrome de polinización por melitofilia (Tabla 10). En *B. gracilis*, la presencia de una corola abierta, actinomorfa, así como una antesis de 24 h y polen como recompensa, también sugieren un síndrome de polinización por

melitofilia (Tabla 11). Por último, se infiere que *V. virgata* presenta miofilia como síndrome de polinización a partir de los caracteres corola abierta, actinomorfa, amarilla, antesis de 24 h y polen como recompensa (Tabla 10).

Se registró un total de 242 insectos pertenecientes a siete grupos distintos visitando las flores de las especies vegetales con ciclo de vida perenne (Tabla 11). De estos, solo las abejas y las moscas fueron visitantes comunes a las flores de las tres especies vegetales. Esos dos grupos de visitantes florales también fueron los más abundantes. Del total de organismos observados visitando las flores de las plantas perennes, el 48.76% (118 de 242) fueron registrados sobre las flores de *Salvia mexicana*. Por su parte, *B. gracilis* fue visitada por sólo el 5.78% (14 de 242 individuos) del total de los visitantes florales registrado para las tres especies. Por último, *V. virgata* tuvo el 45.45% (110 de 242) del total de visitas para el grupo de plantas con ciclo de vida perenne. Las abejas fueron el grupo de visitantes florales más abundante para las tres especies, constituyendo 78.81% (93 de 118 individuos), 57.14% (8 de 14 visitantes florales) y 58.18% (64 de 110 individuos) del total de las visitas registradas para *S. mexicana*, *B. gracilis* y *V. virgata*, respectivamente.

Tabla 10. Caracteres florales, así como el síndrome de polinización inferido a partir de ellos para cada una de las especies vegetales con ciclo de vida perenne. *Begonia gracilis* y *Verbesina virgata* no presentan corola tubular, por lo que el caracter longitud de la corola no fue considerado.

Categoría	<i>Salvia mexicana</i>	<i>Begonia gracilis</i>	<i>Verbesina virgata</i>
Forma	Tubular	Abierta	Abierta
Simetría	Zigomorfa	Zigomorfa	Actinomorfa
Diámetro de la corola* (mm) (promedio ± e.e.)	7.19 ± 0.6	25.04 ± 0.95	24.14 ± 0.75
Apertura de la corola*(mm) (promedio ± e.e.)	1.87 ± 0.16	2.73 ± 0.17	8.99 ± 0.26
Longitud del tubo de la corola*(mm) (promedio ± e.e.)	29.04 ± 2.26	N/A	N/A
Orientación floral	Horizontal	Horizontal	Vertical
Posición de las anteras	Exertas	No exertas	No exertas
Antesis	24 h	24 h	24 h
Brillo	Vívido	Opaco	Vívido
Color	Azul	Rosa	Amarillo
Arreglo floral	Inflorescencia	Inflorescencia	Inflorescencia
Recompensa	Néctar	Polen	Polen
Síndrome de polinización	Melitofilia	Melitofilia	Miofilia

Tabla 11. Abundancia de distintos grupos de visitantes florales observados sobre las flores de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Visitador floral	<i>Salvia mexicana</i>	<i>Begonia gracilis</i>	<i>Verbesina virgata</i>	Total
Abeja	93	8	64	165
Abejorro	9	3	0	12
Mosca	5	2	16	23
Ave	8	0	0	8
Mariposa	3	0	13	16
Coleóptero	0	1	16	17
Avispa	0	0	1	1
Total	118	14	110	242

Los resultados del PCA indicaron que el componente 1 explica el 83.9% del patrón observado, mientras que el componente 2 explica solo el 14.2%. Dentro del componente 1, el caracter que mejor explica la varianza positivamente fue la longitud de la corola (0.3), así como las abejas (0.93) como visitantes florales. El diámetro de la corola (-0.18) fue el caracter que mejor explica la varianza negativa en ese eje. Ningún grupo de visitantes florales contribuyó a explicar la varianza negativa en el componente 1. En el caso del componente 2, el diámetro de la corola (0.29) y los coleópteros (0.46) fueron los que mejor explicaron la varianza positiva, mientras que la longitud de la corola (-0.56) y los abejorros (-0.19) explicaron la negativa (Tabla 12).

Tabla 12. Matriz de valores de los atributos florales y los visitantes florales de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne.

Columna1	PC 1	PC 2
Diámetro de la corola	-0.1842	0.2868
Apertura de la corola	-0.0020	0.2016
Longitud de la corola	0.3024	-0.5616
Forma	0.0102	-0.0167
Simetría	-0.0011	-0.0295
Orientación	0.0011	0.0295
Posición de las anteras	0.0102	-0.0167
Antesis	0.0000	0.0000
Brillo	-0.0113	-0.0127
Color	0.0215	-0.0040
Arreglo	0.0000	0.0000
Recompensa	0.0102	-0.0167
Abeja	0.9272	0.2271
Abejorro	0.0577	-0.1889
Mosca	0.0461	0.3624
Ave	0.0814	-0.1340
Mariposa	0.0450	0.3330
Coleóptero	0.0065	0.4589
Avispa	0.0011	0.0295

Este análisis mostró una relación entre especies vegetales, caracteres florales y visitantes florales solamente en una de las tres especies con ciclo de vida perenne. Este fue el caso de *S. mexicana*, la cual mostró una ligera asociación con la forma de la corola, la orientación, la antesis, el color, el arreglo floral y la recompensa que se mueven principalmente sobre el componente 2 al igual que las aves y los abejorros. Sin embargo, la asociación más evidente que presentó esta especie fue con las abejas, que se mueven sobre el componente 1, que es el que explica la mayor parte de la varianza observada. La asociación entre *S. mexicana* y las abejas coincide con el síndrome de melitofilia inferido para esta

especie vegetal. *Begonia gracilis* no mostró una relación clara ni con caracteres florales ni con visitantes florales. Por su parte, *V. virgata* mostró una asociación con coleópteros, mariposas y moscas como visitantes florales, lo que coinciden con el síndrome de miofilia; sin embargo, no se encontró ninguna asociación entre esta especie vegetal y los caracteres florales (Fig. 6).

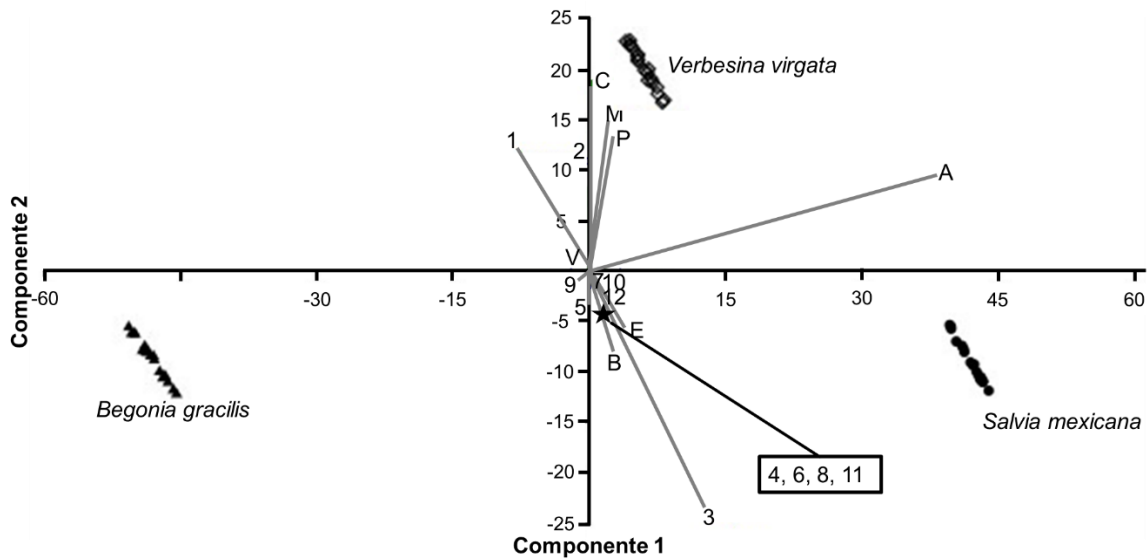


Figura 6. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y visitantes florales de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne en la REPSA. Los números hacen referencia a caracteres florales: diámetro (1), apertura (2), longitud (3), forma (4), simetría (5) y orientación (6) de la corola; posición de las anteras (7), antesis (8), brillo (9), color (10), arreglo floral (11) y recompensa (12). Las letras hacen referencia a los grupos de visitantes florales: abeja (A), abejorro (B), ave (E), avispa (V), coleóptero (C), mariposa (P) y mosca (M). El recuadro muestra cuatro caracteres florales que se encuentran ubicados donde indica la estrella dentro del espacio bidimensional.

7.2. Validez de los síndromes de polinización empleando polinizadores

7.2.1. *Especies vegetales con ciclo de vida anual*

De los cinco grupos de visitantes florales, seis morfotipos distintos de los órdenes Apodiformes (1 morfotipo), Diptera (1), Hymenoptera (3) y Lepidoptera (1) contactaron las estructuras reproductivas en las flores de *C. wrightii*. Sin embargo, de estos seis morfotipos sólo *Apis mellifera* (Hymenoptera) tuvo un índice de probabilidad de polinización mayor a 0.5, por lo que fue considerado como el polinizador efectivo de esta especie vegetal (Tablas 13, 14).

Por su parte, de los cinco grupos de visitantes florales registrados sobre las flores de *C. bipinnatus*, dos morfotipos del Orden Coleoptera y cinco del Orden Hymenoptera contactaron sus estructuras reproductivas. De estos, solamente el morfotipo 3 de Hymenoptera tuvo un $PPI > 0.5$, por lo que es considerado como el polinizador efectivo de esta especie vegetal (Tablas 13, 14).

Por último, de los cinco grupos de visitantes florales observados sobre las flores de *T. lunulata*, nueve morfotipos pertenecientes a Coleoptera (1 morfotipo), Diptera (2), Hymenoptera (3) y Lepidoptera (3) contactaron sus estructuras reproductivas. De estos nueve morfotipos, el único coleóptero, el morfotipo 1 de Diptera e Hymenoptera y *A. mellifera* resultaron ser polinizadores efectivos de *T. lunulata*, ya que todos tuvieron un PPI por arriba de 0.6 (Tabla 13, 14).

Tabla 13. Índice de probabilidad de polinización (PPI) de tres especies con ciclo de vida anual en la REPSA. Se reporta el orden y morfotipo de cada visitador, la proporción de granos de polen pertenecientes a la especie vegetal con respecto a la carga polínica total (PCP), así como la proporción de individuos de cada morfotipo que transporta polen de la especie vegetal en la que fueron colectados (PBP). Los valores de PPI en negritas indican los morfotipos que son polinizadores efectivos de cada especie vegetal.

Especie	Orden	Morfotipo	PCP	PBP	PPI
<i>Cuphea wrightii</i>	Apodiformes ¹	Trochilidae	1	0.07	0.07 ± 0
	Diptera	Morfotipo 1	0.4	1	0.4 ± 0
		<i>Apis mellifera</i>	0.84	1	0.84 ± 0.04
	Hymenoptera	Morfotipo 1	0.47	1	0.47 ± 0.08
		Morfotipo 2	0.25	1	0.25 ± 0
<i>Cosmos bipinnatus</i>	Lepidoptera	Morfotipo 1	0.0	0	0.0 ± 0
	Coleoptera	Morfotipo 1	0.06	1	0.06 ± 0
		Morfotipo 2	0.38	0.66	0.25 ± 0.19
		<i>Apis mellifera</i>	0.21	1	0.21 ± 0.07
		Morfotipo 1	0.23	1	0.23 ± 0
	Hymenoptera	Morfotipo 2	0.04	1	0.04 ± 0
		Morfotipo 3	0.77	1	0.77 ± 0.04
	Morfotipo 4	0.24	1	0.24 ± 0	
<i>Tagetes lunulata</i>	Coleoptera	Morfotipo 1	0.76	1	0.76 ± 0
	Diptera	Morfotipo 1	0.64	1	0.64 ± 0.08
		Morfotipo 2	0.0	0	0.0 ± 0
		<i>Apis mellifera</i>	0.83	1	0.83 ± 0
	Hymenoptera	Morfotipo 1	0.89	1	0.89 ± 0
		Morfotipo 2	0.56	0.66	0.36 ± 0.28
		Morfotipo 1	0.33	1	0.33 ± 0
Lepidoptera	Morfotipo 2	0.0	0	0.0 ± 0	
	Morfotipo 3	0.2	1	0.0 ± 0	

¹El PPI se estimó a partir del número de individuos que contactaron las estructuras reproductivas respecto al número total de visitantes florales.

Por lo tanto, de los veinte morfotipos pertenecientes a cinco grupos de organismos que visitaron las flores de las tres especies con ciclo de vida anual en conjunto, sólo cinco resultaron ser polinizadores efectivos: *Apis mellifera*, dos morfotipos de abejas, un coleóptero y una mosca (Tabla 14).

