



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto de la variación intraindividual en el néctar en la
interacción entre *Turnera velutina* y sus defensores y
polinizadores asociados**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

ITZEL LEMUS DOMÍNGUEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. KARINA BOEGE PARÉ
2014**

Ciudad Universitaria



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1.- Datos del alumno

Apellido paterno
Apellido materno
Nombre (s)
Teléfono
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera
Número de cuenta

1.- Datos del alumno

Lemus
Domínguez
Itzel
11 13 15 17
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307264419

2.- Datos del tutor

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

2.- Datos del tutor

Dra.
Karina
Boege
Paré

3.- Datos del sinodal 1

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

3.- Datos del sinodal 1

Dr.
Zenón
Cano
Santana

4.- Datos del sinodal 2

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

4.- Datos del sinodal 2

Dr.
César Augusto
Domínguez
Pérez-Tejada

5.- Datos del sinodal 3

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

5.- Datos del sinodal 3

Dra.
Cecilia
Díaz
Castelazo

6.- Datos del sinodal 4

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

6.- Datos del sinodal 4

Dra.
Martha Juana
Martínez
Gordillo

7.- Datos del trabajo escrito

Título

7.- Datos del trabajo escrito

Efecto de la variación intraindividual en el néctar en la interacción entre *Turnera velutina* y sus defensores y polinizadores asociados.

Número de páginas

50 p

Año

2014

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México por ser la institución que desde la preparatoria me ha brindado educación, a todos los profesores con quienes tome clase y a todos los mexicanos que con sus impuestos sustentan a la universidad.

Al proyecto PAPIIT-IN215010 por el financiamiento para la realización de este trabajo.

A la Dra. Karina Boege Paré por toda la asesoría que me brindo durante la elaboración de esta tesis, por su paciencia y porque siempre me ayudó a resolver todas las dudas que surgieron, le agradezco mucho por sentarse conmigo a ver los análisis estadísticos y por todas las revisiones que realizó hasta la versión final.

A los miembros del jurado que evaluaron y enriquecieron este trabajo con sus comentarios: Dr. Cesar Augusto Domínguez Pérez-Tejada, Dr. Zenón Cano Santana, Dra. Cecilia Díaz Castelazo y Dra. Martha Juana Martínez Gordillo.

Al M. en C. Rubén Pérez Ishiwara por el apoyo logístico brindado durante el trabajo de campo.

A todo el personal del CICOLMA por su apoyo durante mi estancia en la estación.

Al Dr. Zenón Cano Santana por revisar mi trabajo las veces que fueron necesarias y por todos los comentarios y dudas que me resolvió, aprendí mucho al realizar sus correcciones.

Al M. en C. Sergio Enrique Ramos Castro porque sin sus plantas ni sus datos de néctar floral no hubiera sido posible realizar este trabajo. A la Biol. Nora Villamil Buenrostro por realizar las mediciones de néctar extrafloral y proporcionarme sus datos, tampoco hubiera sido posible plantear este experimento sin estos datos.

A los integrantes del laboratorio de Interacción Planta- Animal, en especial a la M. en C. Xóchitl Damián Domínguez, a la M. en C. Sofía Ochoa y al Dr. Diego Carmona por ayudarme con mis análisis estadísticos; y a la Dra. Paula Sosenski quien al ser mi profesora me contagió su gusto por las plantas y las interacciones, y por su apoyo durante toda mi estancia en el laboratorio.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres Sergio Lemus Morales y Elvira Domínguez Cerón que siempre me han brindado todo su apoyo y me han alentado a seguir adelante en lo que quiero hacer. Son un gran ejemplo a seguir y siempre me he sentido orgullosa de ser su hija, gracias por todo lo que me han dado.

A mi hermana Irma Lemus Domínguez porque desde que recuerdo siempre has estado a mi lado, eres mi mejor amiga y espero que siempre sea así. Todo lo que he vivido no sería tan divertido si no hubiera sido contigo.

A Augusto, gracias por el cariño que me das, eres una persona muy especial para mí, sabes como sacarme una sonrisa siempre. Gracias por todas esas pláticas que hemos tenido sobre nuestros proyectos, muchos de esos comentarios me ayudaron a enriquecer este trabajo y gracias por ayudarme a identificar mis hormigas.

A mis amigas del CCH Paulina y Maryel, aunque ya no nos hemos visto siempre estuvieron cuando las necesitaba. A mis amigas Rosario, Laura y Annette por todo lo que he aprendido de ustedes y por todos esos momentos que pasamos dentro y fuera de la facultad. A todos los amigos que conocí a lo largo de la carrera, tomando clase o en prácticas de campo, en especial de mi grupo de primer semestre.

ÍNDICE

RESUMEN	i
INTRODUCCIÓN	1
Interacciones mutualistas	1
Mirmecofilia	1
Costos y beneficios de la mirmecofilia	2
Polinización	4
Costos y beneficios de la polinización	4
Estrategias de engaño	5
La variación intraindividual como estrategia de engaño	6
OBJETIVO	8
HIPÓTESIS.....	8
MÉTODOS.....	9
Sitio de estudio.....	9
Sistema de estudio	9
Medición de néctar floral	11
Medición de néctar extrafloral	11
Elección de plantas	12
Procedimientos de campo	12
Patrullaje de hormigas	13
Visita de polinizadores.....	13
Análisis estadísticos	14
RESULTADOS	16
Hormigas visitantes.....	16
Comportamiento de cada género de hormigas en campo	16

Contenido de azúcar en el néctar extrafloral	19
Variación del contenido de azúcar en el néctar extrafloral y abundancia instantánea de hormigas	20
Variación del contenido de azúcar en el néctar extrafloral y patrullaje de hormigas	21
Visitantes florales	22
Contenido de azúcar en el néctar floral	23
Variación del contenido de azúcar en el néctar floral y la visita de polinizadores ...	24
Visita de hormigas y visita de polinizadores	25
Néctar floral y néctar extrafloral.....	26
DISCUSIÓN	27
CONCLUSIONES	33
LITERATURA CITADA.....	34

RESUMEN

En los mutualismos es frecuente que los beneficios intercambiados entre especies interactuantes tengan costos asociados a la producción de las recompensas o servicios asociados a este tipo de interacción. Como consecuencia, distintas estrategias de engaño han evolucionado en diversas especies, que se traducen en una reducción en dichos costos, pero sin dejar de recibir los beneficios de la interacción. En el caso de las plantas, una estrategia de engaño puede ser una reducción de la inversión promedio en las recompensas que ofrece a sus mutualistas, junto con un aumento en su variación intraindividual. Esto resultaría en una menor inversión energética en la producción de recompensas, sin que esta reducción sea detectada por los mutualistas. En este trabajo se evaluó, por primera vez, si distintos niveles de inversión promedio y de variación intraindividual en la cantidad de azúcar en el néctar las plantas ofrecen a sus hormigas defensoras y polinizadores tienen un efecto sobre la tasa de patrullaje de hormigas y la tasa de visita de polinizadores que recibe. Se eligieron 15 familias genéticas de *Turnera velutina* con distinta inversión promedio y varianza intraindividual en el néctar floral y extrafloral. Las familias se categorizaron en cuatro grupos, de acuerdo a su media (alta y baja) y varianza (alta y baja). En estas plantas se estimó la abundancia instantánea de hormigas y el patrullaje puntual en las ramas, los nectarios extraflorales y el tallo. Adicionalmente se realizaron observaciones para estimar la tasa de visita de polinizadores. Los resultados mostraron que la producción promedio y la varianza intraindividual en el néctar extrafloral explicaron el número de hormigas visitando las plantas: aquellas con una inversión promedio baja pero con una variación alta atrajeron mayor número de hormigas. Por esta razón, se propone que la variación intraindividual en la cantidad de azúcar en el néctar extrafloral que *T. velutina* ofrece a sus mutualistas puede ser considerada como una estrategia de engaño exitosa ya que las hormigas no detectaron la reducción en la inversión promedio por planta, probablemente debido a la alta variación intraindividual. En el caso de la visita de polinizadores, ocurrió independientemente de los niveles de variación intraindividual y producción promedio de azúcar en el néctar floral, lo que sugiere que otros factores, como el despliegue floral o la cantidad de polen, pueden estar determinando su comportamiento de forrajeo.

Palabras clave: variación intraindividual, estrategia de engaño, mirmecofilia, polinización, néctar

INTRODUCCIÓN

Interacciones mutualistas

Las interacciones interespecíficas pueden tener un efecto positivo, negativo o neutro sobre al menos una de las especies participantes (Labandeira, 2002). Cuando la adecuación de una de las especies aumenta y la de otra especie disminuye estas interacciones se denominan antagonismos, mientras que cuando ambas especies se benefician por la interacción se denominan mutualismos o interacciones de explotación recíproca (Bronstein, 2001; Begon *et al.*, 2006). Sin embargo, estas interacciones están expuestas a factores bióticos y abióticos que pueden afectar su intensidad o el beneficio que cada especie obtiene de la misma, por lo que no son estables a través del tiempo (Bronstein, 2001). En el caso de los mutualismos existen cuatro predicciones acerca de su estabilidad. Se ha propuesto que los mutualismos, y en particular los que son obligados, son vulnerables a la extinción (Sachs y Simms, 2006). Los mutualismos también pueden convertirse en antagonismos si en la interacción aparecen organismos parásitos que reciben los beneficios sin pagar los costos de la interacción (Bronstein, 2001). Otra predicción es que si el costo de la interacción es mayor que el beneficio, la interacción puede concluir y las especies interactuantes pueden volver a ser autónomas (Sachs y Simms, 2006). Finalmente, si los beneficios obtenidos de la interacción son mayores que los costos, los mutualismos pueden permanecer estables a través del tiempo (Begon *et al.*, 2006).

Los mutualismos establecidos entre plantas e insectos son muy frecuentes y complejos y, en algunos casos, son vitales para la supervivencia de las especies involucradas (Labandeira, 2002). Entre los ejemplos clásicos de mutualismos se encuentran la mirmecofilia y la polinización (Pellmyr, 2002).

Mirmecofilia

La mirmecofilia es la relación mutualista establecida entre hormigas y plantas (Jolivet, 1986), relación que surgió hace aproximadamente 120 millones de años (Wilson, 1971). Esta interacción involucra sistemas de recompensas y servicios con distintos grados de dependencia entre las especies participantes, desde un mutualismo obligado hasta una asociación facultativa (Beattie y Hughes, 2002). La mirmecofilia ha surgido en varios

grupos de plantas y hormigas. Se encuentra ampliamente distribuida en los bosques tropicales de América, Asia y África (Ibarra y Dirzo, 1990; Del Val y Dirzo, 2004). En América se han descrito 180 especies de hormigas pertenecientes a cinco subfamilias que presentan este tipo de mutualismo (Jolivet, 1998). Tan sólo en la selva de Los Tuxtlas, México, se han registrado 31 especies de hormigas asociadas a 29 especies de plantas (Aguirre *et al.*, 2013).

Costos y beneficios de la mirmecofilia

Se han realizado numerosos estudios con plantas mirmecofílicas alrededor del mundo en los que se ha comprobado que la presencia de hormigas asociadas a los nectarios extraflorales brinda beneficios a las plantas (Janzen, 1967; Janzen, 1969; Koptur *et al.*, 1998; Oliveira *et al.*, 1999; Cuautle y Rico-Gray, 2003; Rudgers y Gardener, 2004). Entre los beneficios que las hormigas brindan a las plantas se encuentran la protección contra herbívoros, la dispersión de semillas, la eliminación de plantas trepadoras, la polinización y el enriquecimiento con nutrientes (Beattie, 1985; Delabie *et al.*, 1996; Jolivet, 1998; Beattie y Hughes, 2002). La dispersión de semillas se lleva a cabo cuando se transportan las semillas al hormiguero (Delabie *et al.*, 1996). Las semillas que se pierden durante el transporte colonizan nuevas áreas y evitan la competencia, mientras que las semillas que llegan al hormiguero reciben protección contra herbívoros y son almacenadas en suelos más fértiles (Westoby *et al.*, 1991; Delabie *et al.*, 1996; del Val y Dirzo, 2004). El enriquecimiento con nutrientes ocurre porque las hormigas abandonan material orgánico como restos de presas en áreas cercanas a las plantas, por lo que en esa área hay mayor concentración de nitrógeno, fósforo y potasio, elementos indispensables para el crecimiento de las plantas (Benzing, 1991). La limpieza ocurre cuando las hormigas eliminan plantas trepadoras, epífitas o plántulas de otras especies (Delabie *et al.*, 1996). Las hormigas no están especializadas en la polinización, pero se han reportado casos en los que llevan a cabo polinización efectiva y, en algunas especies de plantas son indispensables para su reproducción (Jolivet, 1986). Finalmente, la protección contra herbívoros ocurre como consecuencia del forrajeo de las hormigas sobre la superficie de las plantas durante el cual depredan o ahuyentan a los organismos que se alimentan del tejido vegetal (Jolivet, 1998).

