



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA

**SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO EN  
LA DEPRESIÓN DEL BALSAS, MICHOACÁN.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**KAREN BEATRIZ HERNÁNDEZ ESQUIVEL**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

**DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD**

COMITÉ TUTOR:

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD**

**MÉXICO, D.F. JUNIO, 2015**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

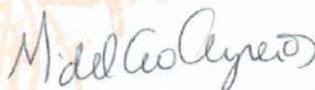
Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente.-

Por medio de la presente, me permito informar a usted, que en reunión ordinaria del Subcomité por Campo de Conocimiento de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas) del Posgrado en Ciencias Biológicas, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de Maestra en Ciencias Biológicas de la alumna **Karen Beatriz Hernández Esquivel** con número de cuenta **304019715** con la tesis titulada: **"Síndromes de polinización de un bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas, Michoacán"** bajo la dirección del **Dr. Guillermo Ibarra Manríquez**.- Tutor principal:

Presidente:	Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño
Vocal:	Dr. Horacio Armando Paz Hernández
Secretario:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Suplente:	Dr. Eduardo Ruiz Sánchez
Suplente:	Dr. Antonio González Rodríguez

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de mayo de 2015



Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por permitirme continuar mi formación en esta institución.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la manutención.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, por apoyar con financiamiento el proyecto IN207512 (Fenología de especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas, Michoacán).

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el financiamiento para asistir a congresos y cursos nacionales e internacionales.

Al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez por tomar el cargo y hacerse responsable para dirigir esta tesis.

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga y el Dr. Antonio González Rodríguez por ser parte de mi comité tutor y por su ayuda para el desarrollo de este trabajo.

## AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A mi tutor Guillermo por el constante apoyo para que esta tesis se desarrollara y concluyera, por sus conocimientos brindados, por las enseñanzas en el campo y por su amistad.

A la M. en C. Guadalupe Cornejo Tenorio, por coordinar la parte de la identificación de las especies, por compartirme sus conocimientos y consejos para poder identificar, sin ella esta tesis no sería lo que es.

A todos los Ejidatarios de Llano Ojo de Agua, por permitirnos realizar los estudios en su hermosa selva, sin ellos ninguna tesis podría haber sido realizada. En especial a Lorenzo Sánchez y su esposa Raquel por apoyarnos en todo momento y abrirnos las puertas de su hogar. Así como a Misael Rojas por compartirnos su conocimiento sobre las plantas del lugar, por su gran ayuda en todas las salidas de campo y por las colectas que realizó.

A todos los expertos de distintas familias por su ayuda en la identificación de las especies. A los que nos ayudaron en Fabaceae, Alfonso Delgado Salinas por determinar *Aeschynomene* y *Nissolia*, Jenny Sotuyo Vázquez por su ayuda con parte de *Caesalpinia*, Mario Sousa Sánchez por su ayuda especialmente en *Lonchocarpus* y Leticia Torres Colín por ayudar a determinar *Desmodium*. Lucio Lozada Pérez por ayudar con parte de Apocynaceae. A Rosalinda Medina Lemos por determinar las especies de Burseraceae. A Adolfo Espejo Serna por determinaciones de Bromeliaceae. A Salvador Arias por Cactaceae. Eleazar Carranza González por ayudar a determinar algunas de las Convolvulaceae. A Victor Steinmann por las determinaciones de Euphorbiaceae. A Gerardo Salazar Chávez por determinar Orchidaceae. A Abisaí García Mendoza por la determinación de *Agave*. Y Emmanuel Pérez Calix por su ayuda con *Oxalis*.

A los miembros del jurado revisor por sus valiosos comentarios. A María del Coro Arizmendi por ser parte de mi comité tutor y por su apoyo en toda la realización de la tesis. A Antonio González Rodríguez por su ayuda en la realización de la filogenia, en

los análisis, sus comentarios, su apoyo y amistad en este tiempo. A Eduardo Ruíz Sánchez por aceptar ser miembro del jurado y por ayudar con el mapeo de caracteres en la filogenia. A Horacio Paz Hernández por sus observaciones que me ayudaron a desarrollar ideas. Finalmente, a Mauricio Quesada Avendaño por sus importantes comentarios que ayudaron a mejorar esta tesis.

A todos mis compañeros del laboratorio que ayudaron en alguna parte del proyecto. A Jorge Cortés por su ayuda en el campo, en análisis de datos y comentarios positivos. A Paz Coba, Nahú González, Roberto Hernández, Lizzete Luna, Javier Rendón y Lina Urrea por contribuir con su granito de arena, en algunas colectas, a veces por llevarnos a campo, y por la paciencia de esperar a que tomáramos fotografías. A Moisés Méndez también, por su ayuda con análisis de datos.

A todos mis amigos y conocidos, especialmente a los que hice en Morelia y en el hoy antiguo CIEco, muchos de ellos mencionados arriba. Además a Myriam Miranda por escucharme siempre y por los buenos momentos compartidos.

A mi familia, toda ella que todo el tiempo me ha apoyado en mi ir y venir, pero en especial a mi madre que la amo.

## **DEDICATORIA**

A las plantas

A la vida

Al amor

A la amistad

A mi familia

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN .....	10
ABSTRACT .....	11
INTRODUCCIÓN.....	13
Los síndromes de polinización .....	13
La capacidad de predicción de los síndromes de polinización .....	14
Los síndromes de polinización como resultado de una historia evolutiva .....	18
Sistemas de polinización a nivel comunitario.....	20
OBJETIVOS.....	24
MATERIALES Y MÉTODOS.....	25
Área de estudio .....	25
Trabajo de campo.....	26
Síndromes de polinización.....	26
Formas de crecimiento.....	30
Análisis de datos .....	31
RESULTADOS .....	33
DISCUSIÓN.....	43
Síndromes de polinización a nivel comunitario.....	43
Alcances y limitaciones de este estudio.....	52
La importancia de los polinizadores para la conservación biológica .....	53
Estudios futuros .....	55
CONCLUSIONES.....	56
BIBLIOGRAFÍA .....	57
Apéndice 1 .....	57
Apéndice 2.....	72
Apéndice 3.....	84
Apéndice 4.....	90

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Formas florales usadas en el presente estudio..	9
<b>Figura 2.</b> Proporción de las formas de crecimiento asociadas a cada síndrome de polinización en el área de estudio.	36
<b>Figura 3.</b> Las cinco familias con mayor porcentaje de especies por síndrome de polinización.	38
<b>Figura 4.</b> Filogenia comunitaria de los síndromes de polinización y las formas de crecimiento de un bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas.	39