Tabla 14. Visitadores florales (V) y polinizadores (P) de tres especies de plantas con ciclo de vida anual. Se consideró como polinizadores efectivos a aquellos grupos de animales que tuvieron un PPI ≥ 0.5 .

Grupo de organismos	<i>Cuphea wrightii</i>		<i>Cosmos bipinnatus</i>		<i>Tagetes lunulata</i>	
	V	P	V	P	V	P
<i>Apis mellifera</i>	X	X	X		X	X
Otras abejas	X		X	X	X	X
Abejorros	X		X			
Avispas			X		X	
Aves ¹	X					
Coleópteros			X		X	X
Mariposas	X		X		X	X
Moscas	X				X	X

Los resultados del PCA indicaron que el componente 1 explica el 82.6% del patrón observado, mientras que el componente 2 explica el 16.5%. Dentro del componente 1, el carácter que explica mayormente la varianza positiva fue el diámetro de la corola (0.89), y *A. mellifera* como polinizador, aunque éste tuvo un valor más bien bajo (0.08). En ese mismo componente, el carácter que explica en mayor proporción la varianza negativa fue la longitud de la corola (-0.42), así como las abejas como polinizadores (-0.09). En el caso del componente 2, la longitud de la corola (0.81) y las abejas y coleópteros como polinizadores (0.08 en cada caso)

se asociaron positivamente; mientras que el color de la corola (-0.13), así como *A. mellifera* y moscas (-0.23 en cada caso) se asociaron negativamente (Tabla 15).

Tabla 15. Matriz de valores de los atributos florales y polinizadores de tres especies con ciclo de vida anual.

Atributo floral/ grupo de polinizador	PC 1	PC 2
Diámetro de la corola	0.8902	0.3766
Apertura de la corola	0.1259	0.2454
Longitud de la corola	-0.4163	0.8080
Forma	-0.0275	0.0524
Simetría	-0.0275	0.0524
Orientación	0.0275	-0.0524
Posición de las anteras	0.0000	0.0000
Antesis	0.0000	0.0000
Brillo	0.0321	0.0228
Color	0.0229	-0.1276
Arreglo	0.0000	0.0000
Recompensa	-0.0275	0.0524
<i>Apis mellifera</i>	0.0779	-0.2324
Abeja	-0.0870	0.0820
Mosca	-0.0137	-0.2255
Coleópteros	-0.0046	-0.0752

El PCA mostró una asociación entre especies vegetales, caracteres florales y grupos de polinizadores en dos de las tres especies con ciclo de vida anual estudiadas. *Cosmos bipinnatus* mostró una asociación con el diámetro y la apertura de la flor, así como con el brillo de la corola, pero no se asoció con algún grupo de polinizadores. Por otro lado, se encontró una ligera asociación entre *C. wrightii*, la longitud y forma de la corola y *A. mellifera* como polinizador. Esta asociación coincide con el síndrome de polinización por melitofilia inferido para esta especie vegetal. Por último, *T. lunulata* mostró una ligera asociación con la

recompensa floral, el color y moscas y coleópteros como polinizadores; sin embargo, al moverse sobre el componente 2 del PCA, es poco lo que explica de la varianza observada. Aún así, la asociación entre *T. lunulata* y las moscas como polinizadores coincide con el síndrome de polinización por miofilia inferido para esta especie vegetal (Fig. 7).

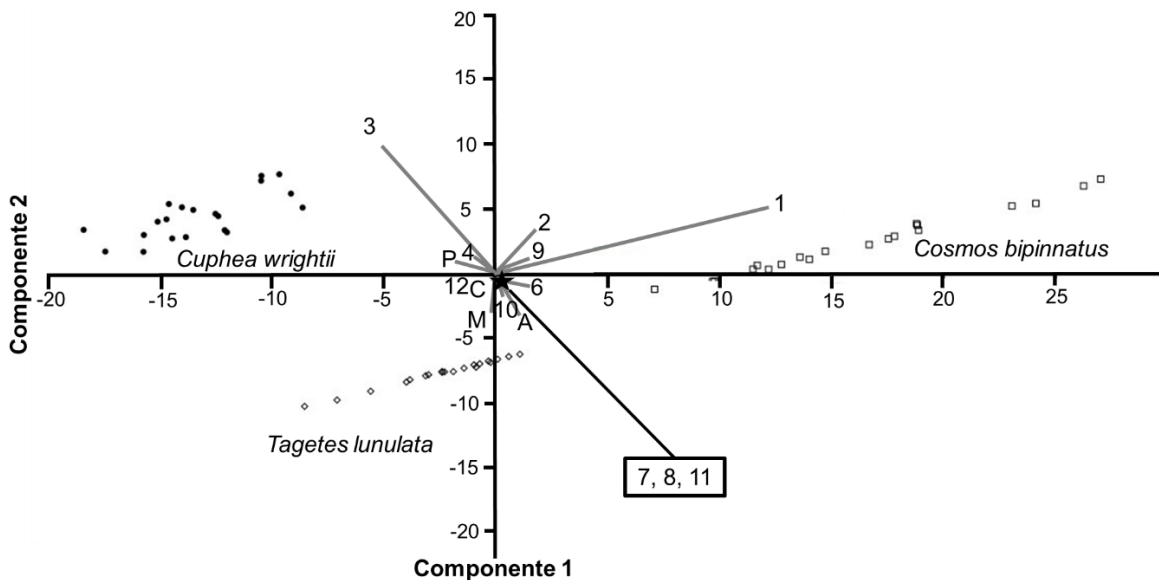


Figura 7. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y polinizadores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual en la REPSA. Los números hacen referencia a caracteres florales: diámetro (1), apertura (2), longitud (3), forma (4), simetría (5) y orientación (6) de la corola; posición de las anteras (7), antesis (8), brillo (9), color (10), arreglo floral (11) y recompensa (12). Las letras hacen referencia a los visitantes florales: *Apis mellifera* (P), abeja (A), coleóptero (C) y mosca (M). El recuadro comprende tres caracteres florales en donde indica la estrella.

7.2.2. Especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne

De los siete grupos de visitantes florales observados sobre las flores de *D. coccinea*, seis morfotipos pertenecientes a los órdenes Apodiformes (1 morfotipo), Coleoptera (2), Diptera (1) e Hymenoptera (2) contactaron sus estructuras reproductivas. Sin embargo, sólo *Apis mellifera* (Hymenoptera) tuvo un PPI > 0.5, por lo que se considera el polinizador efectivo de esta especie vegetal (Tablas 16, 17).

Por su parte, cuatro morfotipos pertenecientes a los dos grupos de visitantes florales (1 Apodiformes, 3 Hymenoptera) observados sobre las flores de *P. campanulatus* contactaron sus estructuras reproductivas. De estos, los únicos que tuvieron un PPI > 0.5 fueron *Apis mellifera*, el morfotipo 2 de Hymenoptera y el único morfotipo de Apodiformes, por lo que se considera que son sus polinizadores efectivos (Tablas 16, 17).

Por último, de los cinco grupos de visitantes florales observados sobre *T. pavonia*, solamente dos morfotipos de los órdenes Diptera e Hymenoptera (un morfotipo en cada caso), contactaron sus estructuras reproductivas. Sin embargo, solo el díptero fue su polinizador efectivo, ya que tuvo un PPI de 0.7 (Tablas 16, 17).

Tabla 16. Índice de probabilidad de polinización (PPI) de tres especies con ciclo de vida anual-perenne en la REPSA. Se reporta el orden y el morfotipo de cada visitador, la proporción de granos de polen pertenecientes a la especie vegetal con respecto a la carga polínica total (PCP), así como la proporción de individuos de cada morfotipo que transporta polen de la especie vegetal en la que fueron colectados (PBP). Los valores en negritas indican los morfotipos que son polinizadores efectivos de cada especie vegetal.

Especie	Orden	Morfotipo	PCP	PBP	PPI
<i>Dahlia coccinea</i>	Apodiformes ¹	Trochilidae	1	0.05	0.05 ± 0
	Coleoptera	Morfotipo 1	0.31	1	0.31 ± 0.13
		Morfotipo 2	0.07	1	0.07 ± 0.01
	Diptera	Morfotipo 1	0	0	0 ± 0
	Hymenoptera	<i>Apis mellifera</i>	0.93	1	0.93 ± 0.03
Morfotipo 1		0.32	1	0.32 ± 0.09	
<i>Penstemon campanulatus</i>	Apodiformes ¹	Trochilidae	1	0.75	0.75 ± 0
	Hymenoptera	<i>Apis mellifera</i>	0.65	1	0.65 ± 0.16
		Morfotipo 1	0.42	1	0.42 ± 0
<i>Tigridia pavonia</i>	Diptera	Morfotipo 2	0.68	1	0.68 ± 0
		Morfotipo 1	0.76	1	0.76 ± 0
	Hymenoptera	<i>Apis mellifera</i>	0.47	1	0.47 ± 0.21

¹El PPI se estimó a partir del número de individuos que contactaron las estructuras reproductivas respecto al número total de visitadores florales.

Por lo tanto, de los trece morfotipos pertenecientes a siete grupos de organismos que visitaron las flores de las tres especies con ciclo de vida anual-perenne, sólo cuatro resultaron ser polinizadores efectivos: *Apis mellifera*, y un morfotipo de abejas, de aves y de moscas (Tablas 16, 17).

Tabla 17. Visitadores florales (V) y polinizadores efectivos (P) de tres especies de plantas con ciclo de vida anual-perenne. Se consideró como polinizadores efectivos a aquellos grupos de animales que tuvieron un PPI ≥ 0.5 .

Grupo de organismos	<i>Dahlia coccinea</i>		<i>Penstemon campanulatus</i>		<i>Tigridia pavonia</i>	
	V	P	V	P	V	P
<i>Apis mellifera</i>	X	X	X	X	X	
Otras abejas	X		X	X	X	
Abejorros	X					
Avispas	X					
Aves ¹	X		X	X	X	
Coleópteros	X				X	
Mariposas	X				X	
Moscas	X				X	X

¹La eficiencia de polinización se estimó a partir del número de individuos que contactaron las estructuras reproductivas respecto al número total de visitantes florales.

Los resultados del PCA indicaron que el componente 1 explica el 88.7% del patrón observado, mientras que el componente 2 explica solo el 7.3%. Dentro del componente 1, el carácter que más explica la varianza en el rango positivo del eje fue el diámetro de la corola (0.93), así como las moscas como polinizadores, aunque con un valor muy bajo (0.007). En este mismo componente, el carácter que mayormente explica la varianza en el rango negativo del eje fue la longitud de la corola (-0.16) y las aves como polinizadores (-0.11). En el caso del componente 2, la apertura de la corola (0.76) y las aves como polinizadores (0.23) se asociaron positivamente mientras que el diámetro de la corola (-0.2) y *Apis mellifera* como polinizador (-0.45) se asociaron negativamente (Tabla 18).

Tabla 18. Matriz de valores de los atributos florales y los polinizadores de tres especies con ciclo de vida anual-perenne.

Atributo floral/ grupo de polinizador	PC 1	PC 2
Diámetro de la corola	0.9262	-0.2022
Apertura de la corola	0.3167	0.7635
Longitud de la corola	-0.1622	0.3459
Forma	-0.0060	0.0127
Simetría	-0.0060	0.0127
Orientación	0.0060	-0.0127
Posición de las anteras	0.0000	0.0000
Antesis	0.0000	0.0000
Brillo	0.0000	0.0000
Color	-0.0087	-0.0347
Arreglo	-0.0071	-0.0063
Recompensa	0.0011	0.0190
<i>Apis mellifera</i>	-0.0586	-0.4492
Abeja	-0.0120	0.0253
Mosca	0.0071	0.0063
Ave	-0.1081	0.2280

Este análisis mostró una asociación entre especies vegetales, caracteres florales y grupos de polinizadores en dos de las tres especies vegetales estudiadas. *Dahlia coccinea* mostró una asociación con la forma, simetría, orientación, posición de las anteras, antesis, brillo y color, así como con las moscas y *A. mellifera*. Sin embargo, al moverse sobre el componente 2 del PCA, es poco lo que representa de la varianza observada. Aún así, la asociación entre esta especie vegetal y *A. mellifera* como polinizador coincide con el síndrome de polinización inferido para esta especie que es por melitofilia. Por otro lado, se encontró una ligera asociación entre *P. campanulatus*, la longitud de la corola, así

como aves y abejas como polinizadores. Esta asociación coincide con el síndrome de polinización por ornitofilia inferido para esta especie vegetal.