Como consecuencia de los beneficios que las hormigas pueden brindar a las plantas, éstas han desarrollado diversos atributos (*i.e.*, recompensas) que promueven la presencia y la permanencia de las hormigas sobre sus tejidos (Beattie, 1985). Por ejemplo, las plantas producen estructuras huecas que son utilizadas como lugares de anidamiento, así como corpúsculos nutritivos y néctar extrafloral que sirven como alimento para las hormigas (Beattie, 1985; Jolivet, 1998; Delabie *et al.*, 1996). Probablemente la recompensa más común entre las plantas mirmecófitas es la producción de néctar en nectarios extraflorales (NEFs) (Koptur, 1992). Estas glándulas secretoras se localizan en pecíolos, ramas, estípulas o tallos de las plantas y no están involucrados en la polinización. Los NEFs producen néctar compuesto por azúcares, aminoácidos, lípidos y otros compuestos orgánicos que proporcionan gran cantidad de energía a los animales que consumen esta solución (Elías, 1983). Sin embargo, se ha demostrado que el néctar extrafloral (NEF) tiene un costo fisiológico ya que los recursos destinados a su producción no pueden ser utilizados para realizar otras funciones (Frederickson *et al.*, 2012). El NEF además puede atraer a enemigos naturales de las plantas (Jolivet, 1998). Otro tipo de costos ocurre cuando las hormigas se alimentan de las recompensas producidas por las plantas sin atacar efectivamente a sus enemigos naturales, si se alimentan directamente de tejidos o si dañan las estructuras reproductivas como el pistilo y el polen afectando la visita de polinizadores eficaces (Beattie, 1985; Yu y Pierce, 1998; Gaume y McKay, 1999; Assunção *et al.*, 2014). Otro tipo de recompensas producidas por las plantas son los corpúsculos nutritivos, que son estructuras epidérmicas ricas en proteínas, lípidos, carbohidratos y almidón y representan un alimento muy completo para las hormigas que los recolectan y los llevan a su colonia (Delabie *et al.*, 1996). Finalmente, también existen las estructuras huecas de anidamiento o domacios, que son cavidades en bulbos, espinas, tubérculos, raíces de las plantas, pliegues de las hojas o agallas que las hormigas utilizan para establecer sus colonias (Beattie, 1985). Un costo asociado a estas estructuras es una mayor susceptibilidad de las estructuras huecas a romperse (Blatrix *et al.*, 2012).

En una interacción mirmecofílica, los costos para las hormigas se relacionan con el tiempo y la energía consumidos durante el forrajeo (Detrain *et al.*, 1999). El tiempo de forrajeo consiste en el periodo de búsqueda del alimento, que incluye el costo metabólico por producir señales de reclutamiento (feromonas, señales táctiles o visuales) y el tiempo

empleado para guiar a otras hormigas al recurso, y las ganancias son medidas en términos de consumo calórico (Detrain *et al.*, 1999; Madi y Jaffé, 2006).

Polinización

La polinización es la transferencia de los granos de polen de las anteras al estigma de una o varias flores (Proctor *et al.*, 1996). La transferencia de polen se lleva a cabo por vectores abióticos, como el viento y el agua, o bióticos, como murciélagos, aves, roedores pequeños e insectos (Pellmyr, 2002). El éxito de la polinización depende del uso de señales para atraer a los polinizadores que generalmente buscan recompensas alimenticias (Benítez-Vieyra *et al.*, 2010). Las señales pueden ser visuales como la forma, el tamaño y el color de las flores, u olfativas como compuestos volátiles o esencias (Dafni, 1994, Proctor *et al.*, 1996; Pellmyr, 2002).

Costos y beneficios de la polinización

El uso de vectores bióticos como dispersores de polen brinda ventajas a las plantas como una mayor efectividad en la transferencia de polen ya que los animales buscan recursos activamente en las flores aumentando la probabilidad de que un grano de polen de una flor alcance el estigma de otra flor (Pellmyr, 2002). Otra ventaja es una mayor producción de semillas debido a que la polinización es más exitosa cuando el polen proviene de flores de diferentes individuos que de flores de la misma planta (Ambruster, 2012). En particular, cuando la polinización ocurre entre distintos individuos se incrementa la probabilidad de que caracteres desfavorables recesivos no sean expresados y disminuye la depresión por endogamia (Barth, 1985).

Entre las recompensas que obtienen los polinizadores se encuentran granos de polen, néctar, fragancias, aceites, tejidos florales, sitios de apareamiento y sitios de anidamiento (Ambruster, 2012). La mayoría de estos recursos representan un componente importante de su alimentación (Beattie y Hughes, 2002). El polen está formado por sustancias de reserva, como lípidos, proteínas, vitaminas y carbohidratos, mientras que el néctar está compuesto por polisacáridos como fructosa, sacarosa y glucosa, aminoácidos, ácidos orgánicos y lípidos, alcaloides, fenoles y vitaminas que al ser metabolizados por los insectos les dan energía rápidamente (Bentley, 1977). Los tejidos florales como los estaminodios (estambres que han perdido su función) o los petalodios también pueden ser

comidos por los visitantes florales para obtener energía (Ambruster, 2012). Las recompensas ofrecidas por las plantas, además de representar una fuente energética pueden tener otras funciones. Por ejemplo, los aceites que algunas plantas producen en sus flores son utilizados por los insectos como impermeabilizantes en sus sitios de nidificación (Buchmann, 1987).

Al igual que en el caso de las hormigas, los costos para los polinizadores se relacionan con el tiempo y la energía necesaria para el forrajeo (Kamil y Roitblat, 1985; Detrain *et al.*, 1999). La hipótesis de forrajeo óptimo más aceptada es que para buscar recursos y actualizar información sobre su calidad en el ambiente, los polinizadores siguen un proceso de inferencia bayesiana en el que aprenden de la experiencia y actualizan la información de la relación entre las señales y la recompensa después de cada visita (Biernaskie *et al.*, 2009). Sin embargo adquirir, almacenar y recordar información es un proceso biológico costoso, por esta razón un animal que forrajea debe minimizar el tiempo de forrajeo y maximizar la cantidad de calorías consumidas por unidad de tiempo (Detrain *et al.*, 1999; Dukas, 1999).

Estrategias de engaño

Los mutualismos, más que relaciones altruistas son considerados como interacciones de explotación recíproca que se mantienen siempre y cuando el beneficio que cada interactuante obtiene de la interacción sea mayor que los costos que representa mantener dicha relación (Bronstein, 1998; Rutter y Rausher, 2004). En este contexto, es común que surjan conflictos de interés entre las especies interactuantes, ya que ambas partes se benefician al invertir una cantidad mínima de recursos para mantener la interacción (Sachs *et al.*, 2004). Este conflicto de interés favorece la evolución de individuos tramposos, que son aquellos que expresan estrategias para invertir menos recursos en la interacción sin dejar de obtener los mismos beneficios que individuos que producen más recompensas (Soberón-Mainero y Martínez del Río, 1985).

En el caso de los polinizadores, algunos han desarrollado estrategias para reducir el costo de la interacción, tal como lo hacen los insectos robadores de néctar que perforan la corola y se alimentan del néctar sin realizar ninguna polinización (Inouye, 1980; Irwin, 2010). Otro ejemplo son los visitantes que explotan el recurso pero no están

morfológicamente adaptados para llevar a cabo una polinización efectiva (Nicolson, 2007; Irwin, 2010). En el caso de las plantas una manera de maximizar el beneficio que obtienen de una interacción mutualista es reducir el costo de la producción de recompensas sin que esto sea detectado por los mutualistas y traducido en una reducción en la intensidad de forrajeo (Ferriere *et al.*, 2002). Por ejemplo, se han identificado plantas que no producen recompensas pero presentan características florales que constituyen señales para los polinizadores (*e.g.*, color, olor o forma) (Jersáková *et al.*, 2006). En otros casos, las plantas producen flores similares a las hembras de sus polinizadores y, así, engañan al polinizador macho quien intenta copular con estas flores y como consecuencia llevan a cabo polinización efectiva sin obtener ninguna recompensa (Ciotek *et al.*, 2006). Estas estrategias se han catalogado dentro del concepto de polinización por engaño y han evolucionado en al menos 32 familias y 7500 especies de plantas (Renner, 2006). Éstos son ejemplos de estrategias de engaño extremas en las que uno de los interactuantes ha perdido su comportamiento mutualista a través del tiempo, pero han conservado la capacidad de obtener el beneficio. Sin embargo, en la naturaleza también existen estrategias de engaño más sutiles (Bronstein, 2001); por ejemplo, una estrategia de engaño sutil puede manifestarse por medio del aumento de la variación intraindividual en la producción de recompensas (Herrera, 2009; Benítez-Vieyra *et al.*, 2010; Benítez-Vieyra *et al.*, 2014).

La variación intraindividual como estrategia de engaño

Las plantas, como organismos modulares, expresan variación fenotípica en los caracteres de cada metámero (Herrera, 2009). Esta variación intraindividual se ha encontrado en los atributos de distintos órganos de las plantas, como hojas, flores, frutos y semillas (Koptur, 1992; Biernaskie *et al.*, 2002; Herrera *et al.*, 2006; Canto *et al.*, 2007; Herrera, 2009). Como estos órganos frecuentemente sirven de alimento para animales, su variación intraindividual puede ser objeto de selección natural, si ésta produce algún tipo de beneficio para las plantas, por ejemplo, la reducción de la inversión promedio en la recompensa ofrecida a sus mutualistas (Herrera, 2009).

Para que la variación intraindividual sea considerada como una estrategia de engaño es necesario que los mutualistas no distingan entre individuos con una inversión promedio alta o baja en las recompensas; de esta manera las plantas pueden reducir el costo de la

interacción y obtener el mismo beneficio. En el caso del néctar, se ha descrito una gran variación intraindividual en volumen, composición y concentración de azúcares (Boose, 1997; Biernaskie *et al.*, 2002; Herrera *et al.*, 2006; Canto *et al.*, 2007). Esta variación puede influir sobre los patrones de forrajeo de los mutualistas. En este contexto, los mutualistas que forrajean sobre plantas con alta variación intraindividual (*i.e.*, plantas deshonestas) encuentran nectarios que ofrecen néctar de alta calidad y nectarios que ofrecen néctar de baja calidad de manera impredecible. Bajo estas condiciones, se podría esperar que los mutualistas inviertan más tiempo en la planta para evaluar y consumir sus recursos y que sigan brindando sus servicios a las plantas, en comparación con una planta que sistemáticamente reduce la cantidad de recompensas de manera homogénea en todos sus nectarios.

Sin embargo, en el caso de la polinización, si los polinizadores permanecen más tiempo forrajeando en las flores de una misma planta, esta estrategia puede resultar en un aumento de la geitonogamia (Herrera, 2009). Por esta razón también se ha propuesto que la variación intraindividual puede ser un mecanismo a través del cual las plantas pueden manipular los patrones de forrajeo de sus polinizadores; una alta varianza intraindividual podría inducir la reducción del tiempo de visita de los polinizadores, el número de flores que visitan y maximizar el transporte de polen entre distintos individuos (Biernaskie *et al.*, 2002; Biernaskie y Cartar, 2004).

Pocos estudios han evaluado el valor adaptativo de la variación intraindividual en la cantidad y calidad de la recompensa que las plantas ofrecen a sus mutualistas (Biernaskie *et al.*, 2002; Herrera *et al.*, 2006; Canto *et al.*, 2007; Mejía, 2011; Ramos, 2013). Algunos estudios han evaluado la preferencia de abejas en flores artificiales con variación en el volumen y concentración de azúcar en el néctar (Real, 1981; Cartar y Dill, 1990; Pérez y Waddington, 1996; Shafir *et al.*, 1999; Biernaskie *et al.*, 2002), los beneficios de la variación intraindividual en la correlación señal-recompensa en términos de la adecuación de las plantas (Benítez-Vieyra *et al.*, 2010; Mejía, 2011), así como el efecto de la variación intraindividual en la correlación señal-recompensa sobre la visita de polinizadores (Benítez-Vieyra *et al.*, 2014). Sin embargo, a la fecha no existen reportes sobre el comportamiento

de hormigas y polinizadores ante distintos niveles de variación intraindividual en el néctar floral y extrafloral que producen las plantas.

OBJETIVO

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la variación intraindividual en la cantidad de azúcar del néctar floral y extrafloral de *Turnera velutina* sobre la tasa de visitas de hormigas y de polinizadores.

HIPÓTESIS

Si la variación intraindividual en la calidad del néctar permite reducir el costo de la interacción, entonces las plantas con una inversión promedio en néctar (floral y extrafloral) baja, pero con una variación intraindividual relativamente alta, reciben un número igual o mayor de visitas (de hormigas y polinizadores) que plantas con una inversión promedio en néctar mayor. En estas últimas, la visita de hormigas y de polinizadores tendría que ser similar independientemente de la variación intraindividual (Fig. 1).

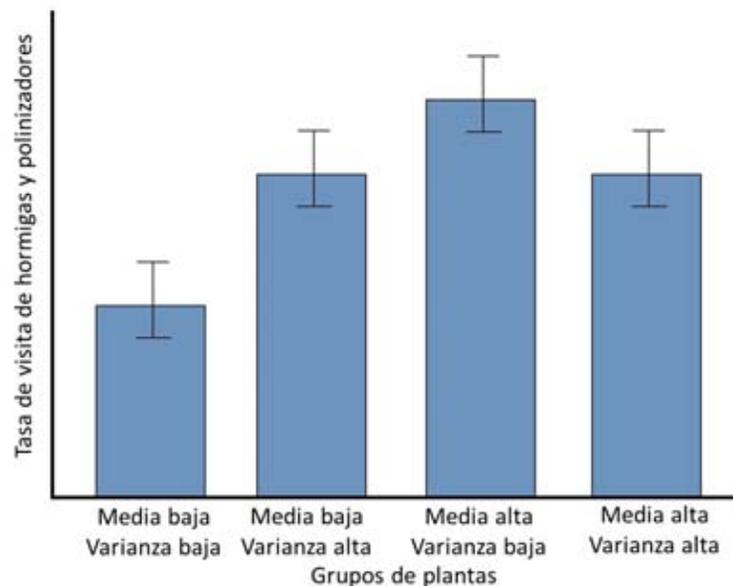


Fig. 1. Predicciones sobre la tasa de visitas de hormigas y de polinizadores en función de la inversión promedio (Media) y la variación intraindividual en el contenido de azúcar del néctar (floral y extrafloral) de *T. velutina*.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el Centro de Investigaciones Costeras de La Mancha (CICOLMA), ubicado en el municipio de Actopan, Veracruz, México (19° 35' 25N; 96° 22' 49W) y abarca una superficie de 83.29 ha (Ortiz y Hernández, 2006). Su clima es cálido subhúmedo, con régimen de lluvias en verano Aw2 (w) (i), distinguiéndose dos épocas, una lluviosa de junio a septiembre y una seca de octubre a mayo (Travieso-Bello y Campos, 2006). La precipitación media anual es de 1286 mm anuales y la temperatura media anual oscila entre 22° y 26°C con un mínimo de 16°C (Travieso-Bello y Campos, 2006).