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Síndromes de polinización en Angiospermas.	17
<b>Cuadro 2.</b> Porcentaje de los síndromes de polinización en el bosque tropical caducifolio del Ejido Llano Ojo de Agua, Churumuco, México.	34
<b>Cuadro 3.</b> Número de especies por síndrome de polinización y forma de crecimiento, así como prueba de G de bondad de ajuste para determinar la asociación entre síndromes de polinización y formas de crecimiento.	35
<b>Cuadro 4.</b> Síndromes de polinización asociados a los árboles en bosques tropicales de América.	45
<b>Cuadro 5.</b> Comparación de la frecuencia de los polinizadores en las plantas arbóreas y no arbóreas de este estudio con el de Frankie <i>et al.</i> (2004).	51

## RESUMEN

El estudio de los sistemas de polinización en diferentes comunidades puede ayudar a entender cómo éstos están organizados en respuesta a factores ambientales y/o atributos biológicos. Para facilitar lo anterior, se ha propuesto el uso de síndromes de polinización, los cuales se definen como el conjunto de rasgos florales que se asocian con la atracción y utilización de un grupo específico de animales como polinizadores. El objetivo principal de este estudio fue determinar los síndromes de polinización de las especies de plantas de un bosque tropical caducifolio en la provincia biogeográfica de la Depresión del Balsas. Los objetivos particulares fueron 1) realizar un inventario de las especies de Angiospermas presentes en el área de estudio, 2) comparar la frecuencia de los síndromes de polinización de las especies con estudios realizados en otras comunidades tropicales, 3) analizar la asociación entre síndromes de polinización, la forma de crecimiento y familias a la que pertenecen y 4) realizar una filogenia comunitaria para distinguir si los atributos analizados están relacionados con la historia evolutiva de las especies.

Para asignar los síndromes de polinización, se realizó la colecta e identificación de las especies reproductivas presentes en el área de estudio. Los síndromes de polinización fueron asignados con base en sus características morfológicas de acuerdo a las descripciones propuestas por Faegri y van der Pijl (1979) y Endress (1994). Se realizó una prueba de G para determinar si los síndromes de polinización estaban asociados a las formas de crecimiento y a las familias a las que pertenecen. Se generó una filogenia hipotética de la comunidad estudiada usando el programa Phylocom y se reconstruyó el estado ancestral de los caracteres.

Se registró un total de 333 especies, las cuales pertenecen a 69 familias y 213 géneros. La familia que tuvo el mayor número de especies fue Fabaceae (66), seguida por Euphorbiaceae (23), Asteraceae (18) y Malvaceae (18). El síndrome de polinización de 320 especies fue inferido. El más frecuente de éstos fue la melitofilia (54.6%), con el síndrome de insectos pequeños (14.4%) y de mariposa nocturna (8.6%) como el segundo y tercer modo de polinización más frecuente. Este resultado es congruente con lo documentado para otras comunidades tropicales. Se encontró que los síndromes de

polinización están significativamente asociados a las formas de crecimiento. Sin embargo, se mostró que no en todos los síndromes se presentó esta asociación y que cuando se presentaron, algunas de éstas podrían deberse al efecto de la filogenia. Para las familias y los síndromes de polinización, la prueba estadística no indicó una asociación significativa. Sin embargo, la presencia de distintos síndromes en familias particulares sugiere que éstos pueden estar asociados en un aspecto filogenético. Todos estos hallazgos muestran que las proporciones en que se presentan los síndromes de polinización obedecen a una compleja interacción entre distintos factores históricos, biológicos y ambientales, los cuales deben ser explicados de forma integral. A pesar del debate en torno a la capacidad de predicción de los síndromes de polinización, este estudio ha demostrado que pueden ser útiles al momento de generar información sobre la ecología y evolución de las Angiospermas.

## **ABSTRACT**

The study of pollination systems in diverse communities is helpful to understand how they are organized in response to environmental factors and/or biological attributes. To advance in this area as soon as possible, it has been proposed the use of pollination syndromes, which are defined as the set of floral traits that are associated with the attraction and utilization of a specific group of animals as pollinators. The main aim of this study was to determine the pollination syndromes of the plant species from a tropical dry forest in the biogeographic province of the Balsas River Basin. The particular objectives were 1) generate a floristic inventory of the Angiosperm species in the study area, 2) compare the frequency of the pollination syndromes with those published previously, 3) analyze the association of pollination syndromes with plant growth forms and plant families that they belong and, 4) obtain the community phylogeny to discriminate if the attributes analyzed are associated with the evolutionary history of this species.

To assign the pollination syndromes, all the reproductive species were collected and identified in the study area. The pollination syndromes were assigned based on the floral morphology and according to the descriptions proposed by Faegri and van der Pijl (1979) and Endress (1994). A G-test was done to determine if the species pollination syndromes

were associated with their growth form and the family to which they belong. The community phylogeny was generated with the Phylocom software and the ancestral state of the characters was reconstructed.

A total of 333 species were registered belonging to 69 families and 213 genera. The richest families were Fabaceae (66 species), followed by Euphorbiaceae (23), Asteraceae (18) and Malvaceae (18). The pollination syndrome of 320 species was inferred. The most frequent syndrome was melittophily (54.4%), with the syndrome of small insects (15%) and moths (7.1%) as the second and third mode of pollination, respectively. This result is congruent with that documented for other tropical communities. It was found that pollination syndromes are significantly associated with the growth forms. However, this association was not present in all the syndromes, and when present, this could be an effect of the phylogeny. The statistical test did not find a significant association of the families and syndromes. Nevertheless, the presence of different syndromes in particular families suggest that they could be associated in a phylogenetic aspect. All these findings demonstrate that the proportions on which pollination syndromes are presented are in response to a complex interaction between different historic, biologic and environmental factors, which need to be explained integrally. Despite of the controversy in terms to the prediction capability of the pollination syndromes, this study has demonstrated that these can be useful to generate information about the ecology and evolution of Angiosperms.

## INTRODUCCIÓN

### *Los síndromes de polinización*

Los primeros estudios sobre la reproducción de las plantas tienen precedentes en el siglo XVIII, con los tratados realizados por Joseph Gottlieb Kölreuter (1761-1766) y Christian Conrad Sprengel (1793). Estos autores fueron los primeros en descubrir que los animales efectuaban la polinización en las plantas y que éstos eran atraídos por medio de señales visuales y recompensas como el néctar (Proctor *et al.*, 2006; Waser *et al.*, 2006). De acuerdo con lo que comenta Waser (2006), es a partir de las publicaciones de estos autores que comenzó la acumulación de conocimiento en relación a las plantas y sus polinizadores. En un intento por dar orden al conocimiento enciclopédico que se tenía sobre la biología floral y las numerosas observaciones sobre los polinizadores, se realizaron esfuerzos por clasificar las flores con base en sus características morfológicas y su relación con el comportamiento de los polinizadores. La clasificación de Federico Delpino (1871) fue una de las más aceptadas, en la cual las plantas estaban ordenadas de acuerdo a la categoría taxonómica de los polinizadores. Con base en esta clasificación, varias décadas después se propuso el concepto de síndromes de polinización, como una forma de hacer predicciones sobre los más probables polinizadores de las plantas con flor (Waser, 2006). Este concepto sistematizado por Vogel (1954), fue precisado en publicaciones posteriores y entre las más destacadas pueden citarse las de van der Pijl (1961), Percival (1965), Faegri y van der Pijl (1979), Proctor y Yeo (1973), Endress (1994) y Proctor *et al.* (1996).