Por último, en el espacio bidimensional se observan dos grupos de individuos de *T. pavonia*. Cada grupo se encuentra asociado con distintos caracteres florales. En el grupo ubicado en la región superior derecha del espacio bidimensional, se observa una ligera asociación con el carácter floral apertura de la corola; mientras que para el grupo ubicado en la región inferior derecha del espacio bidimensional se observa una asociación más fuerte con el carácter floral diámetro de la flor. En ninguno de los casos se observa la asociación con algún polinizador (Fig. 8).

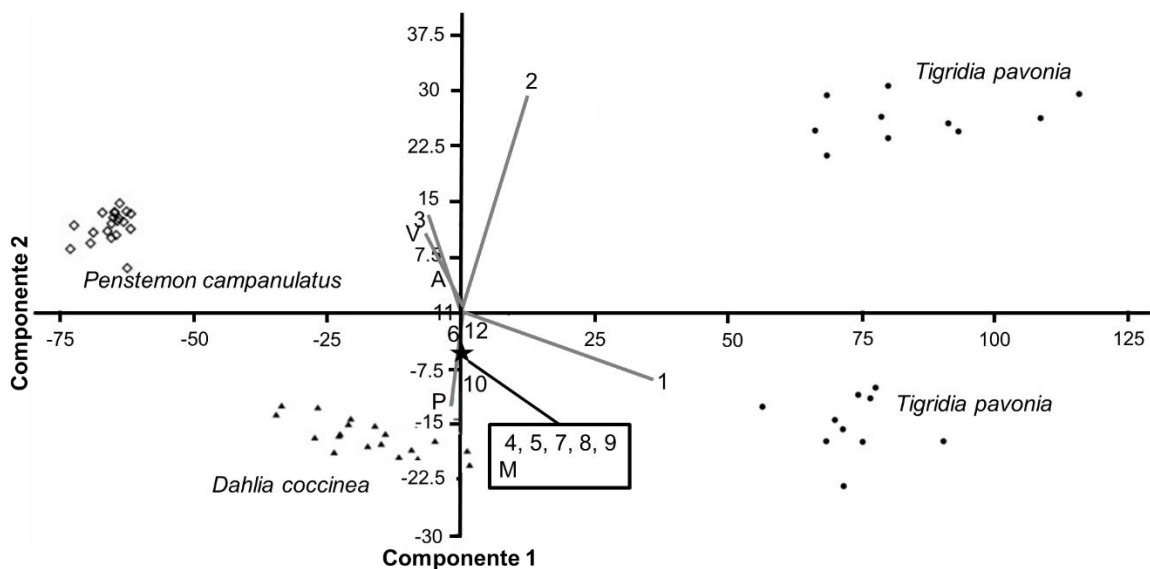


Figura 8. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y polinizadores de tres especies vegetales con ciclo de vida anual-perenne en la REPSA. Los números hacen referencia a caracteres florales: diámetro (1), apertura (2), longitud (3), forma (4), simetría (5) y orientación (6) de la corola; posición de las anteras (7), antesis (8), brillo (9), color (10), arreglo floral (11) y recompensa (12). Las letras hacen referencia a grupos de polinizadores: *Apis mellifera* (P), otras abejas (A), aves (V) y moscas (M). En el recuadro se enumeran cinco caracteres florales y un grupo de polinizadores que se ubican dentro del espacio bidimensional en el sitio indicado por la estrella.

7.2.3. *Especies vegetales con ciclo de vida perenne*

De los cuatro grupos de visitantes florales registrados para *B. gracilis*, sólo dos morfotipos de los órdenes Coleoptera e Hymenoptera (un morfotipo en cada caso) contactaron sus estructuras reproductivas. Sin embargo, el PPI indicó que ninguno de ellos era un polinizador efectivo, pues ambos tuvieron un valor de PPI menor a 0.5 (Tabla 19). Por su parte, de los cinco grupos de organismos que se observaron visitando las flores de *S. mexicana*, tres morfotipos del Orden Diptera, dos del Orden Hymenoptera, uno del Orden Lepidoptera y uno del Orden Apodiformes contactaron las estructuras reproductivas. De estos, los únicos considerados como polinizadores efectivos fueron los tres morfotipos del Orden Diptera y *Apis mellifera* (Hymenoptera), ya que presentaron un PPI igual o mayor a 0.5 (Tablas 19, 20). Por último, de los cinco grupos de visitantes florales observados sobre *V. virgata*, nueve morfotipos pertenecientes a los órdenes Coleoptera (1 morfotipo), Diptera (4), Hymenoptera (3) y Lepidoptera (1) contactaron sus estructuras reproductivas. Sin embargo, solo el morfotipo 2 del Orden Hymenoptera resultó ser polinizador efectivo de esta especie, ya que fue el único que tuvo un PPI mayor a 0.5 (Tablas 19, 20).

Tabla 19. Índice de probabilidad de polinización (PPI) de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne en la REPSA. Se reporta el orden y el morfotipo de cada visitador floral, la proporción de granos de polen pertenecientes a la especie vegetal en que fue colectado cada organismo respecto a la carga polínica total (PCP) así como la proporción de individuos de cada morfotipo que transportan polen de la especie vegetal en donde fueron colectados (PBP). Los valores de PPI en negritas indican los morfotipos de polinizadores efectivos de cada especie vegetal (*i.e.* que tuvieron un PPI > 0.5).

Especie	Orden	Morfotipo	PCP	PBP	PPI
<i>Begonia</i>	Coleoptera	Morfotipo 1	0.0	0	0.0 ± 0
<i>gracilis</i>	Hymenoptera	<i>Apis mellifera</i>	0.33	1	0.33 ± 0
	Apodiformes ¹	Trochilidae	1	0.32	0.32 ± 0
		Morfotipo 1	0.5	1	0.5 ± 0
<i>Salvia</i>	Diptera	Morfotipo 2	1	1	1 ± 0
<i>mexicana</i>		Morfotipo 3	0.5	1	0.5 ± 0
	Hymenoptera	<i>Apis mellifera</i>	0.71	1	0.71 ± 0.07
		Morfotipo 1	0.0	0	0.0 ± 0
	Lepidoptera	Morfotipo 1	0.0	0	0.0 ± 0
	Coleoptera	Morfotipo 1	0.004	0.33	0.001 ± 0.004
		Morfotipo 1	0	0	0 ± 0
	Diptera	Morfotipo 2	0.0	0	0.0 ± 0
		Morfotipo 3	0.0	0	0.0 ± 0
<i>Verbesina</i>		Morfotipo 4	0.18	0.75	0.13 ± 0.08
<i>virgata</i>		<i>Apis mellifera</i>	0.04	1	0.04 ± 0.02
	Hymenoptera	Morfotipo 1	0.03	1	0.03 ± 0
		Morfotipo 2	0.70	1	0.70 ± 0.20
	Lepidoptera	Morfotipo 1	0.0	0	0 ± 0

¹El PPI se estimó a partir del número de individuos que contactaron las estructuras reproductivas respecto al número total de visitantes florales.

Por lo tanto, de los 18 morfotipos pertenecientes a siete grupos de visitantes florales que recibieron en conjunto las tres especies con ciclo de vida perenne, sólo cinco prevalecieron como polinizadores efectivos: *Apis mellifera*, un morfotipo de abejas y tres morfotipos de moscas (Tablas 19, 20).

Tabla 20. Visitadores florales (V) y polinizadores efectivos (P) de tres especies de plantas con ciclo de vida perenne. Se consideró como polinizadores efectivos a aquellos grupos de animales que tuvieron un PPI ≥ 0.5 .

	<i>Begonia gracilis</i>		<i>Salvia mexicana</i>		<i>Verbesina virgata</i>	
	V	P	V	P	V	P
<i>Apis mellifera</i>	X		X	X	X	
Otras abejas					X	X
Abejorros	X		X			
Avispas					X	
Aves ¹			X			
Coleópteros	X				X	
Mariposas			X		X	
Moscas	X		X	X	X	

¹La eficiencia de polinización se estimó a partir del número de individuos que contactaron las estructuras reproductivas respecto al número total de visitantes florales.

Los resultados del PCA indicaron que el componente 1 explica el 91.7% del patrón observado, mientras que el componente 2 sólo explica el 4.9%. Para el componente 1, la longitud de la corola (0.83) y *A. mellifera* como polinizador (0.29) se asociaron positivamente, mientras que el diámetro de la corola (-0.45) y las abejas como polinizadores, aunque con un valor muy bajo (-0.03), se encontraron asociados negativamente. En el componente 2, el diámetro de la corola (0.82) y las abejas como polinizadores (0.02) se asociaron positivamente, mientras que la forma, la posición de las anteras, la recompensa, el color de la corola (-0.02 en cada caso) y *A. mellifera* como polinizador (-0.19) se asociaron negativamente (Tabla 21)

Tabla 21. Matriz de valores de los atributos florales y los polinizadores de tres especies con ciclo de vida perenne.

Atributo floral/grupo de polinizador	PC 1	PC 2
Diámetro de la corola	-0.4510	0.8154
Apertura de la corola	-0.1042	0.1072
Longitud de la corola	0.8306	0.5316
Forma	0.0254	-0.0165
Simetría	0.0130	-0.0098
Orientación	-0.0130	0.0098
Posición de las anteras	0.0254	-0.0165
Antesis	0.0000	0.0000
Brillo	-0.0124	0.0067
Color	0.0378	-0.0232
Arreglo	0.0000	0.0000
Recompensa	0.0254	-0.0165
<i>Apis mellifera</i>	0.2924	-0.1912
Abeja	-0.0260	0.0196
Mosca	0.0752	-0.0495

El análisis mostró una asociación entre especies vegetales, caracteres florales y grupos de polinizadores en las tres especies vegetales con ciclo de vida perenne. *Salvia mexicana* mostró una fuerte asociación con la longitud de la corola y con *A. mellifera*, así como con las moscas. Dado que tanto el carácter floral como los polinizadores asociados se mueven sobre el componente 1, que explica la mayor parte de la varianza observada en el espacio bidimensional, se considera que esta asociación es fuerte. La asociación entre *S. mexicana* y *A. mellifera* coincide con el síndrome de polinización inferido para esta especie que es por melitofilia. Por su parte, *B. gracilis* y *V. virgata* se encuentran entremezcladas en el espacio bidimensional y ambas presentan cierta asociación con los caracteres florales apertura de la flor y orientación de la flor, así como con las abejas como polinizadores (Fig. 13).

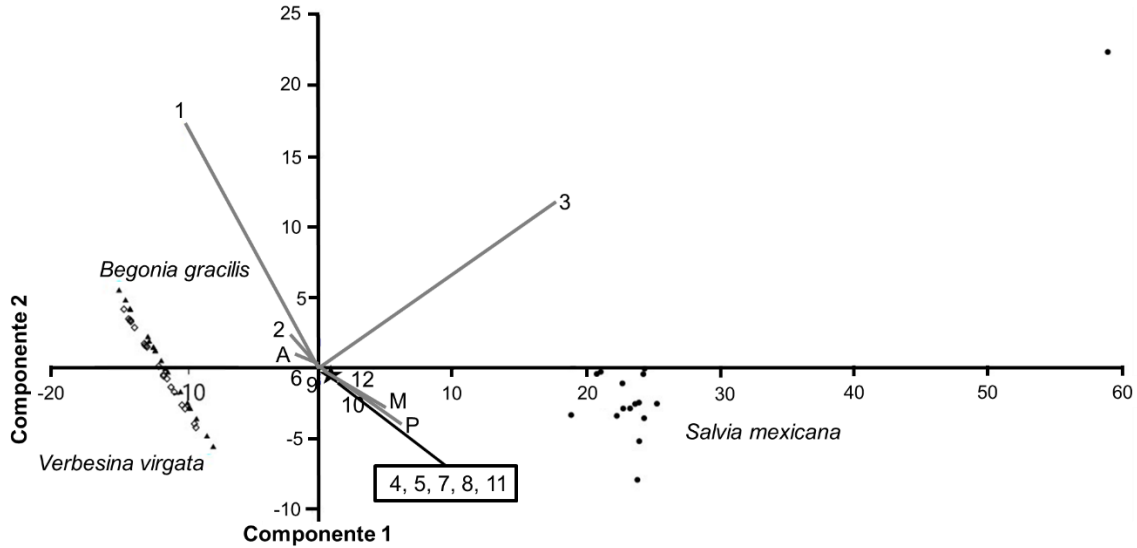


Figura 9. Análisis de componentes principales (PCA) para caracteres florales y polinizadores de tres especies vegetales con ciclo de vida perenne en la REPSA. Los números hacen referencia a caracteres florales: diámetro (1), apertura (2), longitud (3), forma (4), simetría (5) y orientación (6) de la corola; posición de las anteras (7), antesis (8), brillo (9), color (10), arreglo floral (11) y recompensa (12). Las letras hacen referencia a los grupos de polinizadores (*i.e.* que contactaron las estructuras reproductivas y tuvieron un $PPI \geq 0.5$): *Apis mellifera* (P), abeja (A) y mosca (M). En el recuadro se enumeran cinco caracteres ubicados dentro del espacio bidimensional en el punto señalado por la estrella. Del lado izquierdo del espacio bidimensional se distingue a *V. virgata* con diamantes blancos y a *B. gracilis* con triángulos negros.