La geomorfología, el clima, los suelos y la hidrología que presenta esta zona han promovido el establecimiento de diversas comunidades vegetales como la selva mediana subcaducifolia, la selva mediana de *Gymnanthes lucida*, la selva baja caducifolia, la sabana, la vegetación de dunas costeras y los humedales (Castillo y Travieso-Bello, 2006). Como consecuencia de esta heterogeneidad ambiental, la región presenta una gran riqueza florística (Novelo, 1978; Castillo y Travieso-Bello, 2006). Se han registrado 118 familias, 465 géneros y 837 especies vegetales (Moreno-Casasola y Monroy, 2006). De estas especies vegetales, 43 presentan nectarios extraflorales a los que se encuentran asociadas 31 especies de hormigas (Díaz-Castelazo *et al.*, 2004).

Sistema de estudio

Turnera velutina es una especie que pertenece al orden de las Malpighiales, a la familia Passifloraceae y a la tribu Turneroideae (Tokuoka, 2012). Es una especie endémica de México, su hábitat es principalmente el bosque tropical caducifolio y la vegetación riparia (Arbo, 2009). También se puede encontrar en la vegetación de dunas costeras, tal como en el caso de la población estudiada (Benítez-Vieyra *et al.*, 2010).

Es un arbusto perenne con tallos ramificados que presenta floración y fructificación todo el año, pero con un pico entre febrero a julio (Arbo, 2005). Las flores son hermafroditas y actinomorfas, de color amarillo con tonos más oscuros hacia la base y con cinco nectarios que alternan con los lóbulos de la corola (Benítez-Vieyra *et al.*, 2010). Las flores permanecen abiertas de tres a cinco horas y por esta razón la secreción de néctar, la liberación de polen y la receptividad estigmática están estrechamente relacionadas (Elías

et al., 1975). Las hojas son alternas, simples y pecioladas, con dos nectarios extraflorales (en ocasiones tres o cuatro) en la base (Arbo, 2005). Los frutos son cápsulas ovoidales con numerosas semillas cilíndricas de color pardo a negro (Gama *et al.*, 1985;).

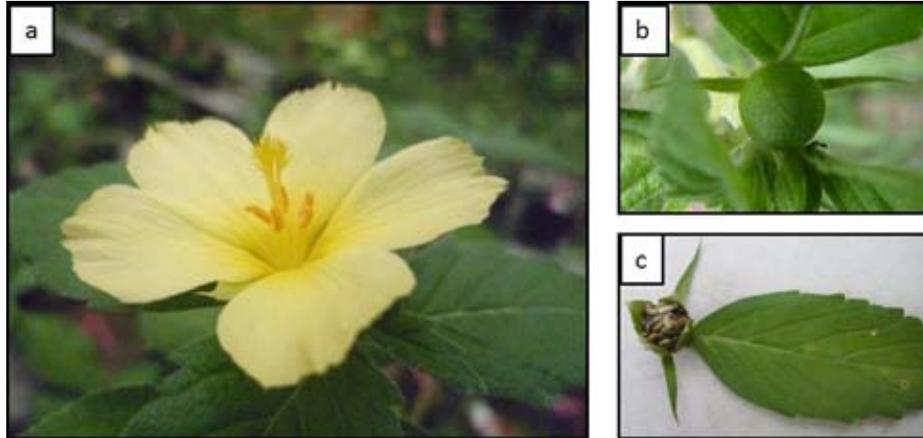


Figura 2. Estructuras de *T. velutina*. a) Detalle de una flor, b) fruto y c) detalle de una hoja y un fruto con semillas listas para dispersión.

Entre las recompensas que *T. velutina* produce están el néctar floral y extrafloral que ofrece a sus polinizadores y hormigas defensoras, respectivamente. Adicionalmente, también produce semillas con elaiosomas ricos en lípidos que son aprovechados por hormigas dispersoras de semillas (Cuautle y Rico-Gray, 2003).

Entre sus mutualistas defensores se han reportado hormigas (*Camponotus planatus*, *C. abdominalis*, *Conomyrma* sp., *Crematogaster brevispinosa*, *Forelius* sp., *Pseudomyrmex* sp.) y avispas (*Polistes instabilis* y *Polybia occidentalis*; Torres-Hernández *et al.*, 2000; Cuautle y Rico-Gray, 2003). Entre sus mutualistas polinizadores se han reportado lepidópteros (*Aphrissa statira*, *Phoebis phillea*, *Anteos maerula* y ejemplares no identificados de la familia Hesperidae) e himenópteros (*Agapostemon* sp., *Augochlora* sp., *Ceratina* sp., *Augochloropsis* sp., *Thygater* sp. y *Lassioglossum* sp.), aunque su principal polinizador en el sitio de estudio es la abeja *Apis mellifera* (Benítez-Vieyra *et al.*, 2010, Ramos, 2013).

La población de *T. velutina* estudiada representa un buen sistema para evaluar el comportamiento de hormigas y polinizadores en función de la variación intraindividual en la recompensa que obtienen, ya que estudios previos han reportado una variación intraindividual significativa en la producción de néctar floral (Ramos, 2013) y extrafloral

(N. Villamil, datos no publicados) en una muestra aleatoria de plantas que se obtuvieron de clones de 41 genotipos de la población natural de las dunas costeras entre enero del 2010 y abril del 2011 (Ramos, 2013). El tamaño de muestra final de estas plantas fue de 321 plantas, cada genotipo con 6 a 10 replicas (Ramos, 2013).

Medición de néctar floral

La producción de néctar floral se estimó entre junio y agosto del 2011 (Ramos 2013). A partir de la apertura de las flores alrededor de las 08:00 h, se dejaron pasar 3 h 30 min para permitir la acumulación de néctar (cuando las flores comenzaban a cerrarse); se recolectaron las flores completas junto con la hoja asociada y se mantuvieron en refrigeración. La recolecta de néctar se hizo en el laboratorio climatizado. Se extrajo el néctar con microcapilares de 5 μ l (Blaubrand, Alemania). El microcapilar se insertó en cada uno de los 5 nectarios dos veces y lo acumulado se midió con un vernier digital de 0.01 mm de precisión (Mitutoyo absolute digimatic, Japón). La concentración se midió con un refractómetro de 0.25 Brix de precisión con corrección de temperatura. Posteriormente, se convirtió de mm a μ l (1) y de μ l a g de líquido (2) con las siguientes fórmulas.

$$(1) \text{ Volumen en } \mu\text{l} = \frac{\text{mm de néctar en el capilar}}{\text{mm del largo total del capilar}} * \text{volumen calibrado del capilar } \mu\text{l}$$

$$(2) \text{ g de líquido} = 0.0001 * \mu\text{l}$$

Con los datos de concentración de néctar floral ($^{\circ}$ Brix) y g de líquido se estimó el azúcar total (g) producido por cada flor con la siguiente fórmula.

$$(3) \text{ Azúcar en g} = \frac{^{\circ} \text{Brix} * \text{g de líquido}}{100}$$

Medición de néctar extrafloral

La producción de néctar extrafloral fue medida por N. Villamil (datos no publicados) en las mismas plantas en mayo y junio del 2012 durante el pico de producción de néctar extrafloral entre 12:00 y 16:00 h. Se extrajo el néctar extrafloral con microcapilares de 5 μ l (Blaubrand, Alemania). El microcapilar se insertó en cada uno de los nectarios de cada hoja. La cantidad de azúcar se cuantificó siguiendo el protocolo anterior.

Elección de plantas

En 2012 se seleccionó un grupo de plantas en función del promedio y la variación en la producción de néctar extrafloral en cada familia genética. Se eligieron los genotipos que produjeran néctar por encima del promedio de la población (media alta: 28-100 μg) o por debajo del promedio de la población (media baja: 3-26 μg). A su vez, cada uno de estos grupos fue separado en genotipos que tuvieran una variación en la producción extrafloral alta (varianza alta: 5.9-58.4 μg^2) y baja (varianza baja: 0.3-8.4 μg^2). Utilizando análisis de varianza univariado, se verificó que cada uno de los siguientes grupos fuera significativamente diferente en relación al promedio de contenido de azúcar en el néctar y a su variación intraindividual. De esta manera las plantas quedaron agrupadas en cuatro grupos: genotipos con 1) media y varianza baja ($N = 26$), 2) media baja y varianza alta ($N = 22$), 3) media alta y varianza baja ($N = 27$) y 4) media y varianza altas ($N = 27$).

Procedimientos de campo

En total se utilizaron 104 plantas de *T. velutina* pertenecientes a 15 familias genéticas. Entre julio y agosto del 2012 las plantas fueron acomodadas en el campo en una matriz, separadas por medio metro, de manera que las ramas de plantas distintas no estuvieron en contacto (Fig. 3). Se midió el diámetro basal, la altura de cada planta y se contó el número de hojas, flores, frutos y botones durante la primera semana en que se expusieron al ambiente natural.

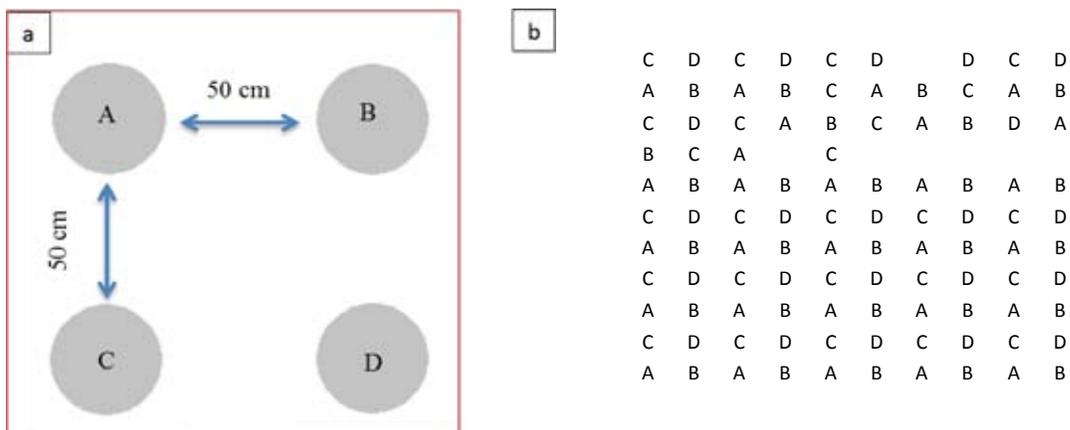


Fig.3. Arreglo de las plantas en campo. a) Matriz con cuatro plantas, y b) matriz con todas las plantas utilizadas. Letras mayúsculas muestran plantas con: (A) media alta- varianza baja, (B) media y varianza altas, (C) media y varianza bajas y (D) media baja-varianza alta.

Patrullaje de hormigas

Las observaciones del patrullaje de hormigas se realizaron dos veces al día, la primera entre 11:00 y 13:30 h y la segunda entre 17:30 y 19:30 h. Durante dos meses, las plantas se observaron cada cuatro días, con un total de diez observaciones por planta, cinco por las mañanas y cinco por las tardes. En cada evento de observación se registró la abundancia instantánea de hormigas sobre cada planta y se estimó la tasa de patrullaje de hormigas que visitaron la planta en un tallo secundario (rama), en un nectario extrafloral y en el tallo principal, de la siguiente manera: (i) se escogió una rama al azar, sobre ella se definió una línea imaginaria para cuantificar el número de hormigas que la atravesaron durante un minuto; (ii) se escogió un nectario extrafloral al azar y se cuantificó el número de hormigas visitantes durante un minuto; (iii) se cuantificó el número de hormigas que atravesaron en un minuto el tallo principal (Fig. 4).

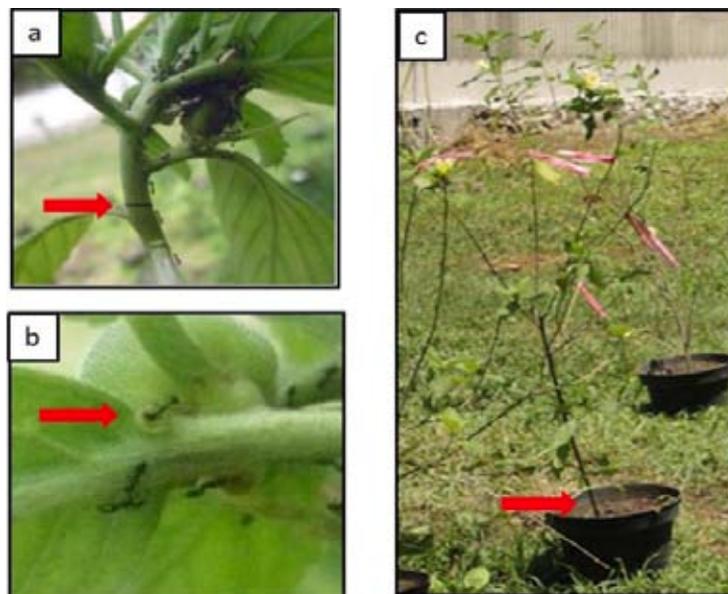


Figura 4. Tasa de patrullaje (No. de cruces /min) en: (a) una rama, (c) el tallo principal y (b) tasa de visita a un nectario extrafloral (No. de contactos/min).