Los síndromes de polinización pueden definirse como el conjunto de rasgos florales asociados con la atracción y la utilización de un grupo específico de animales como polinizadores (Fenster *et al.*, 2004). Las plantas han desarrollado diferentes estrategias de atracción hacia sus polinizadores, las cuales se expresan como caracteres florales resultado de presiones de selección ejercidas por estos animales (Fenster *et al.* 2004). De acuerdo con Endress (1994), dichos rasgos son de tipo morfológico (*e.g.*, forma, tamaño y color de la corola) o fisiológico (p. ej. tiempo de antesis y recompensas, como néctar, resinas, fragancias y polen). En la polinización abiótica, también se presentan síndromes

con características particulares (*e.g.*, flores sin corola y/o con anteras explosivas), las cuales reflejan la ausencia de atrayentes florales.

Los principales grupos de polinizadores incluyen a las abejas y abejorros, aves, avispas, escarabajos, mariposas diurnas y nocturnas, moscas y murciélagos, mientras que la polinización abiótica está dada por el agua y el viento. Con respecto a la polinización biótica, cada grupo de animales poliniza flores con características particulares, aunque pueden compartir algunos rasgos (Cuadro 1). Por ejemplo, los colibríes visitan flores con corolas tubulares y generalmente de colores rojizos, las cuales producen néctar abundante como recompensa, no producen olores perceptibles al ser humano y tienen antesis diurna, mientras que las que se asocian con mariposas nocturnas presentan flores tubulares, se diferencian de las de colibríes por su coloración principalmente blanca, olor dulce fácilmente perceptible y antesis nocturna (Faegri y van der Pijl, 1979; Endress, 1994).

Con base en las evidencias hasta ahora reunidas, se considera que los síndromes de polinización son una importante herramienta de predicción para diseñar estudios en especies en las que se desconoce la biología de la polinización (Endress, 1994). Además, también se han usado para proveer explicaciones sobre el origen de la gran diversidad floral (Fenster *et al.*, 2004; Crepet y Niklas, 2009) y de este modo resolver preguntas relacionadas con la evolución de las plantas.

#### *La capacidad de predicción de los síndromes de polinización*

La idea de que los rasgos florales conforman un síndrome de polinización y representan una respuesta adaptativa que resulta en la especialización de un grupo de polinizadores (Fenster *et al.*, 2004), ha sido cuestionada (Waser *et al.* 1996; Ollerton *et al.*, 2009), debido a que frecuentemente las flores atraen a un amplio espectro de visitantes (generalización), lo cual reduce la especificidad de los rasgos y por lo tanto, la predicción de un síndrome puede llegar a ser errónea (Waser *et al.* 1996; Ollerton *et al.*, 2009). No obstante, el hecho de que las plantas sean visitadas por una gran diversidad de animales, entre los cuales más de un gremio puede ser el polinizador, ha sido reconocido

desde los primeros ecólogos florales (Waser, 2006). En un contexto adaptativo, Stebbins (1970) propuso el principio del polinizador más efectivo, el cual señala que las características de las flores son moldeadas por aquellos polinizadores que las visitan más frecuente y eficientemente en su área de distribución. Sumado a esto, Fenster *et al.* (2004) señalaron que en lugar de enmarcar la visita de distintos polinizadores en una visión generalista, es más útil la delimitación por grupos funcionales, como órdenes de insectos o clases de vertebrados, o grupos de animales que tienen comportamientos o rasgos similares (*e.g.*, insectos de probóscide larga como abejas y moscas, abejas colectoras de néctar).

Ollerton *et al.* (2009) generaron un análisis de escala multidimensional para probar la predictibilidad de los síndromes de polinización, basándose en los caracteres florales de 482 especies de seis comunidades de distintos continentes a partir del cual indican que en cerca del 70% de las especies, no fue posible predecir el polinizador más común. Por lo anterior, concluyeron que además de estar adaptados a los polinizadores principales, los rasgos morfológicos de las plantas también pueden reflejar la interacción antagonista de ciertos visitantes florales y de polinizadores menos importantes. Sin embargo, en este estudio una gran parte de los polinizadores (ca. 80%) no fueron observados, además de que muchas de las especies no se identificaron, algunas ni aún a nivel de familia y finalmente, el modelo que usaron para predecir los polinizadores no fue validado y resultó en extrañas predicciones. Por ejemplo, para el género *Lupinus* (Fabaceae), se predijo que los polinizadores eran mariposas diurnas, cuando la morfología de las flores de este género indica claramente que son polinizadas por abejas (Ollerton *et al.*, 2009 supplementary data 4). Estas inconsistencias dejan mucha incertidumbre sobre las conclusiones de estos autores.

Posteriormente, Rosas-Guerrero *et al.* (2014) realizaron una revisión sistemática de los estudios a lo largo del mundo en los que se ha determinado, de forma detallada, los principales polinizadores de diversas especies o de grupos taxonómicos, generando un meta-análisis filogenético con 417 especies. A diferencia de las conclusiones de Ollerton *et al.* (2009), en este estudio se encontró que los polinizadores más efectivos son los esperados por el síndrome. Otros hallazgos que documentaron fue que en especies

autoincompatibles, con sistemas sexuales dioicos o monoicos, y especies de regiones tropicales, se obtuvo una mejor predicción de los síndromes. Así mismo, al generar redes de interacciones de las plantas y sus polinizadores, encontraron que la presencia de grupos de polinizadores secundarios no es aleatoria y que corresponden a los polinizadores ancestrales de los linajes de plantas (*e.g.*, los polinizadores secundarios de las flores polinizadas por murciélagos son las aves).

Finalmente, se ha propuesto que ambas estrategias, especialización y generalización, forman un continuo entre las plantas con flor (Johnson y Steiner, 2000). Sin embargo, no se sabe hasta qué punto la generalización ha sido sobre-estimada al faltar estudios que prueben la efectividad de los visitantes florales que se han observado en las especies (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Siguiendo lo propuesto por Fenster *et al.*, (2004), se debe reconocer que el concepto de síndromes de polinización implica que los polinizadores están concentrados en grupos funcionales, lo que significa que hay grupos de animales que se comportan de forma similar al visitar las flores, y ejercen presiones selectivas similares, las cuales generan correlaciones entre los rasgos florales.