VIII. Discusión

8.1.1. Validez de los síndromes de polinización

Los síndromes de polinización han sido ampliamente utilizados como una forma de predecir los grupos de polinizadores de especies vegetales de interés a partir de caracteres florales tales como la forma y el color de la corola (Faegri y van der Pijl, 1979; Ollerton *et al.*, 2009). Sin embargo, diversos autores han demostrado que dichas predicciones no siempre se cumplen (Yumoto, 1986; Hingston y McQuillan, 2000; Ollerton y Watts, 2000; Mayfield *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005; Pérez *et al.*, 2006; Li y Huang, 2009; Martén-Rodríguez *et al.*,

2009; Ollerton *et al.*, 2009; Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Johnson, 2013; Cane y Dunne, 2014; Espino-Espino *et al.*, 2014; Gómez *et al.*, 2014; Benning, 2015; de los Santos-Gomez, 2017), argumentando que probablemente se deba a que se emplean visitantes florales y no polinizadores efectivos para evaluar los síndromes (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Esta distinción es básica cuando se desea evaluar la validez de los síndromes de polinización, pues éstos fueron propuestos considerando a aquellos organismos que realizan efectivamente la polinización (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014; Ashworth *et al.*, 2015) y no a toda la gama de visitantes florales y polinizadores. Además, son los polinizadores efectivos quienes ejercen mayor presión selectiva sobre los caracteres florales dada su frecuencia e impacto en el éxito reproductivo de las plantas al realizar la transferencia de polen (Stebbins, 1970).

En el presente estudio se analizó la validez de los síndromes de polinización empleando tanto a los visitantes florales como a los polinizadores efectivos de nueve especies vegetales. Los resultados de ambos análisis fueron muy similares, encontrando que los síndromes son válidos para cinco especies vegetales (*Cu. wrightii*, *Ta. lunulata*, *D. coccinea*, *P. campanulatus* y *S. mexicana*) empleando visitantes florales, y para seis especies empleando polinizadores efectivos (*V. virgata* además de las cinco especies ya mencionadas). De manera general, estos resultados reflejan que, aun haciendo la distinción entre visitantes florales y polinizadores, los síndromes de polinización sólo se cumplen de manera parcial. Otros estudios han reportado resultados similares, corroborando la validez de los síndromes de polinización sólo para un subconjunto de las especies evaluadas, ya sea empleando visitantes florales (Yumoto, 1986; Hingston y McQuillan, 2000; Ollerton y Watts, 2000; Wilson *et al.*, 2004; Espino-Espino *et al.*, 2014) o polinizadores (Mayfield *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2005; Pérez *et al.*, 2006; Li y Huang, 2009; Martín-Rodríguez *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009; Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Johnson, 2013; Cane y Dune, 2014; Gómez *et al.*, 2014; Benning, 2015). En la mayoría de estos trabajos, la validez de los síndromes fue corroborada en especies vegetales con síndromes de polinización por melitofilia, ornitofilia y quiropterofilia, tanto a través de análisis con

visitadores florales (Hingston y McQuillan, 2000; Wilson *et al.*, 2004; Espino-Espino *et al.*, 2014), como con polinizadores (Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Pauw, 2006; Lazaro *et al.*, 2008; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009; Ambruster *et al.*, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Johnson, 2013; Murúa y Espíndola, 2014). Esto coincide con los resultados encontrados en el presente trabajo, ya que las especies para las que se corroboró la validez de los síndromes de polinización presentaron características asociadas con la melitofilia (*Cu. wrightii*, *D. coccinea*, *S. mexicana* y *V. virgata*) o la ornitofilia (*P. campanulatus*).

La corroboración del síndrome de polinización por miofilia en *Ta. lunulata* resulta inesperada ya que en ningún estudio sobre los síndromes de polinización se ha validado el síndrome de miofilia. En un estudio previo con esta Asteraceae se reportan los mismos grupos de visitadores florales que en el presente estudio, siendo los dípteros el visitador floral más abundante (Figueroa-Castro y Cano-Santana, 2011). Aunque Figueroa-Castro y Cano-Santana (2011) no corroboraron la efectividad de los dípteros como polinizadores, y en el presente estudio no fueron los polinizadores más efectivos (de mayor a menor efectividad: Hymenoptera, Coleoptera y Diptera), sí fueron los únicos que se asociaron con los caracteres florales y la especie vegetal, tal y como lo muestran los resultados del análisis de componentes principales (Fig. 7). Este resultado del síndrome de miofilia no se encuentra entre los síndromes de polinización que tradicionalmente se han validado en otros estudios tanto empleando visitadores florales como polinizadores. El hecho de que el síndrome de polinización por miofilia sea uno de los menos validados, probablemente se deba al fuerte sesgo que existe hacia otro tipo de síndromes ya que del total de estudios analizados para este trabajo (33), solo cuatro (Hingston y McQuillan, 2000; Zhang *et al.*, 2005; Ollerton *et al.*, 2009) han incluido especies vegetales con características florales asociadas con el síndrome de miofilia. Se sugiere que, en estudios futuros, se incluyan especies con éste y otros síndromes como la cantarofilia, que han sido poco explorados.

Por otro lado, algunos autores han afirmado que es importante distinguir a los polinizadores efectivos del resto de los visitadores florales cuando se evalúa la

validez de los síndromes de polinización (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014; Ashworth *et al.*, 2015). Esto debido a que el empleo de visitantes florales suele ser poco preciso pues estos organismos pueden posarse sobre las flores para realizar diferentes actividades dentro de la flor sin que ello implique que la polinicen (Viejo-Montesinos y Ornos-Gallego, 1997). De hecho, generalmente los polinizadores de una especie vegetal dada suelen ser una pequeña fracción del total de visitantes florales que reciben (Schemske y Horvitz, 1984; Fishbein y Venable, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Krakos y Fabricant, 2014). En los trabajos en que se evalúa la validez de los síndromes de polinización, se han utilizado distintas metodologías para identificar a los polinizadores (Ne'eman *et al.*, 2010). Uno de los métodos más utilizados (65.2% de los trabajos analizados aquí; Tabla 2) ha sido el contacto entre el visitador floral y las estructuras reproductivas de la flor. En la mayoría de los estudios en que se emplea esta metodología (93.3%) se ha confirmado la validez total o parcial de los síndromes de polinización por melitofilia, miofilia, ornitofilia, psicofilia y quiropterofilia (Strakosh y Ferguson, 2005; Zhang *et al.*, 2005; Lázaro *et al.*, 2008; Li y Huang, 2009; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011; Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Gómez *et al.*, 2013; Johnson, 2013; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015).

Sin embargo, a pesar de que el contacto entre el visitador floral y las estructuras reproductivas suele ser uno de los métodos más utilizados para identificar a los polinizadores efectivos, diversos autores han argumentado que es una metodología imprecisa, ya que el contacto con las estructuras reproductivas no asegura la polinización de la flor (Ollerton y Watts, 2000; Hargreaves *et al.*, 2004; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Murúa y Espíndola, 2014). En el presente estudio, los valores estimados de PPI para los distintos morfotipos de visitantes florales que contactaron las estructuras reproductivas de las plantas corroboran lo impreciso de emplear dicho método como lo mencionan dichos autores. Los valores de PPI obtenidos para los distintos morfotipos de organismos colectados, evidenciaron que la mayoría de ellos (34 de 52 morfotipos evaluados; 65.4%) no transportaban polen de la especie vegetal en

la que fueron colectados o lo hacían de manera deficiente, coincidiendo con lo reportado previamente por King *et al.* (2013). Entre estos grupos se incluye a coleópteros, dípteros y lepidópteros (Tablas 13, 16, 19). La poca eficiencia de estos grupos de organismos para la colecta y transporte del polen podría atribuirse a su morfología (*i.e.* carencia de pubescencias; Viejo-Montesinos y Ornosa-Gallego, 1997; García-González y Ornosa, 1998) o a la baja movilidad que tienen (*i.e.* Coleoptera; García-González y Ornosa, 1998), lo que reduce las posibilidades de contacto con las estructuras reproductivas dentro y entre flores (Viejo-Montesinos y Ornosa-Gallego, 1997).

Por otro lado, el empleo de alguna metodología que permita discernir entre visitantes florales y polinizadores no equivale a validar los síndromes de polinización. De acuerdo con lo anterior, es importante que al evaluar la validez de los síndromes de polinización se haga la distinción entre visitantes florales y polinizadores efectivos. Un método que se puede emplear para alcanzar este objetivo es el análisis de las cargas polínicas que portan los visitantes florales (Ne'eman *et al.*, 1999; Hargreaves *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2006; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Benning, 2015). Empleando esta técnica, se han validado de manera total (Hargreaves *et al.*, 2004; Danieli-Silva *et al.*, 2012) o parcial (Pérez *et al.*, 2006; Benning, 2015) los síndromes de polinización por melitofilia y ornitofilia. Los resultados de este trabajo con respecto al análisis de cargas polínicas por medio del PPI resaltan dos cosas. Por una parte, se comprueba que la mayoría de los visitantes florales que contactan las estructuras reproductivas de las plantas no siempre llevan cargas polínicas de esa especie vegetal, tal y como se ha documentado previamente (Ne'eman *et al.*, 1999; Hargreaves *et al.*, 2004; Benning, 2015) y por otra parte, de los que sí la llevan, sólo una pequeña fracción de ellos presentan constancia floral y llevan a cabo la polinización de la especie de manera exitosa, tal y como lo han reportado otros autores (Schemske y Horvitz, 1984; Fishbein y Venable, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Krakos y Fabricant, 2014).

La estimación del PPI permite determinar los morfotipos de insectos que actúan como polinizadores efectivos de cada especie vegetal (Ne'eman *et al.*,

1999). Sin embargo, ese estimador por sí mismo no permite establecer la existencia de la asociación entre caracteres florales, especies vegetales y polinizadores efectivos, que validaría los síndromes de polinización. En este sentido, el PPI resulta equivalente a otros parámetros de eficiencia de la polinización empleados por otros autores, como el *fruit-set* y el *seed-set* (Mayfield *et al.*, 2001; Hargreaves *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005; Li y Huang, 2009). Por lo tanto, los estimadores de eficiencia de la polinización sólo son una herramienta de aproximación parcial, más no contundente, de la validez de los síndromes de polinización (Ollerton *et al.*, 2009).

En el presente estudio, la corroboración de la validez de los síndromes de polinización de las especies de estudio por medio del análisis de componentes principales (PCA) generó resultados muy similares a los obtenidos a través del PPI en cuanto a polinización efectiva. En el primer caso, se validaron los síndromes de polinización de seis (*Cu. wrightii*, *D. coccinea*, *P. campanulatus*, *S. mexicana*, *Ta. lunulata* y *V. virgata*) de las nueve especies analizadas; mientras que empleando el PPI se confirmó que en ocho especies vegetales (las seis ya mencionadas además de *Co. bipinnatus* y *Ti. pavonia*) los polinizadores efectivos coincidían con el síndrome de polinización predicho. Sin embargo, como se mencionó antes, el hecho de que el PPI indique que los polinizadores efectivos son los grupos predichos por el síndrome de polinización de estas dos especies no significa que sus síndromes de polinización sean válidos. Esto se debe principalmente a que no se encontró una asociación entre los polinizadores efectivos, los caracteres florales y las especies vegetales en el espacio dimensional del PCA (Fig. 7), sugiriendo que no hay una asociación entre las preferencias de los polinizadores y los caracteres florales como lo describe la teoría (Faegri y van der Pijl, 1979).

De acuerdo con lo anterior, los resultados obtenidos en el presente estudio mostraron que los síndromes de polinización de *B. gracilis*, *Co. bipinnatus* y *Ti. pavonia* no son válidos, tanto empleando visitantes florales como polinizadores, pues no se encontró la asociación predicha por la teoría entre caracteres florales, especies vegetales y polinizadores. Otros autores han reportado que los principales visitantes florales y posibles polinizadores de *B. gracilis* son las

abejas (Dukas, 1987; Castillo, 1999; Castillo *et al.*, 2012). Sin embargo, en el presente estudio se observó que en la REPSA, las abejas no son sus únicos visitantes florales. Además de ese grupo de insectos, se registraron visitas de coleópteros y dípteros; sin embargo, los tres grupos fueron poco frecuentes, lo que podría explicar la falta de una asociación contundente entre polinizadores, caracteres florales y la especie vegetal, impidiendo corroborar la validez del síndrome de polinización de *B. gracilis*. Considerando la baja frecuencia de visitantes florales registrada para esta especie, sería pertinente ampliar el tiempo de observación, colecta y distinción de polinizadores efectivos (Castillo *et al.*, 2012).