Las hormigas visitantes se midieron y se identificaron con la clave de Mackay y Mackay (1989).

Visita de polinizadores

En las mismas plantas se observó la visita de polinizadores durante 17 días consecutivos entre 9:00 y 11:00 am, que corresponde al periodo de mayor actividad de los polinizadores

de *T. velutina* (Ramos, 2013). Cada día se registró el número de flores abiertas y el total de visitas que recibió cada planta durante 10 min.

Análisis estadísticos

Para evaluar las diferencias en el número de hormigas de cada especie que visitaron a *T. velutina* se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal Wallis utilizando el programa estadístico SPSS (IBM Corp. Released, 2011).

Los datos de patrullaje de hormigas registrados durante diez censos fueron agrupados para obtener el valor promedio por planta de cada variable de respuesta: abundancia instantánea de hormigas, patrullaje en rama, tallo o nectario. En el caso de las visitas de polinizadores se agruparon los datos de los 17 censos y se obtuvo la tasa de visita de polinizadores promedio por planta. Posteriormente se realizó una prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov con la corrección de Lilliefors y la prueba de Bartlett para verificar la homogeneidad de varianza de cada variable de respuesta.

Para evaluar la influencia de las distintas combinaciones de la producción promedio y la variación intraindividual en la cantidad de azúcar en el néctar extrafloral sobre la abundancia instantánea y el patrullaje de hormigas se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal Wallis utilizando como variable explicativa los distintos grupos definidos *a priori* a partir de la inversión promedio y variación del contenido de azúcar en el néctar extrafloral en cuatro distintas combinaciones: 1) media y varianza por debajo del promedio poblacional, 2) media baja y varianza alta 3) media alta y varianza baja y 4) media y varianza altas.

En el caso de las visitas de polinizadores, las plantas fueron reagrupadas en función de la inversión promedio y variación intraindividual del azúcar en el néctar floral. Los rangos utilizados para reagrupar las familias genéticas fueron: promedio de inversión en azúcar bajo (630-1180 μg) o alto (1270-1830 μg); varianza intraindividual baja (73-130 μg^2) o alta (200-370 μg^2). Las plantas se reagruparon en cuatro grupos: familias genéticas con 1) media y varianza altas ($N = 27$), 2) media alta y varianza baja ($N = 18$), 3) media baja y varianza alta ($N = 23$) y 4) media y varianza bajas ($N = 29$) en la producción de azúcar en el néctar floral, y se verificó que cada uno de los siguientes grupos fuera

significativamente diferente utilizando análisis varianza univariado. Para evaluar las diferencias en la visita de polinizadores en los cuatro grupos de plantas se utilizó un análisis de varianza univariado como variable de respuesta el cociente de la visita de polinizadores/número de flores y como variable independiente los cuatro grupos de plantas definidos en función de la inversión promedio y variación intraindividual del azúcar en el néctar floral.

Para evaluar la relación entre la visita de hormigas y la visita de polinizadores se calculó la correlación de Spearman entre el total hormigas y polinizadores/número de flores que visitaron cada planta. Finalmente, para evaluar si existió una correlación entre la producción de néctar floral y la producción de néctar extrafloral se calculó la correlación de Spearman de la cantidad de azúcar (mg) en el néctar floral y la cantidad de azúcar (mg) en el néctar extrafloral que produjo cada planta. Todos los análisis estadísticos de este trabajo se realizaron utilizando el paquete JMP (SAS Institute Inc., 2013) salvo en excepciones antes especificadas.

RESULTADOS

Hormigas visitantes

Con la clave de Mackay y Mackay (1989) se identificaron seis morfoespecies de hormigas visitantes de *T. velutina* durante el periodo de observación: *Brachymyrmex* sp., *Camponotus* sp., *Monomorium* sp. 1., *Monomorium* sp. 2., *Paratrechina* sp. y *Solenopsis* sp. (Fig. 5).

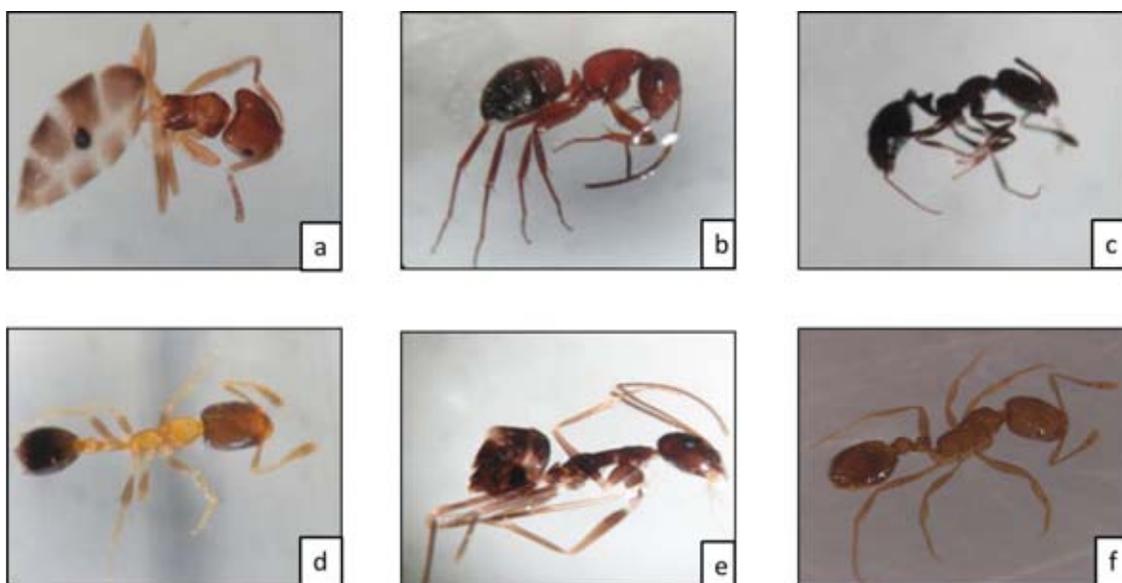


Figura 5. Ejemplares de cada morfoespecie de hormiga visitante de *T. velutina*. (a) *Brachymyrmex* sp., (b) *Camponotus* sp., (c) *Monomorium* sp. 1, (d) *Monomorium* sp. 2, (e) *Paratrechina* sp. y (f) *Solenopsis* sp.

Comportamiento de cada género de hormigas en campo

Brachymyrmex sp.: es una hormiga pequeña (1-1.5 mm) se observó forrajeando néctar en grupos pequeños (menos de 10 individuos). Su comportamiento fue agresivo con hormigas de otros géneros. *Camponotus* sp. por su parte es una hormiga grande (3-4 mm) que forrajeaba néctar individualmente o en grupos de máximo tres individuos. *Monomorium* sp. 1. y *Monomorium* sp. 2. son hormigas pequeñas (1.5-2 mm) que forrajeaban néctar en grupos numerosos (generalmente más de 20 individuos) y se les observó removiendo las semillas de *T. velutina*. En tanto *Paratrechina* sp. es una hormiga de tamaño mediano (2-2.5 mm) que forrajeaba néctar en grupos pequeños (5-6 individuos). Finalmente, *Solenopsis* sp. es una hormiga de tamaño mediano (2-2.5 mm). El comportamiento de forrajeo de esta especie fue agresivo al no permitir que otra especie de hormiga forrajeara sobre los mismos NEF en donde se encontraba. Forrajeaba en grupos pequeños de menos de 10 individuos.

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia de hormigas de cada especie que visitó a las plantas de *T. velutina* ($H = 53.447$, g.l. = 5, $N = 1044$, $P = < 0.05$, Fig. 6). Las hormigas del género *Monomorium* fueron las más abundantes y las hormigas de los géneros *Brachymyrmex* sp., *Camponotus* sp., *Paratrechina* sp. y *Solenopsis* sp. fueron las menos abundantes.

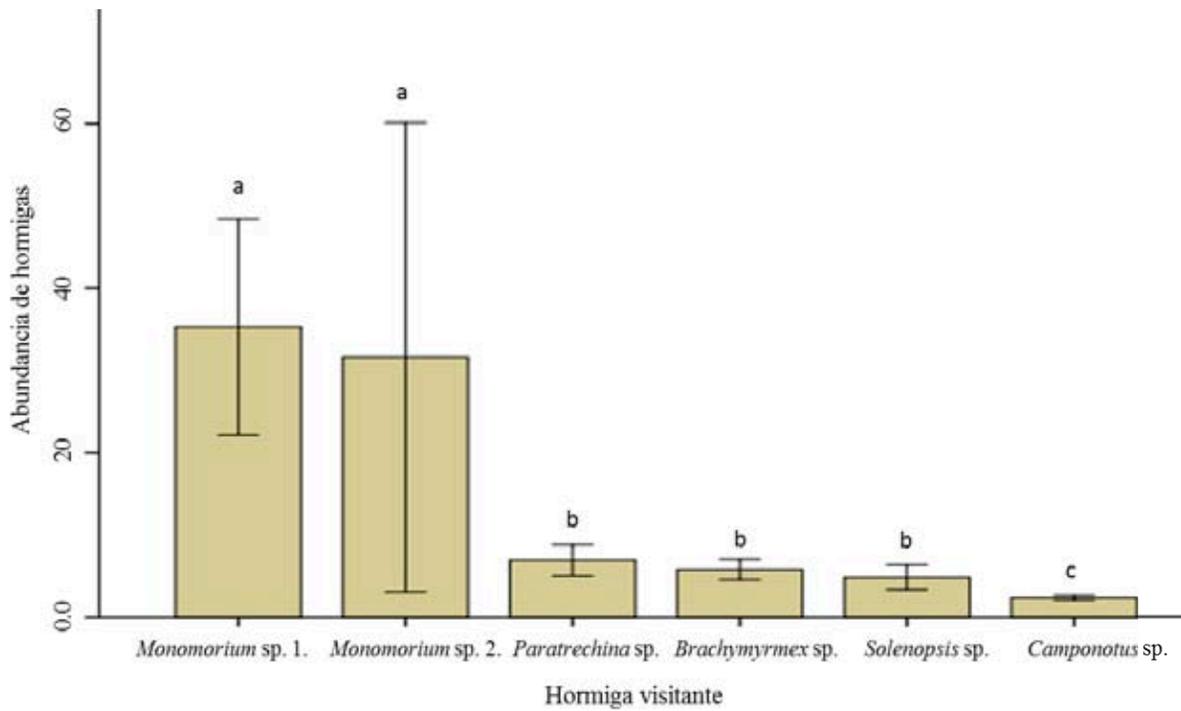


Figura 6. Abundancia de las distintas especies de hormigas que visitaron a las plantas de *T. velutina*. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Kruskal Wallis).

También se encontraron diferencias en la frecuencia con que cada especie de hormiga visitó a *T. velutina*. Las hormigas que visitaron con mayor frecuencia las plantas fueron *Camponotus* sp. y *Brachymyrmex* sp., las hormigas que visitaron con menor frecuencia las plantas fueron *Monomorium* sp. 2 (Fig. 7).

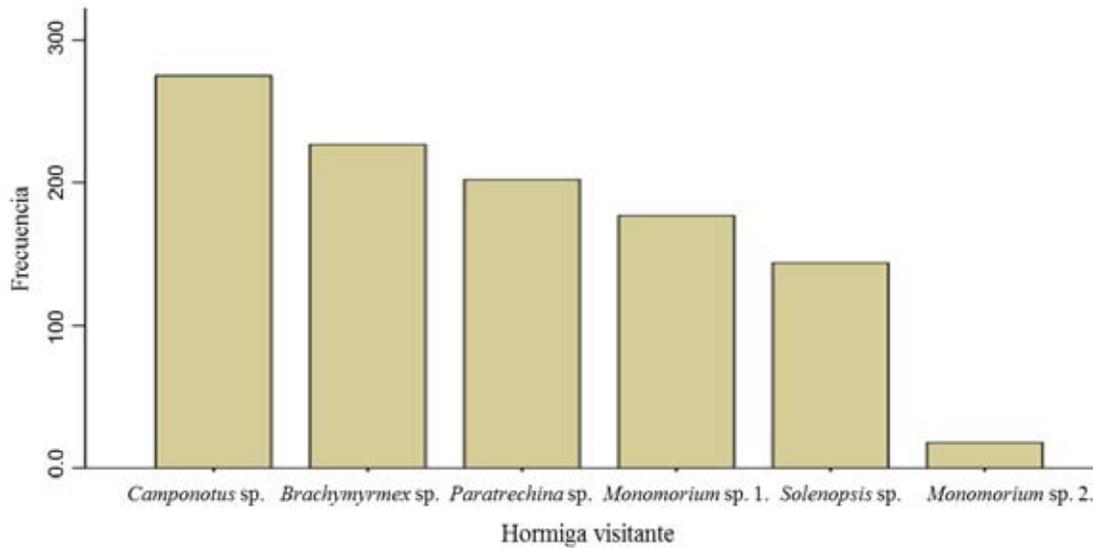


Figura 7. Frecuencia de cada especie de hormiga que visitó a *T. velutina*.

Contenido de azúcar en el néctar extrafloral

Se encontraron diferencias significativas en la cantidad de azúcar del néctar extrafloral de los grupos de plantas ($F = 18.302$, g.l. = 3,97, $P < 0.05$, Fig. 8.a). También se encontraron diferencias significativas en la varianza de los grupos de plantas ($F = 2.471$, g.l. = 3,97, $P < 0.05$, Fig. 8.b).