Si se revisan las estrategias de polinización, por un lado, están los casos de especialización extrema, en los que una especie de planta es polinizada por una especie de polinizador. Dentro de éstos, se encuentran las especies del género *Ficus* (Moraceae), las cuales son polinizadas exclusivamente por avispa de la familia Agaonidae (Janzen, 1979; Wiebes, 1979), siendo el caso más común, que una especie de *Ficus* está asociada a una de avispa (Bronstein y McKey, 1989). La polinización de las especies de *Yucca* (Asparagaceae), por mariposas nocturnas de la familia Prodoxidae, es otro caso de polinización especie-específica. En el siguiente nivel de especialización se puede colocar a las Orquídeas y su asociación exclusiva con ciertos grupos de abejas, por ejemplo, las especies de la tribu Stanhopeinae son polinizadas exclusivamente por abejas euglossinas, pero éstas no son polinizadores exclusivos de las orquídeas (Dressler, 1968).

**Cuadro 1.** Síndromes de polinización en Angiospermas (modificado de Willmer, 2011).

Síndrome	Antesis	Color	Olor	Forma	Cantidad de polen	Néctar	
						Guías/ Presentación	Volumen/ Concentración
<b>Cantarofilia</b> (Escarabajo)	Día, Noche	Crema, colores opacos, verde	Fuerte, agradable o fermentado	Radial, abierta, acopada, acepillada	Medio	No/Expuesto	Bajo/Media
<b>Miofilia</b> (Mosca)	Usual día	Amarillo, blanco, verde	Ligero, no dulce	Radial, abierta	Bajo	No/Usual expuesto	Bajo , Medio/Alta
<b>Sapromiofilia</b> (Mosca carroñera)	Día, Noche	Café y con puntos, morado, rojo	Fuerte, a carne descompuesta o heces	Radial, trampa	Medio	No/Ninguna	Ninguna
<b>Psicofilia</b> (Mariposa diurna)	Día	Amarillo, naranja, rojo	Ligero a moderado, dulce	Tubular	Bajo	A veces/Oculto	Bajo/Baja
<b>Falaenofilia</b> (M. nocturna)	Noche, atardecer	Amarillo, blanco, crema, verde	Muy fuerte, dulce	Radial, tubular	Bajo	No/Oculto	Medio/Media
<b>Melitofilia</b> (Abeja)	Día, amanecer	Amarillo, azul, blanco, morado, rosa	Moderado, usual dulce	Bilateral o radial, abierta o tubular	Medio	Si/Oculto	Medio/Media
<b>Ornitofilia</b> (Ave)	Día	Naranja, rojo	Usual ninguno	Bilateral o radial, tubular	Bajo	No/Expuesto, oculto	Alto/Baja
<b>Quiropterofilia</b> (Murciélago)	Noche, atardecer	Blanco, crema, verde	Fuerte, agradable o fermentado	Bilateral o radial, acopada, trompeta o acepillada	Alto	No/Expuesto, oculto	Alto/Baja

Decreciendo en el nivel de especialización se pueden mencionar los casos en que la polinización más efectiva es llevada a cabo por especies que pertenecen a un grupo taxonómico o gremio, es decir, que los principales polinizadores pueden pertenecer a diversas especies ya sea de himenópteros, esfíngidos, o quirópteros. Como un ejemplo de lo anterior, *Plumeria rubra* (Apocynaceae) es polinizada por al menos cinco especies de esfíngidos (Haber, 1984).

Por otra parte, en la polinización por grupos funcionales que incluyen más de un grupo taxonómico, todos llevan a cabo la polinización de un modo igualmente efectivo, y esto se se ha documentado en especies del género *Euphorbia* (Euphorbiaceae), las cuales son polinizadas por diversas especies de abejas, moscas y escarabajos (Ehrenfeld, 1976).

#### *Los síndromes de polinización como resultado de una historia evolutiva*

Para el caso de las angiospermas, se ha hipotetizado ampliamente que los polinizadores han jugado un papel muy relevante en su diversificación (Darwin, 1877; Stebbins, 1970; Dodd *et al.*, 1999; Vamosi y Vamosi, 2010). De acuerdo con Waser (2006), Charles Darwin fue quien sugirió por primera vez la existencia de una relación evolutiva entre las plantas y sus polinizadores.

El registro fósil, en conjunto con los análisis filogenéticos, indican que el origen o la diversificación de los grupos de polinizadores son eventos paralelos con los documentados para varias familias de angiospermas (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Thien *et al.*, 2009 revisaron el tipo de polinización que tienen las angiospermas más ancestrales (El grupo ANITA: Amborellaceae, Austrobaileyaceae, Cabombaceae, Hydatellaceae, Illiaceae, Nymphaeaceae, Schisandraceae y Trimeniaceae) y encontraron que está dada por diversos grupos de insectos, tales como abejas, escarabajos, o moscas, por lo que suponen que éstos podrían haber sido los primeros polinizadores que tuvieron las plantas con flor. Los linajes de estos polinizadores se originaron en el Jurásico e interactuaban con las gimnospermas; posteriormente, con la diversificación de las angiospermas en el

Cretácico Inferior, comenzaron a utilizar a estas últimas como fuente de recursos (Labandeira, 2010).

No obstante, a pesar de que las angiospermas basales tienen una polinización realizada por distintos grupos taxonómicos, se ha determinado que las moscas son los principales polinizadores en más de la mitad de los géneros de estas angiospermas basales (Thien *et al.*, 2009). El primer registro fósil de la polinización por dípteros data del Cretácico Medio y se estima que la relación se originó en el Cretácico Inferior (Labandeira, 2010). La filogenia muestra que la interacción está dada en los grupos más ancestrales de ambos linajes (dípteros y angiospermas) (Thien *et al.*, 2009).

Siguiendo las interacciones en el tiempo geológico, la diversificación de las orquídeas está fechada en el Paleoceno, y el origen de las abejas Euglossini se ha registrado una época después, en el Eoceno (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Estos autores indican que en un periodo más reciente, la diversificación de Cactaceae y el origen de los murciélagos nectarívoros está fechado para ambos grupos en el Mioceno.