Por otra parte, aunque las abejas fueron polinizadores efectivos de *Co. bipinnatus*, no se encontró una asociación entre éstos, los caracteres florales y la especie vegetal. Es probable que esto se deba a que *C. bipinnatus*, como la mayoría de las especies de la Familia Asteraceae, se considera como generalista, ya que permite el acceso de una amplia gama de organismos a las flores (Grombone-Guaratini *et al.*, 2004). Aunque no se encontró una relación entre polinizadores y caracteres florales, la estimación del PPI permitió identificar a un morfotipo del Orden Hymenoptera como el polinizador efectivo de esta especie vegetal (Tabla 13), el cual coincide con el síndrome de polinización por melitofilia que presenta. Esto podría indicar un posible camino hacia la especialización con ese polinizador ya que es el único efectivo para esta especie. Además, *Co. bipinnatus* es una especie auto-incompatible, por lo que depende de los polinizadores para su reproducción (Knox, 1973). Sin embargo, es poco lo que se sabe sobre los grupos de polinizadores de esta especie vegetal y sobre su biología reproductiva, por lo que se sugiere hacer más estudios al respecto.

Por último, se ha descrito que las abejas posiblemente sean los polinizadores de *Ti. pavonia* (Velasquez-Lopez *et al.*, 2009). Sin embargo, durante las observaciones de campo se detectó que el comportamiento de este grupo de insectos se modificaba conforme avanzaba el día. Inicialmente las visitas sí parecen conducir a una polinización exitosa ya que las abejas sí contactaban las estructuras reproductivas; pero posteriormente, pareciera que aprenden a

reconocer el lugar en el que se produce la recompensa (*i.e.* alejado de las estructuras reproductivas), visitando las flores sólo con ese propósito. De esta forma, las visitas honestas poco a poco se van desvirtuando hacia un comportamiento de robo de néctar. Este comportamiento podría explicar la ausencia de una asociación entre la especie vegetal, sus caracteres florales y los polinizadores, invalidando el síndrome de polinización de esta especie. Lo anterior confirma la importancia de realizar observaciones minuciosas del comportamiento de los animales cuando visitan las flores (Schemske y Horvitz, 1984; Fishbein y Venable, 1996; Johnson y Steiner, 2000).

Por otro lado, algunos autores han enfatizado la importancia de evaluar la validez de los síndromes de polinización de varias especies vegetales en conjunto, pues los resultados obtenidos suelen ser más robustos (Johnson y Steiner, 2000; Ollerton *et al.*, 2009). Siguiendo esta recomendación, el 60.6% de los estudios en los que se ha evaluado la validez de los síndromes de polinización, han empleado entre 2 y 602 especies vegetales. La mayoría de estos estudios (50%) afirma que los síndromes de polinización son válidos de manera parcial, es decir, solo se cumplen para algunas especies (Yumoto, 1986; Hingston y McQuillan, 2000; Wilson *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2006; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009; Gong y Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Johnson, 2013; Espino-Espino *et al.*, 2014). Además, en la mayoría de los trabajos de este tipo en los que las especies empleadas pertenecen a un sólo género y/o familia (55%; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2004; Strakosh y Ferguson, 2005; Pérez *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2008; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Johnson, 2013; Espino-Espino *et al.*, 2014; Murúa y Espíndola, 2014) reportan más frecuentemente la validez de los síndromes de polinización, en comparación con aquellos que emplean conjuntos de especies pertenecientes a distintos géneros y/o familias taxonómicas. Los resultados obtenidos en el presente estudio coinciden con dicho patrón, ya que cuatro de las nueve especies estudiadas pertenecen a la Familia Asteraceae, y en tres de ellas se cumplieron los síndromes de polinización (*D. coccinea*, *Ta. lunulata* y *V. virgata*) empleando polinizadores efectivos.

8.1.2. *Especies vegetales especialistas, generalistas y la validez de los síndromes de polinización*

La clasificación de una especie vegetal como especialista o generalista, se ha llevado a cabo considerando dos criterios. El primero considera que las plantas especialistas presentan caracteres florales restrictivos que impiden el acceso a una amplia gama de visitantes florales, al mismo tiempo que lo permiten sólo a unos pocos grupos de organismos (Johnson y Steiner, 2000). El segundo criterio se basa en el número de visitantes florales registrados sobre la especie de interés (Waser *et al.* 1996; Gómez, 2002).

Considerando el primer criterio con relación a la morfología floral, es posible clasificar como especialistas a tres de las nueve especies vegetales estudiadas: *Cu. wrightii*, *S. mexicana* (melitofilia) y *P. campanulatus* (ornitofilia). Estas tres especies presentan caracteres florales especializados como el color y la forma tubular de la corola, así como la presencia de néctar que ofrecen como recompensa (Wilson *et al.*, 2004; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011). *Salvia mexicana* y *P. campanulatus* se han reportado como especialistas, indicando que son polinizadas por abejas y aves, respectivamente (Wilson *et al.*, 2004; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011). Sin embargo, al comparar la gama de visitantes florales registrada sobre las flores de estas especies con la de las especies consideradas generalistas, se observan patrones muy similares. Las especies consideradas especialistas fueron visitadas por entre 2 y 4 grupos de organismos, mientras que las generalistas fueron visitadas por entre 3 y 5 grupos. Lo anterior indica que las especies vegetales con caracteres florales más restrictivos reciben una cantidad similar de grupos de visitantes florales en comparación con las especies con caracteres florales generalistas. Además, al tomar a los polinizadores efectivos, este patrón se mantuvo ya que las especies consideradas especialistas fueron polinizadas por dos grupos de polinizadores, mientras que las consideradas generalistas contaron con entre 1 y 4 grupos de polinizadores efectivos.

Por otro lado, al tomar el segundo criterio, basado en el número de visitantes florales que se registran en las flores de una especie vegetal (Waser *et*

al., 1996; Gómez, 2002); empleando visitantes florales se encontró que de las nueve especies solo *P. campanulatus* podría considerarse como especialista al ser la única especie que fue visitada por dos grupos de organismos, lo cual además coincide con las restricciones que tiene en cuanto a caracteres florales. Las especies restantes fueron visitadas por entre 3 y 5 grupos de visitantes, sin embargo, es necesario señalar que no todos los organismos que visitan las flores llevan a cabo la polinización (Viejo-Montesinos y Ornos, 1997; King *et al.*, 2013), aun cuando llegan a contactar las estructuras reproductivas de las flores (King *et al.*, 2013; Tablas 13, 16, 19). Al tomar en cuenta a los polinizadores efectivos, las especies vegetales que tuvieron el menor número de grupos de polinizadores efectivos (1) fueron *Co. bipinnatus*, *D. coccinea* y *V. virgata*. Sorprendentemente, ninguna de estas tres especies presenta caracteres florales restrictivos, además de que las tres pertenecen a la Familia Asteraceae, conformada por especies vegetales consideradas como generalistas (Noronha y Gottsberger, 1980; Arroyo *et al.*, 1982; Sazima y Machado, 1983; Herrera, 1990; Grombone-Guaratini *et al.*, 2004). En contraste, *Cu. wrightii*, *P. campanulatus*, *S. mexicana*, *Ta. lunulata* y *Ti. pavonia*, tuvieron entre dos y tres grupos de polinizadores efectivos, a pesar de que las tres primeras presentan una morfología floral restrictiva.

De manera general, estos resultados indican que las especies consideradas generalistas, por presentar caracteres florales no restrictivos, tienden a tener menos polinizadores efectivos que las especies que sí los presentan (*i.e.* especialistas). Esto contrasta con lo reportado en la literatura (Faegri y van der Pijl, 1979; Waser *et al.*, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Hargreaves *et al.*, 2004). Esto sugiere que la clasificación de las especies vegetales en especialistas y generalistas a partir de sus caracteres florales no siempre es una aproximación correcta, tal y como lo han sugerido otros autores (Waser *et al.*, 1996; Armbruster *et al.*, 2000; Johnson y Steiner, 2000).

Por último, es importante mencionar el caso de *B. gracilis*. Esta especie vegetal que podría considerarse especialista, ya que requiere de polinizadores para reproducirse, pues es una planta monoica, con flores unisexuadas, con recompensa producida sólo en las flores masculinas, por lo que la polinización es

por engaño (Castillo, 1999; Castillo *et al.*, 2012). En el presente estudio se encontró que las abejas *A. mellifera* y un morfotipo de coleópteros visitaban las flores de esta especie. Sin embargo, ambos visitantes fueron poco frecuentes y ninguno de ellos fue un polinizador efectivo. Estos resultados son similares a lo reportado en otros trabajos dentro de la REPSA para esta especie. En esos estudios se ha reportado que, aunque con baja frecuencia de vistas, *Apis mellifera*, abejas de la Familia Halictidae, moscas de la Familia Syrphidae y mariposas de la Familia Lycaenidae fungen como sus polinizadores (Castillo, 1999; Castillo *et al.*, 2012). El mecanismo de polinización por engaño reportado para *B. gracilis* (Castillo, 1999), podría explicar la baja frecuencia de visitas, así como la escasa diversidad de grupos de organismos visitando sus flores (Dukas, 1987; Castillo, 1999). Además, es posible que el alto nivel de perturbación que experimenta el ecosistema de la REPSA (Cano-Santana y Meave, 1996), pudo haber ocasionado el declive, desplazamiento y hasta la extinción de diversos grupos de polinizadores (Aizen, 2007), incluyendo los de *B. gracilis*. Cualquiera de estos escenarios tendría como consecuencia una baja tasa de visitas a esta especie vegetal, disminuyendo su éxito reproductivo y el consecuente declive (o extinción) de la especie vegetal en la localidad (Aizen, 2007).

8.2. Validez de los síndromes de polinización y ciclo de vida de las plantas

Hasta ahora, los estudios que han evaluado la validez de los síndromes de polinización no han tomado en cuenta el ciclo de vida de las especies vegetales analizadas. De hecho, en el 66.6% de los estudios en los que se han evaluado los síndromes de polinización sólo se han empleado plantas con ciclo de vida perenne (Fishbein y Venable, 1996; Hingston y McQuillan, 2000; Consiglio y Bourne, 2001; Mayfield *et al.*, 2001; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005; Valdivia y Niemeyer, 2006; Smith *et al.*, 2008; Li y Huang, 2009; Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011; Johnson, 2013; Cane y Dunne 2014; Espino-Espino *et al.*, 2014; Egli y Giorgetta, 2015), siendo en las plantas con este ciclo de vida en las que más frecuentemente se cumplen los síndromes de polinización (77.2% de las especies evaluadas), ya sea

totalmente o parcialmente. El 12.12% de los estudios emplea plantas anuales y perennes, pero no evalúan la validez de los síndromes de manera separada para las especies con cada ciclo de vida (Pauw, 2006; Ollerton *et al.*, 2009; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012). Asimismo, el 21.21% de los estudios no especifican el tipo de ciclo de vida de las plantas con las que trabajaron (Yumoto, 1986; Ollerton y Watts, 2000; Lazaro *et al.*, 2008; Gong y Huang, 2011; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015; Benning, 2015). Los trabajos restantes emplean especies vegetales con ciclos de vida poco representados entre la literatura que aborda el tema. Entre estos trabajos están los que incluyen en su análisis especies con ciclos de vida perenne y bianual (3.03%; Gómez *et al.*, 2014), anual y bianual (3.03%; Pérez *et al.*, 2006) así como plantas anuales (6.06%; Strakosh y Ferguson, 2005; de los Santos-Gómez, 2017). Sin embargo, aun cuando en la mayoría de los trabajos se indica el ciclo de vida de las plantas estudiadas, en ninguno de ellos se hace un análisis por separado para el subconjunto de especies con cada tipo de ciclo de vida, ni se hace mención de que el ciclo de vida sea un factor importante que pudiera influir en la validez de los síndromes de polinización.

El ciclo de vida de una planta puede determinar la cantidad de recursos disponible (Gadgil y Bossert, 1970; Herms y Mattson, 1992), lo que a su vez determinará el esfuerzo reproductivo y la inversión que potencialmente puede hacer la planta en la producción de flores con características atractivas (Gadgil y Bossert, 1970; Herms y Mattson, 1992). En última instancia, esto podría promover el desarrollo de una relación muy estrecha con sus visitantes florales, y de esa manera influir en la corroboración de la validez de sus síndromes de polinización. En este sentido, se ha documentado que las especies con ciclo de vida perenne tienen mayores posibilidades de especializarse (Bond, 1994), pues cuentan con estructuras de almacenamiento que les permiten contar con recursos suficientes para cumplir sus funciones, como el tener un periodo de floración más largo y producir más y mejores recompensas (Janzen, 1967; Moser *et al.*, 2015; Cortés-Flores *et al.*, 2017). Además, las plantas con ciclo de vida perenne pueden acumular recursos por varias temporadas (Pugliese, 1987, 1988; Iwasa y Cohen,

1989; Pugliese y Kozlowski, 1990) y suelen contar con raíces profundas capaces de acceder a mantos freáticos más profundos (Moser *et al.*, 2015), características que les permiten disponer de más recursos y que en última instancia, podrían favorecer que los síndromes de polinización se cumplan. Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que el ciclo de vida de las especies estudiadas no influye fuertemente en la validez de sus síndromes de polinización, pues éstos fueron validados para seis especies (dos de las tres especies consideradas dentro de cada tipo de ciclo de vida) con ciclo de vida contrastante.