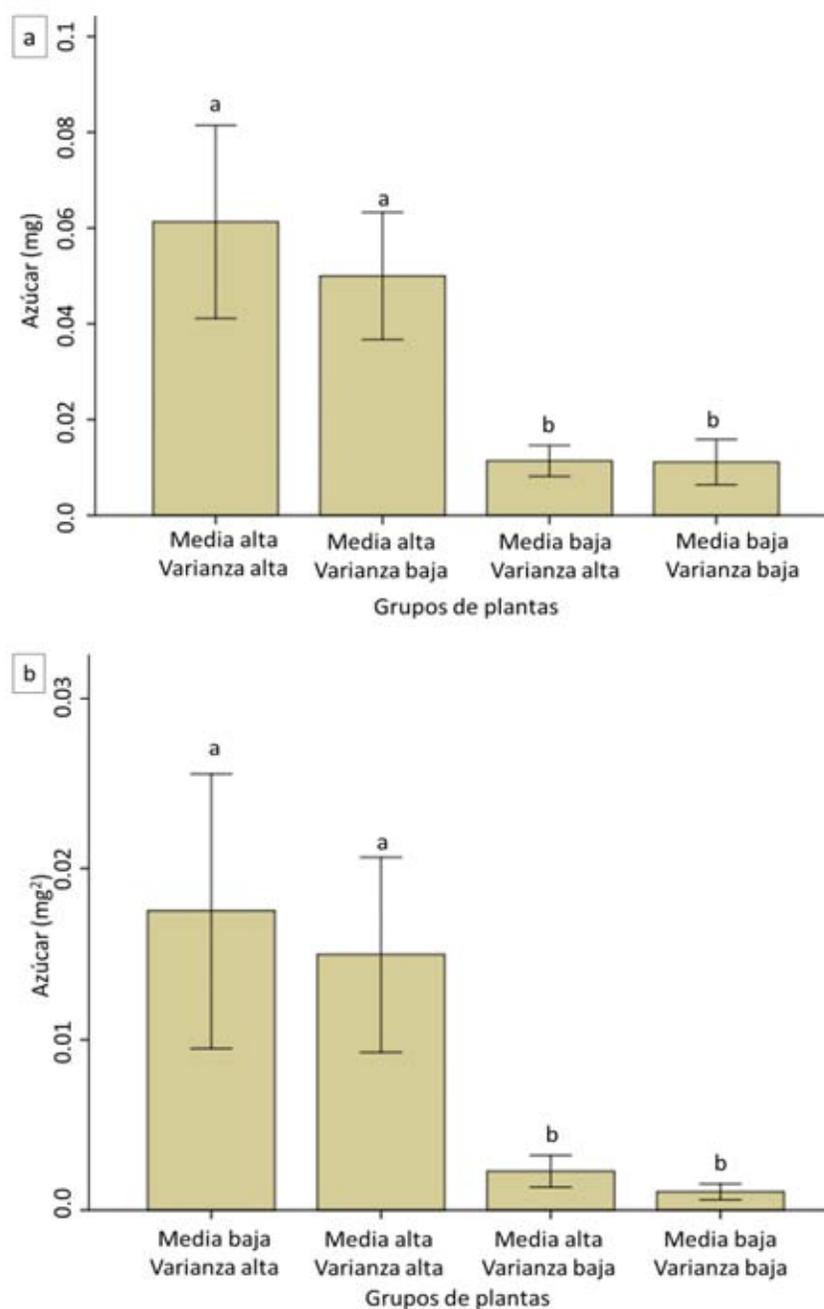


Figura 8. Cantidad de azúcar en grupos con: (a) media alta y baja y (b) varianza alta y baja. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey).

Variación del contenido de azúcar en el néctar extrafloral y abundancia instantánea de hormigas

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia instantánea de hormigas que visitaron cada grupo de plantas de *T. velutina* ($H = 20.836$, g.l. = 3, $N = 100$, $P = < 0.001$, Fig. 9). Plantas con baja inversión promedio presentaron mayor número de hormigas cuando la variación fue alta; por otro lado plantas con una inversión promedio alta fueron visitadas de manera similar independientemente de su variación.

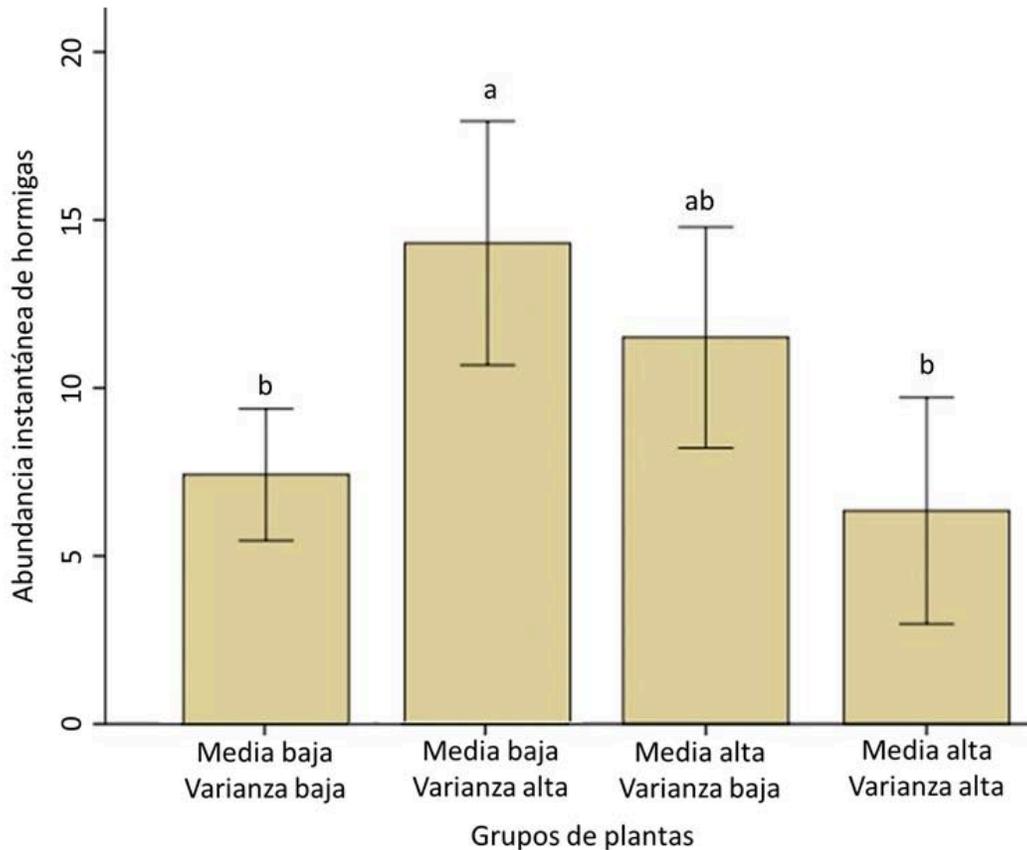


Figura 9. Abundancia instantánea de hormigas sobre cada grupo de plantas de *T. velutina*. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Kruskal Wallis).

Variación del contenido de azúcar en el néctar extrafloral y patrullaje de hormigas

Cuando se analizó el patrullaje de hormigas en estructuras particulares (rama, nectario extrafloral y tallo), no se detectaron diferencias significativas en los distintos grupos (Fig. 10).

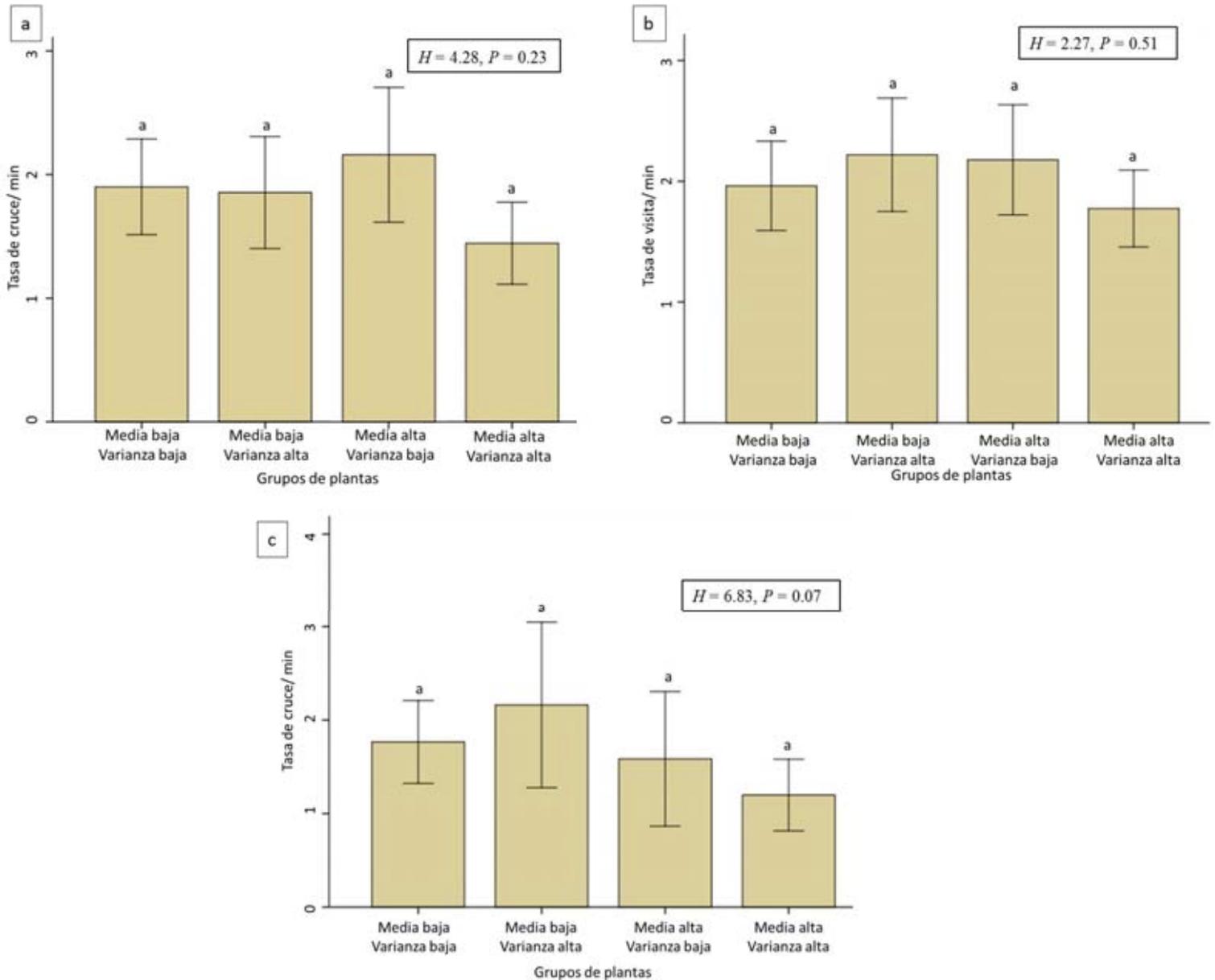


Figura 10. Tasa de patrullaje (No. de cruces /min) en: (a) una rama, (c) el tallo principal y (b) tasa de visita a un nectario extrafloral (No. de contactos/min) en los cuatro grupos de plantas de *T. velutina*. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Kruskal Wallis).

Visitantes florales

Se encontraron diferencias en el promedio de visitas a las flores de *T. velutina* de los distintos órdenes de insectos identificados ($H = 33.298$, $gl = 2$, $N = 898$, $P < 0.05$, Fig. 11). El polinizador que visitó con mayor frecuencia las flores de *T. velutina* fue *Apis mellifera* y los visitantes menos frecuentes fueron insectos de los órdenes Lepidoptera y Diptera.

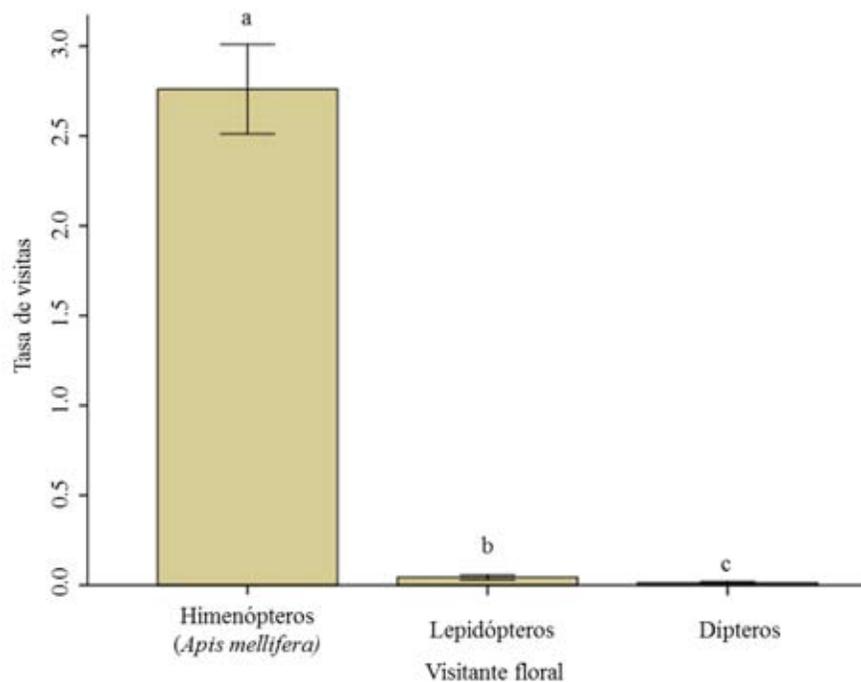


Figura 11. Tasa de visitas de polinizadores (Número de visitantes/planta/10 min) a las flores de *T. velutina*. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Kruskal Wallis).

Contenido de azúcar en el néctar floral

Al analizar el néctar floral de las plantas agrupadas en los distintos grupos se encontraron diferencias significativas en la cantidad de azúcar de plantas ($F = 12.406$, g.l. = 3,116, $P < 0.05$, Fig.12. a) así como en la varianza de plantas ($F = 6.24$, g.l. = 3,116, $P < 0.05$, Fig.12. b).