Aunque se desconocen las vías exactas por las cuales los rasgos florales son el resultado de adaptación por presión selectiva impuesta por los polinizadores (Kay y Sargent, 2009; Quesada *et al.*, 2012; van der Niet *et al.*, 2014; Armbruster, 2014), existen diversos trabajos que demuestran que los tipos de polinización están correlacionados con la diversificación en ciertos grupos de angiospermas (Dodd *et al.*, 1999; van der Niet *et al.*, 2014) y que los síndromes de polinización son la evidencia de este proceso (*e.g.* Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; Armbruster *et al.*, 2011).

Con lo anterior también cabe reconocer que, aunque las interacciones planta-polinizador fueron críticas en el éxito de las primeras plantas con flor, la gran diversificación de este grupo también puede estar explicada por otro tipo de eventos posteriores de innovación, como la adquisición del hábito herbáceo (Crepet y Niklas, 2009). Por ejemplo, se ha encontrado en un grupo de cactáceas columnares (Pachycereae, Cactaceae), que su diversificación ha estado determinada por una combinación de factores bióticos como el tipo de polinización y la forma de crecimiento, y factores abióticos como la aridez del hábitat (Barba-Montoya, 2012).

En este contexto se han realizado algunos estudios que probaron cuál es el grado de relación entre la tasa de diversificación de angiospermas o la riqueza de especies, con los cambios en los sistemas de dispersión, polinización y la forma de crecimiento de las plantas, ya que se ha sugerido que la polinización biótica promueve el aislamiento reproductivo teniendo como consecuencia la especiación alopátrica (Dodd *et al.* 1999). Un trabajo destacado en este sentido es el de Dodd *et al.* (1999), quienes ponen a prueba estos atributos desde una perspectiva filogenética de las familias de angiospermas. Ellos confirmaron que los cambios evolutivos en el modo de polinización (de biótico a abiótico) están correlacionados con la riqueza específica actual de las angiospermas y con la forma de crecimiento (de leñosas a herbáceas). El cambio de polinización biótico a abiótico reflejó una disminución en la diversidad de especies (Dodd *et al.*, 1999). Sin embargo, en un estudio más reciente en el que se puso a prueba nuevamente este análisis con grupos filogenética y biogeográficamente relacionados, Bolmgren *et al.* (2003) no encontraron correlación significativa con los cambios en la tasa de diversificación. Por otro lado, el cambio de la forma de crecimiento leñosa a herbácea, en la mayoría de las angiospermas, ha sido un promotor del aumento en la tasa de especiación (Dodd *et al.*, 1999). Aunque los autores no pudieron analizar la interacción entre los atributos, sus hallazgos representan un avance en la comprensión de la evolución de las plantas con flor. Finalmente, aunque la riqueza específica en los clados de Angiospermas pueda deberse a distintos factores, además del tipo de polinización, esta interacción se considera como uno de los factores principales de selección en la diversidad de estas plantas (Quesada *et al.*, 2012). Otros factores que se han relacionado con los cambios en la tasa de especiación de las angiospermas son la poliploidía y la hibridación, que se han indicado como responsables del alto número de especies presentes en varias familias como Fabaceae, Solanaceae, Poaceae, entre otras (Soltis *et al.*, 2009).

### *Sistemas de polinización a nivel comunitario*

Entre los trabajos publicados sobre sistemas de polinización a nivel comunitario en bosques tropicales se encuentra el de Gentry (1982), quien comparó la estrategia de polinización de 500 especies de plantas leñosas en distintas áreas de selva húmeda y

seca del neotrópico. Este autor asignó el término de “flores conspicuas” para las que presentaban flores grandes o una floración masiva, con colores llamativos (*e.g.*, amarillo), a las que asignó como vectores de polinización abejas de tamaño mediano a grande (*e.g.*, *Centris*, *Xylocopa* o Euglossini). Por el contrario, las “flores inconspicuas” fueron asignadas a especies con flores pequeñas, de colores blancos o verdosos, polinizadas por insectos de diversos órdenes. En el estudio se determinó que las plantas leñosas de los sitios secos tienen una mayor proporción de flores conspicuas, mientras que en sitios más húmedos, tres cuartas partes de las flores son inconspicuas, lo que sugiere diferencias en las estrategias de polinización. La conclusión general del autor es que entre más húmedo sea el bosque, más inconspicuas son las flores, y viceversa, sin embargo, la causa de por qué ocurre este patrón se desconoce.

Para el bosque tropical húmedo, Bawa *et al.* (1985) estudiaron los sistemas de polinización en especies arbóreas de La Selva, Costa Rica. Basándose principalmente en observaciones directas, pero también en inferencias, estos autores subrayan que la polinización por abejas grandes es la más frecuente (27.5%), seguida por la polinización por diversos insectos pequeños (15.8%), abejas pequeñas (14%) y mariposas nocturnas (15.9%). Posteriormente, para la misma área de estudio, Kress y Beach (1994) hicieron una revisión de los sistemas de polinización de la flora completa, en la que se integran los trabajos de Bawa *et al.* (1985), Stiles (1978a, b) y Grove (1985), además de observaciones personales. Sus datos sugieren de igual modo que las abejas de tamaño mediano a grande son las más frecuentes, seguidas de abejas pequeñas, aves y escarabajos.

Debido a esta gran compilación de estudios y datos en La Selva, Chazdon *et al.* (2003) lograron realizar un estudio en el que además de indagar si existía correlación entre la dispersión, la polinización y el sistema sexual con los estratos arbóreos y las formas de crecimiento leñosas, determinaron si esta correlación estaba determinada por la filogenia o era dada por el azar, además de evaluar la señal filogenética de estos atributos de forma independiente. Los resultados a respecto son que los síndromes de polinización están asociados significativamente al sistema sexual, pero no al modo de dispersión ni a las formas de crecimiento leñosas. Con el análisis filogenético obtuvieron

una correlación producto de la historia evolutiva entre la polinización por viento y las flores unisexuales, así como de la polinización por colibríes con las flores hermafroditas. Finalmente, todos los atributos que estudiaron presentaron señal filogenética, es decir, tuvieron una distribución no aleatoria dentro de la filogenia.

Para el bosque tropical caducifolio, Parra-Tabla y Bullock (2002) revisaron varios aspectos de los sistemas de polinización y reproducción de algunas especies registradas en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. En el estudio se subraya que el 65% de las flores de este sitio presentan flores conspicuas (*sensu* Gentry, 1982). Además, analizaron las características de las flores (color, forma y tamaño) de tres familias presentes en Chamela (Acanthaceae, Amaranthaceae y Fabaceae) y compararon su asociación con el sistema sexual y la forma de crecimiento, sin encontrar diferencias significativas. Estos autores reconocen que las abejas son los polinizadores más abundantes en el sitio, aunque no indican las proporciones de las especies que polinizan. En general, el conocimiento que se tiene de los sistemas de polinización en esta reserva está dirigido a grupos taxonómicos particulares (*e. g.* Rosas-Guerrero *et al.*, 2011) o síndromes específicos, ya que existen estudios sobre la polinización por colibríes, esfíngidos y murciélagos (Parra-Tabla y Bullock, 2002). Por ello, estos últimos autores señalaron que para la mayoría de las especies de plantas presentes en esta localidad se desconoce la posible estrategia de polinización.