La falta de coincidencia en este aspecto entre lo reportado en la literatura y los resultados obtenidos en el presente estudio, sugieren que otros factores distintos al ciclo de vida, pueden estar influyendo más fuertemente en la corroboración de la validez de los síndromes de polinización. Uno de ellos podría ser la restricción filogenética en cuanto al diseño floral que tienen las especies, pues en algunos grupos de plantas (en especial las especies capaces de auto-polinizarse) tienden a conservarse más los caracteres (Ollerton, 1996) permitiendo pocos cambios, o bien que los cambios sufridos dentro de un grupo de especies emparentado filogenéticamente tienden a converger y mantenerse entre los miembros del grupo a lo largo del tiempo (Johnson y Steiner, 2000; Wilson *et al.*, 2004). Por lo tanto, el síndrome de polinización que presentan especies emparentadas tiende a ser el mismo, y su validez podría o no corroborarse para todas las especies pertenecientes a ese grupo (Ollerton, 1996; Wilson *et al.*, 2004; Cane y Dunne, 2014; Egli y Giorgetta, 2015). Considerando este aspecto, la mayoría de los estudios (63.6%) en los que se confirma la validez total o parcial de los síndromes de polinización, emplean especies vegetales que pertenecen a una sola familia taxonómica, dentro de la que se distinguen uno o dos tipos de síndromes que se mantienen constantes de manera general para todas las especies de la familia. En el presente estudio, cuatro de las nueve especies vegetales analizadas [*Co. bipinnatus*, *Ta. lunulata* (anuales), *D. coccinea* (anual-perenne) y *V. virgata* (perenne)] pertenecen a la Familia Asteraceae y estuvieron representadas en cada uno de los tres tipos de ciclos de vida considerados. En

estas cuatro especies se corroboró parcialmente la validez de los síndromes de polinización, ya que en *Co. bipinnatus* no se cumplió, pero sí en las tres especies restantes. Este resultado sugiere, al igual que la literatura (Ollerton, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Wilson *et al.*, 2004; Cane y Dunne, 2014; Eggli y Giorgetta, 2015), que las relaciones filogenéticas entre las especies analizadas juegan un papel importante en la validación de los síndromes de polinización.

Adicionalmente, otro factor que podría estar influyendo en la validación de los síndromes de polinización es el grado de perturbación que experimentan las especies vegetales dentro de la REPSA debido a que se encuentra inmersa en la Ciudad de México. Se ha documentado que la perturbación afecta variables ambientales que alteran la intensidad y frecuencia de las interacciones planta-polinizador (Aizen y Vázquez, 2006; Aizen, 2007; Kremen *et al.*, 2007), así como la composición de especies, viéndose favorecidos los organismos exóticos en comparación con los nativos (Kowarik, 2008). Lo anterior podría provocar que especies vegetales afines a ambientes perturbados puedan beneficiarse, como *Co. bipinnatus*, *Cu. wrightii*, *P. campanulatus*, *Ti. pavonia*, *Ta. lunulata* y *V. virgata* (Espejo-Serna y Lopez-Ferrari, 1996; Rzedowski y Rzedowski, 2001). Sin embargo, los resultados del presente estudio no apoyan esta hipótesis, ya que los síndromes de polinización no fueron válidos en *Co. bipinnatus* y *Ti. pavonia*, pues aun cuando se ha reportado que estas especies prefieren sitios perturbados (Rzedowski y Rzedowski, 2001), fueron encontradas en baja abundancia y con una distribución restringida en sitios relativamente conservados, lo que podría impactar en la frecuencia de visitas de los polinizadores. Aún así, es importante considerar el papel de la perturbación en las interacciones mutualistas de polinización y en la validación de los síndromes de polinización pues, con base en los trabajos publicados sobre el tema, la mayoría de ellos se han realizado en ambientes conservados, lejos de centros urbanos (69.7%; Yumoto, 1986; Fishbein y Venable, 1996; Consiglio y Bourne, 2001; Mayfield *et al.*, 2001; Muchhala, 2003, 2006; Hargreaves *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005; Pauw, 2006; Pérez *et al.*, 2006; Valdivia y Niemeyer, 2006; Lázaro *et al.*, 2008; Li y Huang, 2009; Martín-Rodríguez *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011; Gong y

Huang, 2011; Wester y Claßen-Bockhoff, 2011; Danieli-Silva *et al.*, 2012; Espino-Espino *et al.*, 2014; Gómez *et al.*, 2014; Benning, 2015; Eggli y Giorgetta, 2015) en los que la validez de los síndromes de polinización se cumplió en un 82.6% de ellos. Tres estudios (9.09%; Strakosh y Ferguson, 2005; Cane y Dunne, 2014; de los Santos-Gómez, 2017) se llevaron a cabo en ambientes perturbados; encontrando que en dos de ellos (Strakosh y Ferguson, 2005; Cane y Dunne, 2014) sí se cumplieron los síndromes de polinización, pero en el tercero no. A pesar de que los sitios en los que estos tres estudios se realizaron presentaban cierto grado de perturbación, ninguno de ellos se encontraba inmerso dentro de una ciudad. En el resto de los trabajos (21.21%) no se especifica el grado de conservación de la localidad en la que se llevaron a cabo los estudios, quizás porque en su mayoría emplearon datos bibliográficos (Hingston y McQuillan, 2000; Ollerton y Watts, 2000; Wilson *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2008; Johnson, 2013; Murúa y Espíndola, 2014; Ashworth *et al.*, 2015). De acuerdo con lo anterior, parecería que el nivel de perturbación de la localidad en la que se realizan los estudios sobre validez de los síndromes de polinización también juega un papel importante que debe ser considerado en estudios futuros.

Por otro lado, el sistema de auto-incompatibilidad (Moser *et al.*, 2015) que presente una especie vegetal también puede influir en la validación de su síndrome de polinización. En este sentido, las especies vegetales con un sistema auto-incompatible dependen de sus polinizadores para asegurar su reproducción (Moser *et al.*, 2015), por lo que se esperaría que desarrollen una relación más estrecha con ellos, ocasionando que sus síndromes de polinización se cumplan. Lo contrario se esperaría para las especies auto-compatibles. En el presente estudio, *Co. bipinnatus* y *D. coccinea* cuentan con un sistema de auto-incompatibilidad (Figueroa-Castro, 1997; Knox, 1973) y ambas presentan un síndrome de polinización por melitofilia (este estudio). Sin embargo, los resultados mostraron que mientras en *D. coccinea* sí se cumple el síndrome de polinización, en *Co. bipinnatus* no se cumple. Esto sugiere que, aunque el sistema de compatibilidad posiblemente sí es un componente importante para determinar la validez de los síndromes de polinización, no es el único.

Por último, la abundancia de las especies vegetales en la localidad también se ha considerado como un factor que podría influir en la validación de los síndromes de polinización. Se reconoce que existe una estrecha relación entre la abundancia de las especies vegetales y sus flores con la frecuencia de visitas de los polinizadores (Eckhart, 1991; Willmer, 2011; Cane y Dunne, 2014; Ashworth *et al.*, 2015; Cortés-Flores *et al.*, 2015) y por lo tanto ambos factores podrían influir de manera positiva en el grado de estrechez de la relación planta-polinizador (Ashworth *et al.*, 2015) y consecuentemente, en la validez de los síndromes de polinización. Considerando lo anterior, se esperaría que a mayor abundancia de la especie vegetal (tanto de individuos como de flores) se establezca más frecuentemente la interacción con un mismo tipo de polinizador, como lo han sugerido Ashworth *et al.* (2015) estudiando abejas como polinizadores. En el presente estudio se encontró que los síndromes de polinización no se cumplían para *Co. bipinnatus*, *Ti. pavonia* y *B. gracilis*. Coincidentemente, estas tres especies presentaron una baja abundancia (3 individuos/m², con un despliegue floral de 2-6 flores o inflorescencias por individuo) en la REPSA. En contraste, la densidad del resto de las especies vegetales, para las que sí se validaron los síndromes de polinización, fue de 4-5 individuos/m² (con un despliegue floral de entre 5 y 30 flores o inflorescencias por individuo). Estos resultados corroboran lo sugerido en la literatura, en donde la abundancia y el despliegue floral juegan un papel fundamental en la frecuencia de visita de los polinizadores y qué tan estrecha es esta relación (Ashworth *et al.*, 2015; Cortés-Flores *et al.*, 2015). Con base en estos resultados, se puede observar una tendencia en donde los síndromes de polinización se cumplen con mayor frecuencia en especies que son más abundantes y tienen un mayor despliegue floral en comparación con aquellas que son poco abundantes o tienen un menor despliegue floral.

En resumen, la validez de los síndromes de polinización en este trabajo no dependió del ciclo de vida que presentaban las plantas. Es posible que otros factores como la filogenia, el grado de perturbación que tiene el ambiente, así como el sistema de auto-compatibilidad y la abundancia de las especies vegetales podrían actuar, ya sea de forma individual o en conjunto, en las interacciones

planta-polinizador, y de esta forma influir en la validez de los síndromes de polinización. Desafortunadamente, ninguno de estos factores ha sido considerado en los estudios que evalúan la validez de los síndromes de polinización realizados hasta ahora. El presente trabajo constituye un primer acercamiento en la evaluación de uno (ciclo de vida) de los múltiples factores que pueden estar influyendo en el cumplimiento de los síndromes de polinización.

IX. Conclusiones

Los resultados del presente trabajo demuestran que los síndromes de polinización de las nueve especies estudiadas dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel son parcialmente válidos. Empleando visitantes florales, los síndromes de polinización se cumplieron en cinco especies vegetales (55%); mientras que al emplear polinizadores efectivos se cumplieron en seis especies (66%).

La distinción entre visitantes florales y polinizadores efectivos es importante pues muchos de los organismos que visitan las flores no portan polen de la especie visitada. Aun así, al evaluar la validez de los síndromes de polinización con ambos conjuntos de datos (visitantes florales vs. polinizadores efectivos) se observaron pocas diferencias, pues al emplear polinizadores efectivos sólo se sumó una especie más a la validación de los síndromes de polinización. Aun cuando hubo una diferencia ligera en el número de especies vegetales para las que sí se cumplieron los síndromes de polinización al identificar a los polinizadores efectivos del resto de visitantes, se sugiere que sí se haga una distinción, en especial al emplear más de una especie vegetal, pues esto proporcionará un resultado más robusto y mejor sustentado en cuanto a la validez de los síndromes de polinización.

De acuerdo con lo anterior, es recomendable hacer la distinción entre visitantes florales y polinizadores efectivos. La efectividad de la polinización puede medirse de distintas formas; sin embargo, se recomienda medir la efectividad de tal forma que no se evalúen otros aspectos que no tengan que ver

directamente con la planta, como suele suceder con las medidas de *fruit-set* y *seed-set*. En su lugar, se propone el empleo del Índice de Probabilidad de Polinización, pues evalúa la actividad de forrajeo del polinizador por medio de las cargas polínicas, lo que evita hacer estimaciones incorrectas de su efectividad causadas por factores extrínsecos al polinizador.

Por último, no se encontró alguna tendencia en la validez de los síndromes de polinización con respecto al ciclo de vida de las plantas estudiadas, pues se corroboró en dos de las tres especies de cada uno de los tres ciclos de vida evaluados. Esto difiere de lo esperado, pues se esperaba que se corroborara sólo para plantas con ciclo de vida perenne. Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que el ciclo de vida de las especies estudiadas, aunque importante, no es el único aspecto que influye en la validación de los síndromes de polinización. De hecho, es probable que su validación dependa de varios factores además del ciclo de vida, como puede ser la filogenia, la abundancia, el grado de perturbación de la localidad de estudio y el sistema de auto-incompatibilidad de las especies vegetales, entre otros. Por esta razón, es importante realizar estudios que contemplen estos y otros aspectos que puedan ayudar a encontrar un patrón más claro sobre la validez de los síndromes de polinización.