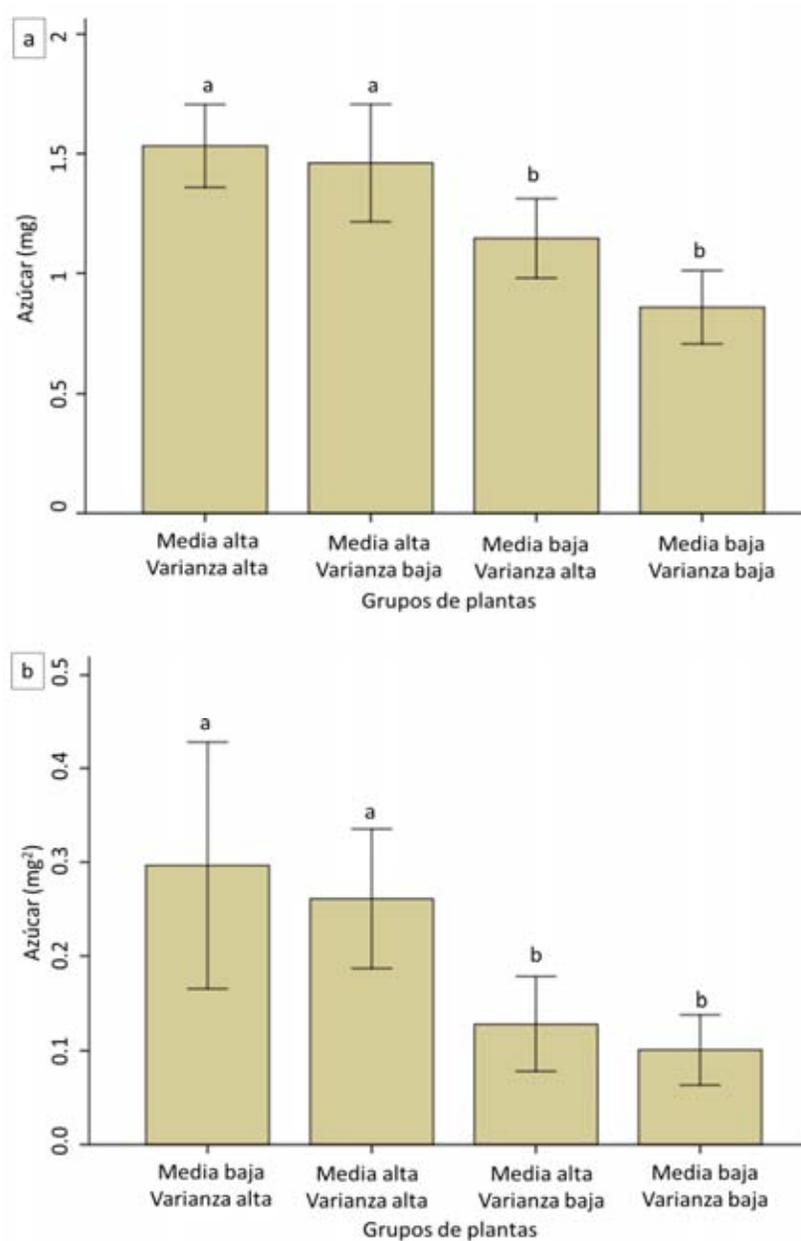


Figura 12. a) Media de azúcar en los cuatro grupos de plantas, b) Varianza de contenido de azúcar (mg²) en los cuatro grupos de plantas. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey).

Variación del contenido de azúcar en el néctar floral y la visita de polinizadores

Al agrupar las plantas en las diferentes categorías no se encontraron diferencias significativas en la tasa de visita de polinizadores que recibió cada grupo de plantas ($F = 0.852$, g.l. = 3,96, $P > 0.05$, Fig. 13).

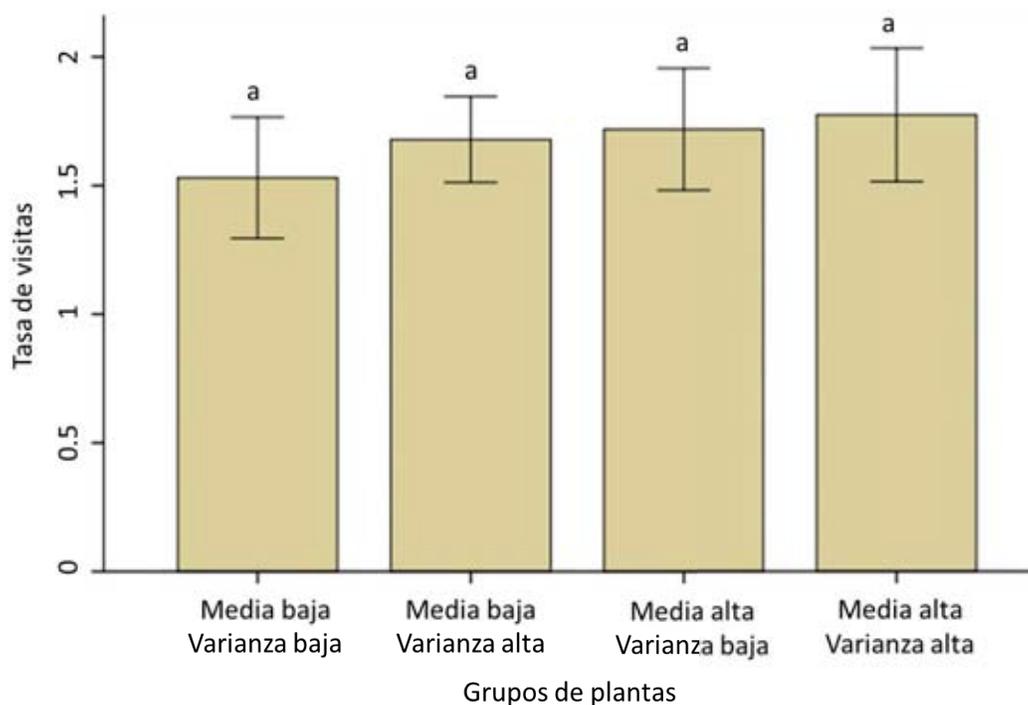


Fig. 13. Tasa de visita de polinizadores (No. De visitas/No de flores/10 min.) en cada uno de los cuatro grupos de plantas de *T. velutina*. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Análisis de varianza).

Visita de hormigas y visita de polinizadores

No se encontró una correlación significativa entre la visita total de hormigas y la tasa de visita de polinizadores en *T. velutina* ($r_s = -0.18$, $P > 0.05$, $N = 76$, Fig. 14).

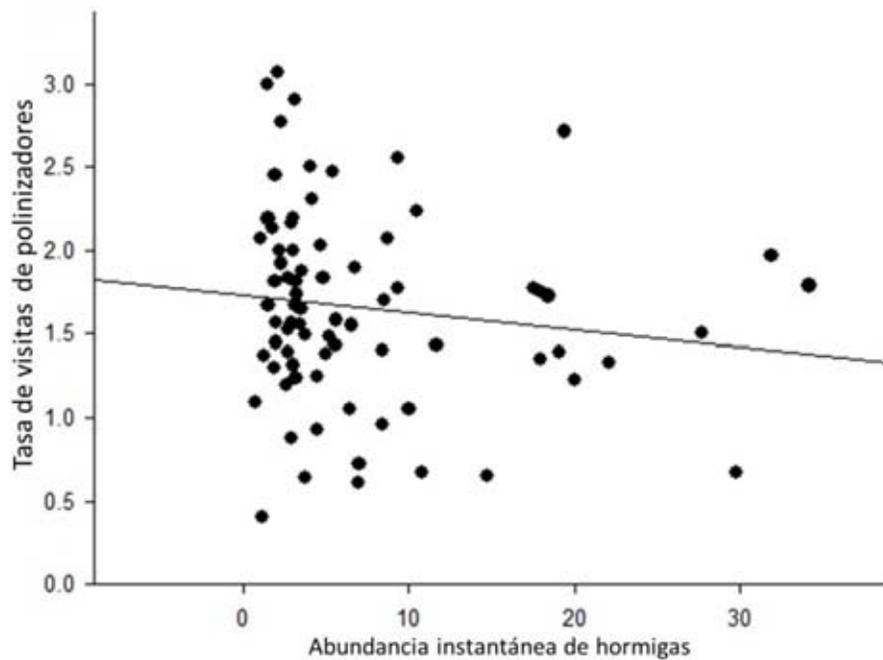


Figura 14. Relación entre la abundancia instantánea de hormigas y la tasa de visita de polinizadores en *T. velutina*.

Néctar floral y néctar extrafloral

No se encontró una correlación significativa entre la producción de néctar floral y la producción de néctar extrafloral en *T. velutina* ($r_s = 0.16$, $P > 0.05$, $N = 72$, Fig. 15).

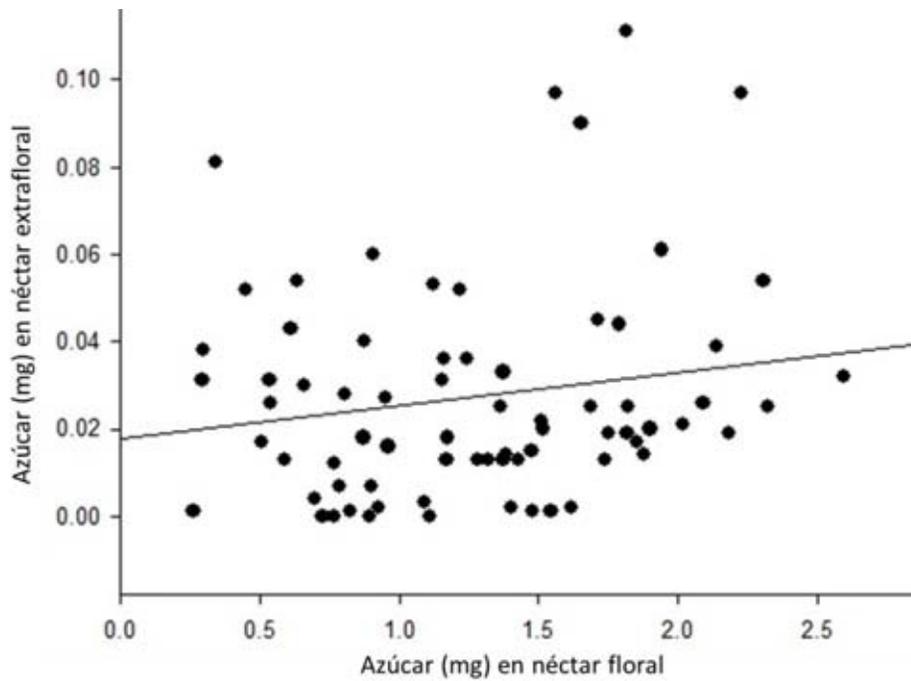


Figura 15. Relación entre la producción de néctar floral y la producción de néctar extrafloral en *T. velutina*.

DISCUSIÓN

Este es el primer trabajo que describe el comportamiento de hormigas y polinizadores ante distintos niveles de inversión promedio y variación intraindividual en el azúcar contenido en el néctar floral y extrafloral de una planta. Los resultados sugieren que la variación intraindividual puede ser una estrategia de engaño sutil utilizada por *T. velutina* para reducir la inversión en los recursos que ofrece a sus hormigas y polinizadores asociados. Tanto la inversión promedio como la varianza intraindividual en la producción de azúcar en el néctar extrafloral tuvieron un efecto significativo en el total de hormigas presente en cada planta, aunque solo bajo combinaciones particulares (Fig. 9). Cuando la inversión fue baja, las hormigas forrajearon con mayor intensidad en plantas con alta varianza intraindividual y cuando la inversión fue alta las hormigas forrajearon de manera similar independientemente de su variación. Este patrón sugiere que la variación intraindividual en efecto puede ser una estrategia de engaño exitosa ya que la reducción en el promedio de azúcar ofrecida en el néctar no fue detectada por las hormigas asociadas. Sin embargo, para demostrar que la variación intraindividual tiene un valor adaptativo, es necesario determinar si existe un componente genético que determine dicha variación, y si ésta se traduce en éxito reproductivo diferencial. En el caso de los polinizadores, éstos visitaron a las flores indistintamente del promedio y varianza en el azúcar del néctar floral, sugiriendo que otros factores pueden tener una influencia mayor en sus decisiones de forrajeo.

Todas las plantas utilizadas en este estudio se encontraban en el pico de floración y fructificación, por lo que tendrían que beneficiarse de una defensa efectiva y dispersión de sus semillas por parte de las hormigas. Bajo estas circunstancias, es factible que las plantas que bajaron su inversión de azúcar en el NEF pero incrementaron su variación intraindividual lograran reducir los costos de la interacción sin que las hormigas dejaran de brindar sus servicios. Otros estudios han detectado beneficios de la variación intraindividual, como en el caso de *Psychotria horizontalis*, en la que se ha reportado que plantas más vigorosas y del morfo sexual pin expresan variación intraindividual como estrategia para reducir los costos de la interacción en mayor magnitud que las plantas del morfo sexual thrum, quienes invierten menos recursos en la reproducción (Mejía, 2011).

En relación al patrullaje de hormigas sobre estructuras particulares (rama y tallo) y la visita a nectario no se encontraron efectos significativos de la inversión promedio, ni de la variación en la cantidad de azúcar que ofrecía cada planta (Fig. 10). Esto pudo deberse a que la distinción entre rama, NEFs y tallo no es tan importante. Por un lado las ramas y el tallo solo son los puentes para acceder a los recursos de interés de las hormigas y la producción de NEF de un nectario no muestra la producción promedio ni la variación intraindividual de una planta, o también refleja una falta de poder estadístico para detectar las diferencias que se detectaron con la abundancia instantánea de hormigas observadas en cada planta.