Por su parte, Ramirez *et al.* (2004) estudiaron los sistemas de polinización en la sabana y un bosque estacionalmente seco de la Planicie Central Venezolana, y de igual modo encontraron que la polinización por abejas es la más frecuente (38.6%), seguida por la realizada por mariposas diurnas (13.9%), moscas (12.7%) y avispas (10.8%). Al analizar la interacción entre las estrategias de polinización y las formas de crecimiento, encontraron una asociación significativa. Independientemente de la forma de crecimiento, la polinización por abejas fue la predominante; la polinización por avispas, mariposas diurnas y moscas fue la segunda más dominante en los árboles, arbustos y lianas, respectivamente, mientras que el síndrome por mariposas diurnas y por viento fue poco relevante en las hierbas.

Frankie *et al.* (2004) realizaron una compilación de datos publicados en décadas previas sobre los sistemas de polinización en Los Bagaces, un bosque seco estacional en Costa Rica, donde las plantas polinizadas por abejas son las predominantes (69.5%), ya sea aquellas de tamaño pequeño (52.7%) o grande (16.8%). Estos autores separaron árboles (144 especies) y plantas no arbóreas (321 especies; 36% hierbas, 16% arbustos y 16% trepadoras), cuantificando para este último grupo que un 64.2% de las especies son polinizadas por abejas pequeñas y que la polinización por mariposas nocturnas y murciélagos está representada principalmente en los árboles.

En un estudio posterior, Martins y Batalha (2006) probaron la relación de los síndromes de polinización asociados a un polinizador específico en áreas de vegetación del cerrado, un tipo de vegetación estacionalmente seco, en el centro-oeste de Brasil. Los grupos de polinizadores más frecuentes que encontraron fueron las abejas, insectos pequeños y mariposas nocturnas. Basados en un análisis de componentes principales, encontraron que inferir el síndrome de polinización es recomendado para especies polinizadas por aves, escarabajos, mariposas nocturnas y murciélagos; sin embargo, en las especies polinizadas por abejas o insectos pequeños, las inferencias basadas en rasgos florales tienen un gran traslape y dispersión, lo que dificulta la realización de una predicción certera.

Por lo descrito en esta sección, los estudios comunitarios sobre sistemas de polinización en los bosques secos estacionales son escasos y los patrones que emergen, en su mayoría, se han centrado hacia las plantas leñosas, mientras que son prácticamente inexistentes las investigaciones que indaguen si los sistemas de polinización de estas comunidades están restringidos por sus relaciones filogenéticas más que por su asociación con factores ecológicos.

En este contexto, es importante reconocer que factores como la amplitud en la distribución geográfica de las especies, la heterogeneidad de condiciones físicas y ambientales, así como cambios en la composición florística, hacen de cada bosque tropical caducifolio en México una región prácticamente única (Trejo, 2010). De acuerdo con Trejo y Dirzo (2002), el 72% de las especies registradas en su estudio se encuentran en una sola localidad, de las 20 que estudiaron para el bosque tropical

caducifolio. Entre estas localidades, encontraron que el bosque caducifolio de la cuenca del Río Balsas es una de las que registran mayor riqueza de especies. Además, es uno de los sitios con mayor cantidad de endemismos registrados, que entre el 30 y 45% de las especies censadas son endémicas a México (Trejo, 1998). En esta región, Fernández *et al.* (1998) contabilizaron 202 familias, 1,246 géneros y 4,442 especies, aunque se desconoce cuántas especies de este listado pertenecen al bosque tropical caducifolio.

Con estos antecedentes, en el presente trabajo se planteó investigar si la proporción de los síndromes de polinización en el bosque tropical caducifolio de la provincia biogeográfica de la Depresión del Balsas es semejante a la observada en otros sitios del Neotrópico. Adicionalmente, se planteó responder si los síndromes de polinización están asociados a formas de crecimiento particulares. Debido a que los atributos ecológicos de las especies pueden reflejar su historia evolutiva (Webb *et al.*, 2002), el análisis de esta asociación se interpretó en función de sus relaciones filogenéticas.

## **OBJETIVOS**

El objetivo principal del presente estudio fue determinar, con base en las características morfológicas de las flores, los síndromes de polinización de las especies de un bosque tropical caducifolio en la provincia biogeográfica de la Depresión del Balsas.

### *Objetivos particulares*

1) Realizar un inventario de las especies de las Angiospermas presentes en el área de estudio, 2) Comparar la frecuencia de los síndromes de polinización de las especies presentes en la selva baja con estudios realizados en otras comunidades tropicales, 3) Analizar la asociación entre los síndromes de polinización de las especies con la forma de crecimiento y familias a la que pertenecen y 4) Realizar una filogenia comunitaria para distinguir si los atributos analizados están relacionados con la historia evolutiva de las especies.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

Este trabajo se realizó en el Ejido Llano de Ojo de Agua (18°38'-18°44' N, 101°38'-101°41' O), en el municipio de Churumuco de Morelos, Michoacán, en la región fisiográfica conocida como la Depresión del Balsas. El ejido cuenta con 2 294.469 ha, de las cuales el 66.5% son de uso común (INEGI, 2013); dentro de esta superficie existen dos áreas de conservación comunitaria que en conjunto abarcan cerca de 826 ha (Luna-Nieves, 2011). El intervalo altitudinal de ambas áreas de conservación oscila entre 300 y 1,200 m s.n.m. El clima de la región es seco cálido, con régimen de lluvias en verano, isotermal e intertropical (BS<sub>0</sub> (h')w(w)(i)(g) (García, 2004), con una época seca de octubre a mayo, mientras que la de lluvias abarca de junio a septiembre. La precipitación promedio anual es de 564.3 mm y la temperatura promedio anual es de 29.5°C (1985-2010) (Estación Meteorológica de Churumuco, Servicio Meteorológico Nacional <http://smn.cna.gob.mx/climatologia/Diarios/16035.txt>). Las toposformas dominantes en la zona son los lomeríos bajos y altos, aunque también se pueden encontrar valles fluviales, planicies acumulativas, piedemonte y sierra (Bocco y Mendoza, 1999). Los tipos de suelos primarios en la región son litosoles y los secundarios son feozems háplicos.