X. Literatura citada

- Aizen, M. A. 2007. Enfoques en el estudio de la reproducción sexual de las plantas en ambientes alterados: limitaciones y perspectivas. *Ecología Austral*, 17: 7-19.
- Aizen, M. A., y Vázquez, D. P. 2006. Flower performance in human-altered habitats. Pp. 159-179. En: Harder, L. D. y Barrett, S. C. H. (eds.). *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Álvarez, J., Carabias, J., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Nava, D., Rodríguez, F., Tovar, C., y Valiente, A. 1982. Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Armbruster, S., Fenster, C., y Dudash, M. 2000. Pollination 'principles' revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. Pp179-200. En: *The Scandinavian Association For Pollination Ecology Honours Knut Faegri*.
- Armbruster, W. S., Gong Y., y Huang, S. 2011. Are pollination “syndromes” predictive? *Asian Dalechampia* fit neotropical models. *American Naturalist* 178: 135-143.
- Arroyo, M. T. K., Primack, R., y Armesto, J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, 69(1), 82-97.
- Ashworth, L., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Avila-Sakar, G., Rosas-Guerrero, V., y Quesada, M. 2015. Pollination syndromes: a global pattern of convergent evolution driven by the most effective pollinator. Pp. 203 - 224. En: Pontarotti, P. (ed.). *Evolutionary Biology*. Springer, Cham.
- Benning, J. W. 2015. Odd for an ericad: nocturnal pollination of *Lyonia lucida* (Ericaceae). *American Midland Naturalist*, 174: 204-217.
- Bertin, R. I. 1989. Pollination biology. En: Abrahamson, W. G. (ed), *Plant–animal interactions*, 23–83. McGraw Hill, New York, NY.

- Bond, W. J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 344: 83-90.
- Buchmann, S. L., y Nabha, G. P. 1996. *Forgotten pollinators*. Island Press, Washington.
- Buchmann, S. L., y Shipman, C. W. 1990. Pollen harvesting rates for *Apis mellifera* L. on *Gossypium* (Malvaceae) flowers. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 92-100.
- Cane, J. H., y Dunne, R. 2014. Generalist bees pollinate red-flowered *Penstemon eatonii*: Duality in the hummingbird pollination syndrome. *The American Midland Naturalist*, 171: 365-370.
- Cano-Santana, Z., y Meave, J. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*, (041).
- Castillo, R. A. 1999. Selección dependiente de la frecuencia en plantas: polinización por engaño en *Begonia gracilis* HBK (Begoniaceae). Instituto de Ecología, vol. PhD. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Romero-Romero, M. A., Guadarrama-Chávez, P., Núñez-Castillo, O., Sánchez-Gallén I., y Meave, J. A. 2007. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: aspectos florísticos y ecológicos. Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 294 pp.
- Castillo, R. A., Caballero, H., Boege, K., Fornoni, J., y Domínguez, C. A. 2012. How to cheat when you cannot lie? Deceit pollination in *Begonia gracilis*. *Oecologia*, 169: 773-782.
- Chávez-Castañeda, N., y Gurrola-Hidalgo, M. A. 2009. Avifauna. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 261-275.
- Chávez-García, E., y Vázquez-Santana, S. 2012. Morfología floral y embriología de *Begonia gracilis* (Begoniaceae): su relevancia en la monoecia. *Botanical Sciences*, 90: 367-380.

- Consiglio, T. K., y Bourne, G. R. 2001. Pollination and breeding system of a neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guyana: a test of the predictability of syndromes. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 577–592.
- Cortés-Flores, J., Hernández-Esquivel, K. B., González-Rodríguez, A., e Ibarra-Manríquez, G. 2017. Flowering phenology, growth forms, and pollination syndromes in tropical dry forest species: influence of phylogeny and abiotic factors. *American Journal of Botany*, 104: 39-49.
- Crawley, M. J. 1997. Life history and environment. En: Crawley (ed.). *Plant ecology*. Blackwell Science, Oxford. Pp. 73-131
- Danieli-Silva, A., Tesserolli, J. M., Donatti, A. J., Pamplona, R., Vicente-Silva, J., Freitas, L., y Galarda, I. 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos*, 121: 35–43.
- de los Santos-Gómez, S. M. 2017. Evaluación de la validez de los síndromes de polinización de la comunidad de especies anuales de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- del Coro Arizmendi, M., López-Saut, E., Monterrubio-Solís, C., Juárez, L., Flores-Moreno, I., y Rodríguez-Flores, C. 2008. Efecto de la presencia de bebederos artificiales sobre la diversidad y abundancia de los colibríes y el éxito reproductivo de dos especies de plantas en un parque suburbano de la Ciudad de México. *Ornitología Neotropical*, 19: 491-500.
- Dukas, R. 1987. Foraging behavior of three bee species in a natural mimicry system: female flowers which mimic male flowers in *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae). *Oecologia*, 74(2): 256-263.
- Eggl, U., y Giorgetta, M. 2015. Flowering phenology and observations on the pollination biology of South American cacti. 1. *Denmoza rhodacantha*. *Haseltonia*, 20: 3–12.
- Enciso-de la Vega, S. V. 1979, Las lavas del Pedregal. *Ciencia y Desarrollo*, 25: 89-93.

- Erdtman, G. 1986. Pollen morphology and plant taxonomy: angiosperms Vol. 1. Almqvist & Wiksell, Stockholm.
- Espejo-Serna, A., y López-Ferrari, A. R. 1996. Comentarios florístico-ecológicos sobre las iridáceas mexicanas. *Acta Botánica Mexicana*, 34: 25-47.
- Espino-Espino, J., Rosas, F., y Cuevas-García, E. 2014. Variación temporal de visitantes florales en dos especies simpátricas de *Salvia* con floración simultánea y síndrome de polinización contrastante. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 161–166.
- Faegri, K., y van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., y Thomson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 375–403.
- Figuroa-Castro, D. M. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas del Pedregal de San Ángel, D.F. México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Figuroa-Castro, D. M., y Cano-Santana, Z. 2004. Floral visitor guilds of five allochronic flowering Asteraceous species in a xeric community in central Mexico. *Environmental Entomology*, 33:297–309.
- Figuroa-Castro, D. M., y Cano-Santana, Z. 2011. Effectiveness of Vectors of Pollen and Longevity of Capitula for Four Species of Asteraceae in Central Mexico. *The Southwestern Naturalist*: 162-171.
- Fishbein, M., y Venable, D. L. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 77: 1061-1073.
- Fumero-Cabán, J. J., y Meléndez-Ackerman, E. J. 2007. Relative pollination efficiency of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Boraginaceae). *American Journal of Botany*, 94: 419–424.
- Gadgil, M., y Bosset, W. H. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist*, 104: 11–24.

- García-González, F., y Ornos, C. 1998. Composición e identidad de los polinizadores de la zarzamora (*Rubus ulmifolius* Schott, 1818) en España Central. *Zoológica Baetica*, 9, 69-90.
- Gómez, J. M. 2000. Phenotypic selection and response to selection in *Lobularia maritima*: importance of direct and correlational components of natural selection. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 689-699.
- Gómez, J. M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 105-115.
- Gómez, J. M., Muñoz-Pajares, A. J., Abdelaziz, M., Lorite, J., y Perfectti, F. 2014. Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of Botany*, 113: 237–249.
- Gómez, J. M., y Zamora, R. 1999. Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, 80: 796-805.
- Gómez, J. M., y Zamora, R. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Naturalist*, 155: 657-668.
- Gomez, J. M., Munoz-Pajares, A. J., Abdelaziz, M., Lorite, J., y Perfectti, F. 2013. Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of botany*, 113(2), 237-249.
- Gong, Y. B., y Huang, S. Q. 2011. Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. *Oecologia*, 166: 671–680.
- Graham, S. A., Hirsinger, F., y Röbbelen, G. 1981. Fatty acids of *Cuphea* (Lythraceae) seed lipids and their systematic significance. *American Journal of Botany*, 68: 908-917.
- Grombone-Guaratini, M. T., Solferini, V. N., y Semir, J. 2004. Reproductive biology in species of *Bidens* L. (Asteraceae). *Scientia Agricola*, 61(2): 185-189.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): 9.

- Harder, L. D. 2000. Pollen dispersal and the floral diversity of Monocotyledons. Pp. 243-247. En: Wilson, K. L. y Morrison, D. A. (eds.). *Monocots: Systematics and Evolution*. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Hargreaves, A. L., Johnson, S. D., y Nol, E. 2004. Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? An experimental test in an “ornithophilous” African *Protea*. *Oecologia*, 140: 295–301.
- Harms, D. A., y Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67: 283-335.
- Herrera, C. M. 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos*, 58(3), 277-288.
- Herrera, C. M., 1987. Components of pollinator ‘quality’: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50: 79-90.
- Herrera, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil’s advocate approach. Pp. 65 -87. En: Lloyd D.G., Barrett S.C.H (ed). *Floral biology*. Springer, Boston, MA.
- Hingston, A. B., y McQuillan, P. B. 2000. Are pollination syndromes useful predictors of floral visitors in Tasmania? *Austral Ecology*, 25: 600–609.
- Iwasa, Y., y Cohen, D. 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant. *The American Naturalist*, 133(4): 480-505.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- Johnson, K. A. 2013. Are there pollination syndromes in the Australian epacrids (Ericaceae: Styphelioideae)? A novel statistical method to identify key floral traits per syndrome. *Annals of Botany*, 112: 141-149.
- Johnson, S. D., y Steiner, K. E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 140–143.
- Kay, K. M., y Schemske, D. W. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of Neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica*, 35: 198–207.

- Kearns, C. A., Inouye, D. W., y Waser, N. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83–112.
- Kevan, P. G., y Baker, H. G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology*, 28: 407-453.
- King, C., Ballantyne, G., y Willmer, P. G. 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 811-818.
- Knox, R. B. 1973. Pollen wall proteins: pollen-stigma interactions in ragweed and *Cosmos* (Compositae). *Journal of Cell Science*, 12: 421-443.
- Kowarik, I. 2008. On the role of alien species in urban flora and vegetation. Pp. 321-338. En: Marzluff J.M. *et al.*, (ed.). *Urban Ecology*. Springer, Boston, MA.
- Krakos, K. N., y Fabricant, S. A. 2014. Generalized versus specialized pollination systems in *Oenothera* (Onagraceae). *Journal of Pollination Ecology*, 14: 235-243.
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Robert Minckley, Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J., y Ricketts, T. H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10: 299-314.
- Lázaro, A., Hegland, S., y Totland, Ø. 2008. The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia*, 157: 249–257.
- Li, J.-K., y Huang, S. Q. 2009. Effective pollinators of Asian sacred lotus (*Nelumbo nucifera*): contemporary pollinators may not reflect the historical pollination syndrome. *Annals of Botany*, 104: 845–851.

- Linder, H. P. 1998. Morphology and the evolution of wind pollination. Pp. 123-135. En: Owens, S. J. y Rudall, P. J. (eds.). Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany. Royal Bot. Gard. Kew. Londres.
- Lot, A., y Cano-Santana, Z. 2009. Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Martén-Rodríguez, S., Almarales-Castro, A., y Fenster, C. B. 2009. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. *Journal of Ecology*, 97: 348–359.
- Martén-Rodríguez, S., y Fenster, C. B. 2008. Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* species from Puerto Rico. *Annals of Botany*, 102: 23–30.
- Mayfield, M. M., Waser, N. M., y Price, M. V. 2001. Exploring the 'most effective pollinator principle' with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany*, 88: 591–596.
- Molseed, E. 1970. The genus *Tigridia* (Iridaceae) of Mexico and Central America. University of California, Berkeley.
- Moser, D., Dullinger, S., Mang, T., Hülber, K., Essl, F., Frank, T., y Pascher, K. 2015. Changes in plant life-form, pollination syndrome and breeding system at a regional scale promoted by land use intensity. *Diversity and Distributions*, 21: 1319-1328.
- Muchhala, N. 2003. Exploring the boundary between pollination syndromes: bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae). *Oecologia*, 134: 373–380.
- Muchhala, N. 2006. The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): specialization and syndromes. *American Journal of Botany*, 93: 1081-1089.
- Murcia, C. 2002. Ecología de la polinización. Pp. 493-530. En: Guariguata, M. R. y Kattan, G. H. (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. LUR, Costa Rica.
- Murúa, M., y Espíndola, A. 2015. Pollination syndromes in a specialised plant–pollinator interaction: does floral morphology predict pollinators in *Calceolaria*? *Plant Biology*, 17: 551–557.