En este estudio sólo se tomó en cuenta la inversión promedio y la variación intraindividual de la cantidad de azúcar presente en el néctar extrafloral, pero sería interesante evaluar la variación intraindividual de otros componentes del néctar extrafloral que juegan un papel importante en la atracción de los visitantes a los nectarios extraflorales, por ejemplo aminoácidos como cisteína, metionina y tirosina que pueden ser detectados por las hormigas (Lanza y Krauss, 1984; Nicolson, 2007; Escalante-Pérez y Heil, 2012). También sería interesante poder detectar la respuesta particular de las distintas especies de hormigas. Sin embargo esto no fue posible en este estudio dado el reducido tamaño de muestra de cada especie.

Los visitantes de las flores de *T. velutina* más frecuentes fueron las abejas *Apis mellifera*, seguidas de insectos lepidópteros y en menor frecuencia insectos dípteros (Fig. 11). *A. mellifera* presenta características que le permiten ser un polinizador eficaz, como modificaciones en el aparato bucal para consumir el néctar de las flores, pelos y estructuras especializadas, vuelo rápido y la tendencia a visitar flores de la misma especie (Begon, 2001). Por otro lado, es posible que los lepidópteros actúen como robadores de néctar ya que durante sus visitas no hacen contacto con las estructuras reproductivas de las flores (Ramos, 2013).

La visita de polinizadores no fue influenciada por el promedio ni por la variación intraindividual en la cantidad de azúcar en el néctar floral lo que indica que *A. mellifera* no discriminó entre plantas con mayor inversión promedio en la recompensa (Fig.13). Este patrón había sido reportado previamente en la respuesta de la abeja carpintera *Xilocopa*

mycans, que al escoger entre flores artificiales con variación en el volumen y concentración de azúcar en el néctar visitó las flores indistintamente (Pérez y Waddington, 1996). Sin embargo, otros estudios experimentales realizados con invertebrados nectarívoros, entre ellos *A. mellifera*, reportan que cuando los animales deben escoger entre flores artificiales con variación el volumen y concentración de azúcar en el néctar, escogen los parches más homogéneos (Real, 1981; Shafir *et al.*, 1999; Biernaskie *et al.*, 2002). Por otro lado, también se ha reportado que la preferencia de forrajeo de la abeja *Bombus occidentalis* sobre parches de flores variables y homogéneos en el néctar depende de los recursos (polen y néctar) que hay almacenados en la colonia. Las abejas forrajean con mayor intensidad en parches de flores homogéneos en la calidad de la recompensa cuando hay suficientes recursos alimenticios almacenados en la colonia, pero cuando no son suficientes esos recursos prefieren forrajear en plantas con alta variación intraindividual (Cartar y Dill, 1989).

Un estudio previo con la misma población de plantas reporta que el color de las flores de *T. velutina* es único entre las especies que florecen simultáneamente en la comunidad y que no presenta gran variación entre las familias genéticas utilizadas en este estudio (Ramos, 2013). El hecho de que los patrones de forrajeo de *A. mellifera* se basan en imágenes de búsqueda, principalmente por color, puede explicar que no hubo visitas diferenciales en los cuatro grupos de plantas. También se ha reportado que las abejas pueden manipular activamente la probabilidad de que flores individuales sean visitadas subsecuentemente, ya que después de realizar una visita depositan olores repelentes sobre la corola para evitar que otras abejas visiten flores que ya fueron explotadas (Giurfa y Nuñez, 1992; Gawleta *et al.*, 2005). Otra posibilidad es que la recompensa más importante para las abejas sea el polen ya que lo recolectan para alimentar a sus larvas (Free, 1967). Por esta razón sería interesante evaluar la variación intraindividual en el polen de las flores de *T. velutina* ya que también juega un papel importante en la atracción de *A. mellifera*.

Un punto importante a considerar es que las plantas se distribuyeron en una matriz en función de los grupos asignados por la producción de azúcar en el NEF (Fig.3), lo cual pudo afectar el comportamiento de forrajeo de polinizadores. Idealmente, tendría que

haberse repetido el experimento controlando la distribución espacial de las plantas en función de la producción del néctar floral.

Es importante señalar que si las hormigas y los polinizadores son capaces de discriminar entre órganos de una planta que ofrece recompensas de mayor calidad, se esperaría que fueran favorecidos sobre los organismos que no son capaces de identificar la calidad de los recursos; sin embargo, Herrera (2009) propone la existencia de costos asociados a la habilidad de los animales de escoger los recursos de mayor calidad en plantas con variación intraindividual alta. El primer costo es mayor competencia intraespecífica en las zonas de una planta que ofrezcan mejores recursos, afectando negativamente la adecuación de los animales en competencia. El segundo costo está relacionado con el tiempo y energía de forrajeo. Los animales que llegan a una planta con alta variación intraindividual invierten mayor cantidad de energía y necesitan más tiempo para evaluar los parches de cada planta y escoger cual zona ofrece los mejores recursos, lo que aumenta la probabilidad de que los animales tomen malas decisiones de forrajeo.

En el caso de la relación entre la visita de hormigas y la visita de polinizadores, no se observó ninguna correlación entre ellas (Fig.14), probablemente porque no hay una correlación entre la producción de néctar floral y la producción de néctar extrafloral (Fig. 15). Se ha reportado que en algunas plantas la producción de néctar extrafloral es estimulada cuando el néctar es removido repetidamente por insectos (*i.e.* hormigas) o por daño foliar (Heil *et al.*, 2000), no obstante en el caso de *T. velutina* se encontró que la estimulación de la producción de néctar extrafloral no afecta la producción de néctar floral (A. Alonso, datos no publicados).

En este estudio se encontraron seis morfoespecies de hormigas asociadas a *T. velutina* (Fig. 5). Cuautle *et al.* (2005) durante un periodo de observación de tres años en el CICOLMA, identificaron 25 especies de hormigas asociadas a *T. velutina*. La diversidad y la abundancia encontrada durante su periodo de observación fueron mayores debido a que la zona muestreada fue más grande y el estudio se llevó a cabo durante tres épocas con condiciones ambientales diferentes, además de que en este estudio hubo una distribución espacial específica y la distribución espacial de las plantas y que tan agregadas están puede influir en que especies de hormigas son atraídas.

Las seis morfoespecies de hormigas observados en este estudio se encontraron asociadas a distintas estructuras de la planta, en particular a los nectarios extraflorales, ramas y hojas y con menor frecuencia a las flores (obss. perss.). Janzen (1977) propuso que las hormigas no forrajeen sobre el néctar floral debido a que en éste se encuentra disuelto componentes repulsivos, indigeribles y tóxicos para las hormigas. Sin embargo, otros estudios han demostrado que numerosas especies de hormigas visitan y consumen el néctar floral de algunas plantas y que la baja cantidad de visitas se debe a la arquitectura de la flor que dificulta a las hormigas el acceso al néctar (Haber *et al.*, 1981). En general se piensa que cuando las hormigas se encuentran asociadas a las flores actúan como antagonistas, aunque también se sabe que las plantas secretan más néctar del que necesitan para la polinización y en algunos casos se ha demostrado que esta “sobreproducción” después de ocurrida la polinización promueve la visita de hormigas que actúan como defensoras (Keeler, 1981). De las especies visitantes se sabe que algunas especies del género *Paratrechina* muestran un comportamiento de forrajeo oportunista y en algunos casos consumen el néctar floral de las plantas (Witte *et al.*, 2007). En este estudio el único género que se alimentó del néctar floral fue *Monomorium* (obss. perss.).

Se ha observado que cada especie de hormiga brinda distintos niveles de protección (Frederickson, 2005). Cuautle y Rico-Gray (2003) observaron que plantas con hormigas más grandes presentan menor nivel de herbivoría, mayor tamaño y mayor número de semillas que plantas asociadas a especies de hormigas más pequeñas. En este estudio el género más grande observado forrajeando en los nectarios extraflorales fue *Camponotus* que mide entre 3 y 4 mm mientras que los géneros más pequeños fueron *Monomorium* y *Brachymyrmex* que en miden entre 1.5 y 2 mm (obss. perss.). Considerando el tamaño, las hormigas del género *Camponotus* podrían ser las mejores defensoras, pero otra característica importante que también influye en la protección que brindan las hormigas es la agresividad de cada especie (Martins, 2010). Las hormigas más agresivas que visitaron los nectarios extraflorales de *T. velutina* fueron *Solenopsis* sp., que no permitieron la presencia de otras especies de hormigas en la misma planta en donde se encontraban y *Brachymyrmex* sp. que también tuvo comportamientos agresivos pero con menor intensidad (obss. perss.).

La abundancia de cada género de hormiga sobre las plantas dependió de muchos factores, en especial de los patrones de reclutamiento de cada una. Por ejemplo, las hormigas del género *Monomorium* forrajearon en grupos más grandes (Fig. 6), en algunos casos más de 100 individuos, probablemente porque además de consumir el néctar extrafloral recolectaban los elaiosomas de las semillas así como por su patrón de reclutamiento. En general, se sabe que cuando una hormiga exploradora del género *Monomorium* encuentra un recurso se alimenta de éste por algunos minutos para después regresar al hormiguero; si la calidad del alimento es alta, la hormiga motiva a una gran cantidad de hormigas forrajeras a salir y las guía a la fuente de alimento (Szlep y Jacobi, 1967). Sin embargo para el caso de hormigas es mejor analizar frecuencia de visita ya que son insectos sociales con reclutamiento y la abundancia no implican intensidad de visita y aunque el número de hormigas del género *Camponotus* fue considerablemente menor en comparación con *Monomorium* sp. (Fig. 6), *Camponotus* sp. fueron las hormigas que llegaron con mayor frecuencia a las plantas de *T. velutina* (Fig. 7). Esto coincide con el trabajo llevado a cabo por Díaz-Castelazo *et al.* (2004) en el que las especies del género *Camponotus* sp. se encontraron asociadas con mayor frecuencia a las plantas con nectarios extraflorales.

En este trabajo sólo se observó al género *Monomorium* removiendo semillas aunque probablemente todas las hormigas visitantes diversificaron sus dietas ya que son omnívoros y en el CICOLMA la disponibilidad de recursos para las hormigas durante la época de lluvias es mayor (Rico-Gray *et al.*, 1998; Cuautle *et al.*, 2005; Moreno-Casasola y Monroy, 2006).

Distintos factores bióticos y abióticos así como la variedad de recompensas que una planta ofrece a sus hormigas mutualistas hacen que la intensidad de la interacción cambie a través del tiempo (Cuautle y Rico-Gray, 2003). Entre los factores bióticos que pudieron afectar la interacción con las hormigas se encuentran las avispas *Polistes instabilis* y *Polybia occidentalis*, ya que se ha reportado que actúan como antagonistas de las hormigas (Cuautle y Rico-Gray, 2003). Sin embargo en este estudio su frecuencia de visita a los NEFs fue muy baja (obss. Pers).

CONCLUSIONES

Este estudio sugiere que las plantas deshonestas, aquellas con una mayor variación intraindividual y un promedio de inversión bajo, lograron atraer más hormigas que las plantas con menor variación intraindividual. Este resultado sugiere que el aumento de la variación intraindividual en efecto podría ser considerada como una estrategia de engaño exitosa al no ser detectada por las hormigas visitantes. Sin embargo, para demostrar su papel adaptativo, es necesario demostrar que estas plantas deshonestas tienen un mayor éxito reproductivo que plantas más honestas o con menos variación y que existe un componente genético que determine dicha variación. En cuanto a la visita de polinizadores, ocurrió independientemente de los niveles de producción promedio y de variación intraindividual y de azúcar en el néctar floral, lo que sugiere que otros factores, como el despliegue floral o la cantidad de polen, pueden estar determinando su comportamiento de forrajeo.

LITERATURA CITADA

- Aguirre, A., R. Coates, G. Cumplido-Barragán, A. Campos-Villanueva y C. Díaz-Castelazo. 2013. Morphological characterization of extrafloral nectaries and associated ants in tropical vegetation of Los Tuxtlas, Mexico. *Functional Ecology of Plants* 208: 147-156.
- Ambruster, W.S. 2012. Evolution and ecological implications of “specialized” pollinator rewards. Pp. 44-66. En: Patiny, S. (ed.). *Evolution of Plant-Pollinator Relationships*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Arbo, M.M. 2005. Estudios sistemáticos en *Turnera* (Turneraceae). III. Series Anomaliae y *Turnera*. *Bonplandia* 14: 115-318.
- Arbo, M.M. y M.E. Shyrley. 2009. Morphology, phylogeny and biogeography of *Turnera* L. (Turneraceae). *Taxon* 58: 457-467.
- Ashman, T.L. y E. A. King. 2005. Are flower-visiting ants mutualists or antagonists? A study in a gynodioecious wild strawberry. *American Journal of Botany* 92: 891-895.
- Assunção, M.A., H. M. Torezan-Silingardi y K. Del-Claro. 2014. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209: 244-249.
- Barth, F. 1985. *Insects and Flowers: The Biology of a Partnership*. Princeton University Press. Princeton.
- Beattie A. J. 1985. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beattie, A. y L. Hughes. 2002. Ant-plant interactions. Pp. 26-73. En: Herrera C.M. y O. Pellmyr (eds.). *Plant Animal Interactions: an Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Begon, M., C.P. Townsend y J.L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Liverpool.