El tipo de vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978), en el que la gran mayoría (75%) o a menudo la totalidad de los árboles pierden las hojas en la época seca. El estrato arbóreo presenta una altura promedio de 8 m (Luna-Nieves, 2011), aunque hay especies que pueden alcanzar hasta 18 m (*e. g. Erythrina oliviae*, Fabaceae). Fisonómicamente la vegetación sobre los lomeríos se compone de elementos arbóreos entre los que se encuentran *Bursera copallifera*, *B. fagaroides*, *B. grandifolia* (Burseraceae), *Ceiba aesculifolia* (Malvaceae), *Cochlospermum vitifolium* (Bixaceae), *Cordia elaeagnoides* (Boraginaceae), *Cyrtocarpa procera* (Anacardiaceae), *Backebergia militaris*, *Stenocereus* spp. (Cactaceae), *Erythrina oliviae*, *Heteroflorum sclerocarpum* y *Lonchocarpus* spp. (Fabaceae). En las partes más bajas, donde la vegetación ha sufrido disturbio por la ganadería o la agricultura, se pueden encontrar especies como *Acacia*

*cochliacantha*, *Caesalpinia eriostachys*, *C. platyloba*, *Senna wislizeni* (Fabaceae) y *Randia thurberi* (Rubiaceae), entre otras.

La vegetación ribereña está compuesta por elementos de bosque tropical subcaducifolio y se encuentran especies como *Andira inermis* (Fabaceae), *Brosimum alicastrum*, *Ficus insipida* (Moraceae), *Crataeva tapia*, *Forchammeria pallida*, *Morisonia americana* (Capparaceae), *Jacaratia mexicana* (Caricaceae), *Licania arborea* (Chrysobalanaceae), *Pouteria campechiana* y *Sideroxylon obtusifolium* (Sapotaceae).

### *Trabajo de campo*

Para asignar los síndromes de polinización, inicialmente se realizó la colecta de todos los individuos fértiles de las plantas con flor presentes en el área de estudio. Las colectas se realizaron de enero de 2013 a septiembre de 2014, y se hicieron recorridos por los principales senderos establecidos en el ejido. Dependiendo del material disponible, se colectaron de uno a ocho duplicados por especie, los que fueron herborizados con técnicas convencionales. Para la mayor parte de las especies se tomaron fotografías digitales. Las especies fueron identificadas con base en literatura especializada, con la consulta de especialistas o por comparación directa de ejemplares depositados en el herbario IEB, del Instituto de Ecología, A. C. Centro regional del Bajío y el Herbario Nacional de México, del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU). De los ejemplares colectados, se depositaron duplicados principalmente en los herbarios IEB, MEXU y en el Herbario del Jardín Botánico de Missouri (MO). En el caso de no identificar el nombre de alguna especie, la determinación se nombró con el taxón superior conocido (género o familia).

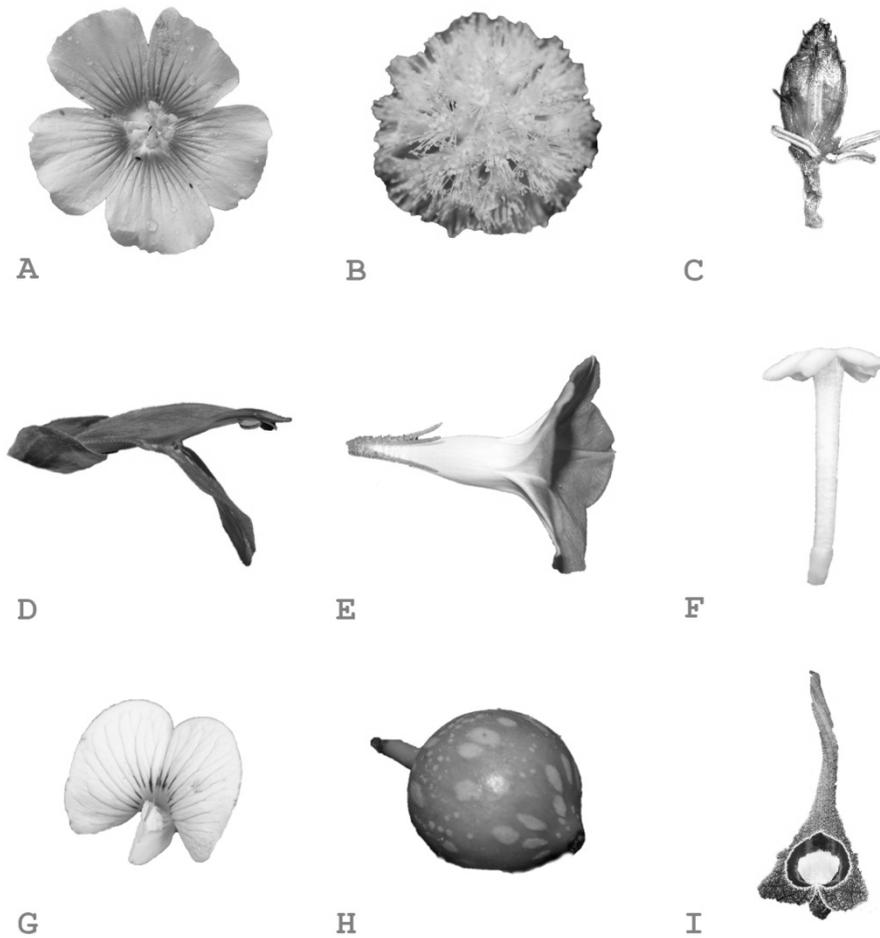
### *Síndromes de polinización*

Los síndromes de polinización fueron asignados de acuerdo a las descripciones propuestas por Faegri y van der Pijl (1979) y Endress (1994) (Apéndice 1) y categorizados por grupos funcionales (Cuadro 1): melitofilia (abejas y abejorros),

ornitofilia (aves de percha y colibríes), cantarofilia (escarabajos), psicofilia (mariposas diurnas), falanofilia (mariposas nocturnas), miofilia (mosca especializada y mosca carroñera), quiropterofilia (murciélagos), anemofilia (viento) e insectos diversos que de acuerdo con Bawa *et al.* (1985) este sistema se caracteriza por flores pequeñas (<1 cm diámetro) de colores verde o amarillo pálido, y que son polinizadas por diversos tipos de insectos como abejas, avispa, moscas y escarabajos igualmente de pequeño tamaño. Por último, la polinización de *Ficus* spp. se incluyó en una categoría independiente (síndrome de avispa Agaonidae).