- Ne'eman, G., Dafni, A., y Potts, S. G. 1999. A new pollination probability index (PPI) for pollen load analysis as a measure for pollination effectiveness of bees. *Journal of Apicultural Research*, 38: 19-23.
- Ne'eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S. G., y Dafni, A. 2010. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews*, 85: 435–451.
- Noronha, M. R., y Gottsberger, G. 1980. A polinização de *Aspilia floribunda* (Asteraceae) e *Coclospermum regium* (Coclospermaceae) e a relação das abelhas visitantes com outras plantas do cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 3, 67-77.
- Ollerton, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant–pollinator systems. *Journal of Ecology*, 84: 767–769.
- Ollerton, J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los Artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 741-758.
- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N. M., Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C. I., y Rotenberry, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*, 103: 1471–1480.
- Ollerton, J., y Watts, S. 2000. Phenotype space and floral typology—towards an objective assessment of pollination syndromes. *Det Norske VidenskapsAkademi. I. Matematisk-Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie*, 39: 149–159.
- Ollerton, J., Winfree, R., y Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120: 321–326.
- Pauw, A. 2006. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *American Journal of Botany*, 93: 917–926.
- Pérez, F., Arroyo, M. T. K., Medel, R., y Hershkovitz, M. A. 2006. Ancestral reconstruction of flower morphology and pollination systems in *Schizanthus* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 93: 1029–1038.

- Pinilla-Gallego, M. S., y Nates-Parra, G. 2015. Visitantes florales y polinizadores en poblaciones silvestres de agraz (*Vaccinium meridionale*) del bosque andino colombiano. *Revista Colombiana de Entomología*, 41: 112-119.
- Proctor, M., Yeo, P., y Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Oregon.
- Pugliese, A. 1987. Optimal resource allocation and optimal size in perennial herbs. *Journal of Theoretical Biology*, 126(1), 33-49.
- Pugliese, A. 1988. Optimal life history models: effects of nonlinearities in the response of reproductive success to investment. In *Biomathematics and related computational problems* (pp. 223-235). Springer, Dordrecht.
- Pugliese, A., y Kozłowski, J. 1990. Optimal patterns of growth and reproduction for perennial plants with persisting or not persisting vegetative parts. *Evolutionary Ecology*, 4(1), 75-89.
- Real, L. 1983. *Pollination biology*. Academic Press, Londres.
- Renner, S. S. 1998. Effects of habitat fragmentation on plant-pollinator interactions in the tropics. Pp. 339-360. En: Newbery, D. M., Prins, H. H. T. y Brown, N. D. (eds.). *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell Scientific, Londres.
- Reynolds, R. J., Westbrook, M. J., Rohde, A. S., Cridland, J. M., Fenster, C. B., y Dudash, M. R. 2009. Pollinator specialization and pollination syndromes of three related North American *Silene*. *Ecology*, 90: 2077–2087.
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J. M., y Quesada, M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters*, 17: 388–400.
- Rosas-Guerrero, V., Quesada, M., Armbruster, W. S., Perez-Barrales, R., y Smith, S. D. 2011. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution*, 65: 350–364.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional*, 8: 59-129.

- Rzedowski, J., y de Rzedowski, G. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, Mich.
- Sazima, M., y Machado, I. C. S. 1983. Biología floral de *Mutisia coccinia* St. Hil. (Asteraceae). Revista Brasileira de Botânica, 6(2): 103-108.
- Schemske, D. W., y Horvitz, C. C. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. Science, 225: 519-521.
- SEREPSA (Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel). 2013. Portal oficial de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel. Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Ciudad Universitaria, México, D.F. Fecha de creación: 4-sep-2013. Disponible en Internet: <http://www.repsa.unam.mx>. Fecha de acceso: 23-ago-2018.
- Smith, S. D, Ane, C., y Baum, D. A. 2008. The role of pollinator shifts in the floral diversification of *lochroma* (Solanaceae). Evolution, 62: 793-806.
- Spellenberg, R. 2001. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 93. Familia Nyctaginaceae. Instituto de Ecología A. C., Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms: pollination mechanisms. Annual Review of Ecology and Systematics, 1: 307–326.
- Strakosh, S. C., y Ferguson, C. J. 2005. Pollination biology of four southwestern species of *Phlox* (Polemoniaceae): insect visitation in relation to corolla tube length. Southwestern Naturalist, 50: 291–301.
- Tenorio-Lezama, P. 2009. Malezas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Omega, Barcelona.
- Thompson, J. N. 1994. The coevolutionary process. Universidad de Chicago, Chicago, Illinois.

- Valdivia, C. E., y Niemeyer, H. M. 2006. Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? Assessment of diurnal and nocturnal pollination of *Escallonia myrtoidea*. *New Zealand Journal of Botany*, 44: 135–141.
- Velázquez-López, R. R., Cano-Santana, Z., y Damián-Domínguez, X. 2009. Historia natural y biología reproductiva de la flor del tigre, *Tigridia pavonia* (Iridaceae). En: Biodiversidad del Pedregal de San Ángel, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF, México: 329-336.
- Viejo-Montesinos, J. L., y Ornos, C. G. 1997. Los Insectos Polinizadores: una aproximación antropocéntrica. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 20: 71-74.
- Waser, N. M., y Ollerton, J. 2006. *Plant-Pollinator Interactions. From Specialization to Generalization*. Universidad de Chicago, Chicago.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., y Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043–1060.
- Wester, P., y Claßen-Bockhoff, R. 2011. Pollination syndromes of New World *Salvia* species with special reference to bird pollination. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 98: 101–155.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Universidad de Princeton, Nueva Jersey.
- Wilson, P., y Thomson, J. D. 1996. How do flowers diverge? Pp. 88–111. En: Lloyd D. G. y Barret, S. (eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman y Hall, Londres.
- Wilson, P., Castellanos, M. C., Hogue, J. N., Thomson, J. D., y Armbruster, W. S. 2004. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos*, 104: 345–361.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. Pp. 51-95. En: Real, L. (ed.). *Pollination biology*. Academic Press. Orlando.
- Yumoto, T. 1986. The ecological pollination syndromes of insect pollinated plants in alpine meadow. *Ecological Research*, 1: 83–95.

Zhang, L., Barrett, S. C. H., Gao, J. Y., Chen, J., Cole, W. W., Liu, Y., Bai, Z. L., y
Li, Q. J. 2005. Predicting mating patterns from pollination syndromes: the
case of “sapromyophily” in *Tacca chantrieri* (Taccaceae). *American Journal
of Botany*, 92: 517–524.



CERTIFICADO DE ASISTENCIA
que se otorga a

Samantha Maite de los Santos Gómez

Por haber participado en el
Curso Latinoamericano en Análisis de Datos Multivariados para Biología,
Ecología y Ciencias Ambientales usando PRIMER v7 & PERMANOVA+ *add on*
27 de noviembre al 8 de diciembre de 2017
Hotel del Gobernador, Mérida, Yucatán, México


Dr. Juan J. Cruz Motta
Facilitador
Universidad de Puerto Rico


Prof. Xavier Chiappa, Ph.D.
Coordinador General
Unidad Académica Yucatán, UNAM


Dr. Edlin Guerra Castro
Facilitador
CONACYT - FC UNAM



ASOCIACIÓN
LATINOAMERICANA
DE BOTÁNICA



ASOCIACIÓN
BOTÁNICA
ECUATORIANA



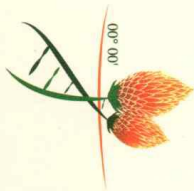
CCE
BENJAMÍN
CARRIÓN



Universidad
Técnica de
Cotopaxi



Universidad
Central
del Ecuador



XII CONGRESO
LATINOAMERICANO
DE BOTÁNICA

21-28 Octubre 2018 | Quito - Ecuador

Otorga el presente

CERTIFICADO

a:

Samantha Maite de los Santos - Gómez

por su participación como:

Ponente del poster EVALUACIÓN DE LA VALIDEZ DE LOS SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN EN DOS
ESPECIES CON MORFOLOGÍA FLORAL CONTRASTANTE

En el XII CONGRESO LATINOAMERICANO DE BOTÁNICA

Realizado en Quito-Ecuador, del 21 al 28 de Octubre de 2018.

Con una duración de 1 horas.

Ailina Freire Ferro, Ph.D.
Presidenta del XII Congreso
Latinoamericano de Botánica

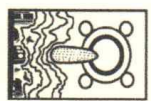
Sr. Camilo Restrepo Guzmán
Presidente de la Sede
Nacional de la CCE

Ing. MBA. Fabricio Tinajero
Rector de la Universidad
Técnica de Cotopaxi

Dr. Fernando Sempértegui, Ph.D.
Rector de la Universidad
Central del Ecuador



LA DIRECCIÓN GENERAL DE
DIVULGACIÓN DE LA CIENCIA



35 años
REPSA
Repositorio de Información Científica
1983-2018
CU/UNAM
Regimen de los fondos de fidei

Otorga la Presente

Constancia

a:

SAMANTHA MAITE DE LOS SANTOS-GÓMEZ, DULCE MARÍA
FIGUEROA-CASTRO Y CARLOS CASTAÑEDA-POSADAS

Por su conferencia

Validez de los síndromes de polinización en plantas anuales

80. Coloquio sobre Riqueza Natural y Sociedad:
Inventarios Biológicos y Análisis Socio-Ecológico de una reserva
urbana para la sustentabilidad del campus de Ciudad Universitaria

"Por mi raza hablará el espíritu"
Ciudad Universitaria, CDMX, a 15 de noviembre de 2018

Dr. Carlos Jesús Balderas Valdivia
Biodiversidad y Conservación de la Naturaleza, DGDC, UNAM

Dra. Silke Cram Heydrich
Secretaría Ejecutiva de la REPSA

DGDCUNAM
Divulgación de la Ciencia



Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel



Repositorio de Información Científica
1983-2018
CU/UNAM



JARDINES DE MÉXICO.

Naturalmente Inolvidable



ESCUELA de
JARDINERÍA
Jardines de México

La Asociación Mexicana de la Dalia o Acocoxochitl, A.C.

Otorga el presente Reconocimiento a:

Bióloga Samantha Maite de los Santos Gómez

Por su valiosa participación en el

17° Encuentro sobre Conocimientos de la Dalia en México,

Con el Tema “*Visitadores florales y polinizadores efectivos de Dahlia coccinea en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México*”,

celebrado en las instalaciones de **Jardines de México** dentro de las festividades del Día Nacional de la Dalia.

Jojutla, Morelos a 4 de agosto de 2019

Ma. Guadalupe Treviño de Castro
Presidenta
Asociación Mexicana de la
Dalia o Acocoxochitl, A.C.

Arq. Oscar Jiménez León
Director de Escuela de Jardinería
Jardines de México.



Congreso Nacional de
Fauna Nativa
en Ambientes Atropizados
Puebla, Pue. | 11 al 13-Sep-2019
Facultad de Ciencias Biológicas de la
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla



La Red Temática Biología, Manejo y Conservación de Fauna Nativa en ambientes Atropizados (REFAMA), la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) y el Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO) de la Universidad Veracruzana, otorgan la presente

CONSTANCIA

**Samantha Maite de los Santos Gómez,
Dulce María Figueroa Castro y Carlos Castañeda Posadas**

Por su participación como Ponente de la charla

El papel de *Apis mellifera* como polinizador de especies vegetales nativas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México en el V Congreso Nacional de Fauna Nativa en Ambientes Atropizados celebrado del 11 al 13 de septiembre de 2019 en Puebla, Pue.


Dr. Salvador Aguilera Salas
Catedrático de la Facultad de Ciencias Biológicas, BUAP


Dra. María Estephan Simey González
Co-organizadora del V Congreso REFAMA




Dr. Romeo Saldaña
Responsable de la red REFAMA
Organizador del V Congreso REFAMA



**La Sociedad Científica Mexicana de Ecología
y la Facultad de Ciencias Naturales de la
Universidad Autónoma de Querétaro**

otorgan la presente

CONSTANCIA

a

**Samantha Maite de los Santos-Gómez,
Dulce María Figueroa-Castro, Carlos Castañeda-Posadas.**

por su contribución con el cartel titulado

**Polinizadores efectivos y validez de los síndromes de polinización
de tres especies con morfología floral contrastante en la
Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México.**

en el **VII CONGRESO MEXICANO DE ECOLOGÍA**
celebrado del 29 de septiembre al 4 de octubre de 2019

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla
*Presidente de la
Sociedad Científica Mexicana de Ecología*

Dr. Humberto Suzán Azpiri
*Presidente del
Comité Organizador Local*

Juriquilla, Santiago de Querétaro, Querétaro.

La Sociedad Botánica de México, A.C., otorga la presente constancia a

Samantha Maite De Los Santos Gómez

Dulce María Figueroa Castro

Carlos Castañeda Posadas

como ponente(s) en la modalidad de

CARTEL

con el trabajo titulado

Visita de flores y síndrome de polinización de tres especies con morfología contrastante en la Reserva del

Pedregal de San Ángel

Atentamente

Aguascalientes, Ags., a 26 de octubre de 2019



Dr. Luis Gerardo Hernández Sandoval

Sociedad Botánica de México, A.C.

residencia

Dr. Gilberto Alejandro Osorio Acosta
Coordinación del XXI Congreso Mexicano de Botánica
Universidad Autónoma de Aguascalientes

Biol. Eligio Arturo Victoria Hernández
Coordinación del XXI Congreso Mexicano de Botánica
Instituto Nacional de Estadística y Geografía