- Benítez-Vieyra, S., M. Ordano, J. Fornoni, K. Boege y C. Domínguez. 2010. Selection on signal-reward correlation: limits and opportunities to the evolution of deceit in *Turnera ulmifolia* L. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 2760-2767.
- Benítez-Vieyra, S., J. Fornoni, J. Pérez-Alquicira, K. Boege y C. Domínguez. 2014. The evolution of signal-reward correlation in bee-and hummingbird-pollinated species of *Salvia*. *Proceedings of the Royal Society of London* 23: 2760-2767.
- Bentley, B. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 407-428.
- Benzing, D.H. 1991. Myrmecotrophy: origins, operation, and importance. Pp. 353-373. En: Huxley C. R. y D. F. Cutler (eds.). *Ant-Plant Interactions*, Oxford University Press, Oxford.
- Biernaskie, J.M., R. V. Cartar y T.A. Hurly. 2002. Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes. *Oikos* 98: 98-104.
- Biernaskie, J.M. y R.V. Cartar. 2004. Variation in rate of nectar production depends on floral display size: a pollinator manipulation hypothesis. *Functional Ecology* 18: 125-129.
- Biernaskie, J.M., S.C. Walker y R.J. Gegeer. 2009. Bumblebees learn to forage like bayesians. *The American Naturalist* 174: 413-423.
- Boose, D.L. 1997. Sources of variation in floral nectar production rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): implications for natural selection. *Oecologia* 110: 493-500
- Blatrix, R., D. Renard, C. Djieto-Lordon y D. McKey. 2012. The cost of myrmecophytism: insights from allometry of stem secondary growth. *Annals of Botany* 110: 943-951.
- Bronstein, J.L. 1998. The contribution of ant plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30: 150-161.
- Bronstein, J.L. 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters* 4: 277-287.

- Buchmann, S. L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 343-369.
- Canto, A., R. Pérez, M. Medrano, M. Castellanos y C. Herrera. 2007. Intra-plant variation in nectar sugar composition in two *Aquilegia* species (Ranunculaceae): contrasting patterns under field and glasshouse conditions. *Annals of Botany* 99: 653-660.
- Cartar, R.V y L.M. Dill. 1990. Why are bumble bees risk-sensitive foragers? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 121-127
- Castillo-Campos, G. y A.C. Travieso-Bello. 2006. La flora. Pp. 171-204. En: Moreno-Casasola, P. (ed.). *Entornos Veracruzanos: La Costa de la Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Ciotek, L., P. Giorgis, S. Benítez-Vieyra y A.A. Cocucci. 2006. First confirmed case of pseudocopulation in terrestrial orchids of South America: pollination of *Geoblasta pennicillata* (Orchidaceae) by *Campsomeris bistrimacula* (Hymenoptera, Scoliidae). *Flora* 201: 365-369.
- Cuautle, M y V. Rico-Gray. 2003. The effect of wasp and ants on the reproductive success of the extrafloral nectaried plant *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Functional Ecology* 17: 417-423.
- Cuautle, M., V. Rico-Gray y C. Díaz-Castelazo. 2005. Effects of ant behaviour and presence of extrafloral nectaries on seed dispersal of the Neotropical myrmecochore *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 67-77.
- Dafni A. 1994. Note on side advertisements in flowers. *Functional Ecology* 8: 136-138.
- Delabie, J.H., M. Ospina y G. Zabala. 1996. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. Pp. 181-197. En: Fernández, F. (ed.). *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

- Del Val, E. y R. Dirzo. 2004. Mirmecofilia: las plantas con ejército propio. *Interciencia* 29: 673-679.
- Detrain, C., J.L. Deneubourg y J.M. Pasteels. 1999. Decision-making in foraging by social insects. Pp. 331-354. En: Detrain, C., J.L.Deneubourg y J.M. Pasteels (eds). *Information Processing in Social Insects*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Díaz-Castelazo, C., V. Rico-Gray, P.S. Oliveira y M. Cuautle. 2004. Extrafloral nectary mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: richness, occurrence, seasonality and ant foraging patterns. *Écoscience* 11: 472-481.
- Dufay, M y M.C. Anstett. 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. *Oikos* 100: 3-14.
- Dukas, R. 1999. Cost of memory ideas and predictions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 197: 41-50
- Edwards, D. P., M. E. Frederickson, G.H. Shepard y D.W. Yu. 2009. A plant needs ants like a dog needs fleas: *Myrmelachista schumanni* ants gall many tree species to create housing. *The American Naturalist* 174: 734-740.
- Elias, T.S., W.R. Rozich y L. Newcombe. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia* L. *American Journal of Botany* 62: 570-576.
- Elias, T. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. Pp. 174-203. En: Bentley, B y T. Elias (eds.). *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York.
- Escalante-Pérez, M. y M. Heil. 2012. Nectar Secretion: its ecological context and physiological regulation. Pp. 187-219. En: Vivanco, J. M. y F. Baluska (eds.). *Secretion and Exudates in Biological Systems. Signaling and Communication in Plants*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin.
- Ferriere, R., J. Bronstein, S. Rinaldi, R. Law y M. Gauduchon. 2002. Cheating and evolutionary stability of mutualisms. *Proceedings of the Royal Society of London* 269: 773-780.

- Frederickson, M. E. 2005. Ant species confer different partner benefits on two neotropical myrmecophytes. *Oecologia* 143: 387-395.
- Frederickson, M.E., A. Ravenscraft, G. Booth, L.M. Arcila, G. Miller y N. E. Pierce. 2012. The direct and ecological costs of an ant-plant symbiosis. *The American Naturalist* 179: 768-778.
- Free, J.B. 1967. Factors determining the collection of pollen by honeybee foragers. *Animal Behaviour* 15:134-144.
- Gama, L., H. Narave y N. P. Moreno. 1985. Turneraceae. Pp. 1-17. En: Gómez-Pompa, A. y N. P. Moreno (eds.). *Flora de Veracruz*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.
- Gaume, L. y D. McKey. 1999. An ant-plant mutualism and its host-specific parasite: activity rhythms, young leaf patrolling, and effects on herbivores of two specialist plant-ants inhabiting the same myrmecophyte. *Oikos* 84: 130-144.
- Gawleta, N., Y. Zimmermann y T. Eltz. 2005. Repellent foraging scent recognition across bee families. *Apidologie* 36: 325-330.
- Giurfa, M y J.A. Nuñez. 1992. Honey bees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecología* 89: 113-92
- Haber, W. A., G. W. Frankie, H. G. Baker, I. Baker y S. Koptur. 1981. Ants like flower nectar. *Biotropica* 13: 2011-2014.
- Heil, M., B. Fiala, B. Baumann y K.E. Linsenmair. 2000. Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Functional Ecology* 14: 749-757
- Herrera, C. M. 2009. *Multiplicity in Unity. Plant Subindividual Variation and Interactions with Animals*. University of Chicago Press, Chicago.

- Herrera, C., R. Pérez y C. Alonso. 2006. Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany* 93: 575-581.
- IBM Corp. Released. 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk. IBM Corp., Nueva York.
- Ibarra, M.G y R. Dirzo. 1990. Plantas mirmecófilas arbóreas de la estación “Los Tuxtles”, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 38: 79-82.
- Inouye, DW. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61:1251-53
- Irwin, R.E., J.L. Bronstein, J.S. Manson y L. Richardson. 2010. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 271-92.
- Jaffé, K. 2004. *El Mundo de las Hormigas*. Equinoccio, Caracas.
- Janzen, D. 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *University of Kansas Science Bulletin* 47: 315-558.
- Janzen, D. 1969. Allelopathy by mirmecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50: 147-153.
- Janzen, D. 1977. Why don't ants visit flowers? *Biotropica* 9: 252.
- Jersáková, J., S.D. Johnson y P. Kindlmann. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81: 219-35.
- Jolivet, P. 1986. *Les Fourmis et les Plantes, un Exemple de Coévolution*. Boubée, París.
- Jolivet, P. 1998. *Interrelationship Between Insects and Plants*. CRC Press, Boca Raton.
- Kamil, A.C. y H.L. Roitblat. 1985. The ecology of foraging behavior: Implications for animal learning and memory. *Annual Review of Psychology* 36: 141-169.

- Keeler, K. H. 1981. A model of selection for facultative nonsymbiotic mutualism. *American Naturalist* 4: 488-98.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary mediated interactions between insects and plants. Pp. 81-129. En: Bernays, E. (ed.). *Insect-Plant Interactions. Volume IV*. CRC Press, Boston.
- Koptur, S., V. Rico y M. Palacios. 1998. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in central México. *American Journal of Botany* 85: 736-739.
- Labandeira, C. 2002. The history of associations between plants and animals. Pp. 26-73. En: Herrera, C. y O. Pellmyr (eds.). *Plant Animal Interactions: an Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Lanza, J. y B.R. Krauss. 1984. Detection of amino acids in artificial nectars by two tropical ants, *Leptothorax* and *Monomorium*. *Oecologia* 63: 423-425.
- Madi, Y. y K. Jaffé. 2006. On foraging behavior of the polymorphic tree dwelling ant *Daceton armigerum* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomotropica* 21: 117-123.
- Mackay, W. P. y E. Mackay. 1989. Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). *Memorias del II Simposio Nacional de Insectos Sociales*, Morelos.
- Martins, D. J. 2010. Not all ants are equal: obligate acacia ants provide different levels of protection against mega-herbivores. *African Journal of Ecology* 48: 1115-1122.
- Mejía, A. 2011. Variación intraindividual en las señales y recompensas que ofrece *P. horizontalis* a sus dispersores. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Moreno-Casasola, P. y R. Monroy. 2006. Introducción. Pp. 17-25. En: Moreno-Casasola, P. (ed.). *Entornos Veracruzanos: la Costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., México.

- Nicolson, S.W. 2007. Nectar consumers. Pp. 289-342. En: Nicolson, S.W., E. Pacini y M. Nepi (eds.). *Nectaries and Nectar*. Springer, Dordrecht.
- Novelo, A. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica* 3: 9-23.
- Ortiz, B y H. Hernández. 2006. La historia socioambiental. Pp. 25-34. En: Moreno-Casasola, P. (ed.). *Entornos Veracruzanos: La Costa de la Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Oliveira, P., V. Rico-Gray, C. Diaz-Castelazo y C. Castillo-Guevara. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology* 13: 623-631.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. Pp. 157-184. En: Herrera, C. y O. Pellmyr (eds.). *Plant Animal Interactions: an Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland.
- Pérez, S.F. y K.D. Waddington. 1996. Carpenter bee (*Xylocopa micans*) risk indifference and a review of nectarivore risk sensitivity studies. *American Zoologist*, 36: 435-446.
- Ramos, S. 2013. Determinación componente genético media varianza señales recompensas plantas polinizadores. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Real, L.A. 1981. Uncertainty and pollinator-plant interactions: the foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. *Ecology* 62: 20-26.
- Renner, S.S. 2006. Rewardless flowers in the Angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. Pp. 123-144. En: Waser, N.M y J. Ollerton (eds.). *Plant-Pollinator Interactions from Specialization to Generalization*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Rico-Gray, V., J.G. García-Franco, M. Palacios-Ríos, C. Díaz-Castelazo, V. Parra-Tabla y J. A. Navarro. 1998. Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in México. *Biotropica* 30: 190-200.
- Rudgers, J. A. y M. C. Gardener. 2004. Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. *Ecology* 85: 1495-1502.
- Rutter, M.T. y M.D. Rausher. 2004. Natural selection on extrafloral nectar production in *Chamaecrista fasciculata*: The Costs and Benefits of a Mutualism Trait. *Evolution* 58: 2657-2668.
- Sachs, J. L., U. G. Mueller, T.P. Wilcox y J.J. Bull. 2004. The evolution of cooperation. *The Quarterly Review of Biology* 79: 135-160.
- Sachs, J.L. y E.L. Simms. 2006. Pathways to mutualism breakdown. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 585-592.
- SAS Institute Inc. 2013. JMP: Statistical discovery software (versión 10.0.0, SAS Institute, Cary, NC), Carolina del Norte.
- Shafir, S., D.D. Wiegmann, B.H. Smith y L.A. Real. 1999. Risk-sensitive foraging: choice behaviour of honeybees in response to variability in volume of reward. *Animal Behaviour* 57: 1055-1061.
- Soberon, J. y C. Martínez del Río. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. Pp. 192-216. En: Boucher, D. *La Biología del Mutualismo*. Crom Helm, Londres.
- Szlep, R. y T. Jacobi. 1967. The mechanism of recruitment to mass foraging in colonies of *Monomorium venustum* Smith, *M. subopacum* ssp. *Phenicium* EM., *Tapinoma israelis* For. and *T. simothi* v. *Phenicium* EM. *Insects Socioux* 1: 25-40.
- Travieso-Bello y A. Campos. 2006. Los componentes del paisaje. Pp. 139-150. En: Moreno-Casasola, P. (ed.). *Entornos Veracruzanos: La Costa de la Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., México.

- Tokuoka, T. 2012. Molecular phylogenetic analysis of Passifloraceae *sensu lato* (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Journal of Plant Research* 125: 489-497.
- Torres-Hernandez, L., V. Rico-Gray, C. Castillo-Guevara y J. A. Vergara. 2000. Effect of nectar-foraging ants and wasps on the reproductive fitness of *Turnera ulmifolia* (Turneraceae) in coastal sand dune in México. *Acta Zoológica Mexicana* 8: 13-21.
- Westoby, M., K. French, L. Hughes, B. Rice y L. Rodgerson. 1991. Why do more plant species use ants for dispersal on infertile compared with fertile soils? *Australian Journal of Ecology* 16: 445-455
- Wilson, E. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts.
- Witte, V., A.B. Attygalle y J. Meinwald. 2007. Complex chemical communication in the crazy ant *Paratrechina longicornis* Latreille (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology* 17: 57-62.
- Yu, D. W. y N. E. Pierce. 1998. A castration parasite of an ant- plant mutualism. *The Royal Society of London* 265: 375-382.