Los rasgos florales morfológicos que se usaron para asignar los síndromes fueron la forma de la flor, el color, tiempo de antesis, la presencia de guías de néctar, el tamaño y atributos adicionales como el olor o la presencia de recompensas como néctar y polen, así como la unidad de polinización (flor o inflorescencia). La forma de las flores fue clasificada con base en modificaciones de lo propuesto por Faegri y van der Pijl (1979), Endress (1994) y Willmer (2011) y se dividieron en las siguientes categorías (Figura 1): 1) apétalas, que son aquellas que no presentan pétalos, sépalos o alguna estructura que sirva como atrayente de polinizadores; 2) abiertas o cóncavas, generalmente con simetría radial, en las que las estructuras reproductivas están expuestas y el polinizador tiene acceso fácil a las recompensas; 3) acepilladas, en este caso los estambres son la estructura más llamativa para los polinizadores, mientras que la corola está frecuentemente reducida; 4) labiadas, que son flores de simetría bilateral, con pétalos modificados llamados labios, los órganos sexuales se encuentran en el labio superior, lo que permite que el polen sea transferido en la parte dorsal del polinizador; 5) flores estandarte, que a diferencia de las labiadas, presentan el pétalo modificado en la parte superior y los órganos sexuales están dispuestos hacia la parte inferior, en donde los polinizadores se posan directamente; 6) tubulares, con un perianto alargado que forma un tubo, a veces estrecho, el cual cubre el nectario; 7) flores con forma de trompeta, que son similares a las tubulares, pero en este caso, el tubo es más abierto y el polinizador puede introducir completamente su cuerpo a la flor. Formas de flores menos frecuentes que se incluyeron son las flores trampa, las cuales tienen una cámara en la cual el polinizador queda encerrado por algún tiempo y el sícono, inflorescencia exclusiva del género *Ficus*. Por último, las cabezuelas de la familia Asteraceae fueron tomadas como

una unidad funcional (Gibson *et al.*, 2012). Es importante notar que las imágenes muestran flores que representan el ideal de las formas, sin embargo, la diversidad floral es muy grande y no todas las flores representan con exactitud este modelo.



**Figura 1.** Formas florales usadas en el presente estudio. A) abierta, B) inflorescencia acepillada, C) apétala, D) labiada, E) trompeta, F) tubular, G) estandarte, H) sícono, I) trampa. Imágenes: C de Judd *et al.* (2009), A, B, D-I Karen Hernández.

La unidad de polinización se caracterizó de acuerdo a lo descrito por Ramirez *et al.* (1990), tomando en cuenta la organización de la inflorescencia y el comportamiento de los polinizadores. Cuando las inflorescencias se agrupan densamente, en forma de seudantos (inflorescencias que semejan ser flores) y cuyas flores tienen una antesis sincronizada, la inflorescencia es considerada la unidad de polinización. En este caso, los polinizadores visitan muchas flores simultáneamente, sin moverse de una inflorescencia a otra. Cuando las unidades de polinización son las flores individuales, las inflorescencias pueden ser sincrónicas y/o asincrónicas respecto a la antesis de las flores. En este caso, los polinizadores solo visitan una flor a la vez. Dentro de esta categoría se diferenció la unidad de polinización como flor o inflorescencia.

El color de las flores se separó en 10 categorías: 1) amarillo, ya sea amarillo intenso o amarillo verdoso; 2) azul, 3) blanco, incluyendo las combinaciones blanco verdoso y blanco amarillento; 4) café, 5) crema; 6) morado, incluyendo tonos claros como el color lila; 7) naranja; 8) rojo, conteniendo los colores guinda o marrón, 9) rosa, ya sea en un tono pálido o fuerte como el magenta y 10) verde. Para confirmar la asignación correcta del color, se usó la herramienta “muestra de color” en Adobe® Photoshop CS6® sobre las fotografías de las flores, la cual identifica las proporciones de los colores y sus combinaciones.

El tamaño de las flores, de ser posible, fue medido en campo o fue obtenido de las descripciones taxonómicas. Se categorizaron las medidas en intervalos de tamaño, siguiendo lo propuesto por Rosas-Guerrero *et al.* (2014): pequeño <1 cm, mediano de 1 a 3 cm, grande de 3 a 6 cm y muy grande >6 cm. Las guías de néctar se identificaron como cualquier punto, raya o mancha de la flor que se dirija hacia las estructuras reproductivas; se clasificaron como presentes o ausentes, siempre y cuando fueran visibles al ojo humano. Cuando fue posible, la antesis se clasificó como diurna o nocturna. Para determinar este atributo se anotó el estado de antesis al momento de coleccionar las plantas o si existía información, se tomó de la bibliografía.

Además de los rasgos florales arriba mencionados, se agruparon en una sola categoría de “datos adicionales” diversos atributos que aunque no siempre se observaron en todas las especies, son útiles en la asignación o confirmación de un síndrome. Estos rasgos

fueron la presencia de olor, de néctar, la forma o posición de los órganos sexuales, y la observación de visitantes mientras se estaba en el campo. Para esto último, se clasificaron como polinizadores los animales que hacían contacto con las anteras y el estigma de las flores, o que llevaran polen en su cuerpo. Adicionalmente, para asignar el síndrome de polinización, también se tomó en cuenta lo sugerido en estudios sobre polinización a nivel comunitario (e.g. Bawa *et al.* 1985; Bullock, 1995; Parra-Tabla y Bullock, 2002), en estudios de caso y en descripciones taxonómicas. Si los rasgos florales de una especie predecían para más de un síndrome de polinización, todos fueron incluidos en los análisis.

### *Formas de crecimiento*

La forma de crecimiento se dividió en árboles, arbustos, epífitas, hierbas y trepadoras (Apéndice I y II). Los árboles son individuos leñosos con más de 4 m de alto (Lott y Atkinson, 2002), con uno o varios tallos desde la base (incluye cactáceas arborescentes y agaves con escapo). Los arbustos se reconocieron como plantas leñosas con menos de 4 m de altura, generalmente con varios troncos que emergen desde el suelo. Las hierbas son plantas perennes o anuales sin tallos leñosos (se incluyen las cactáceas globosas). Las trepadoras son aquellos individuos que germinan en el suelo, no se sostienen por si solas y por lo tanto requieren de otra planta para su crecimiento, ya sea con tallos leñosos o herbáceos (incluye una especie parásita, *Cuscuta* sp. (Convolvulaceae)). Las epífitas son aquellas que desarrollan su ciclo de vida completo sobre otra planta. Las cuatro especies de hemiparásitas fueron asignadas dentro de la categoría de arbustivas (*Cladocolea* y *Psittacanthus*) y herbáceas (*Lennoa madreporoides*). La única parásita estricta fue *Cuscuta* sp., clasificada dentro de las especies trepadoras.

### *Análisis de datos*

Se obtuvieron las frecuencias de los síndromes de polinización de todas las especies, así como de las proporciones entre los síndromes de polinización con las formas de crecimiento y las familias.

Se realizó una prueba de independencia de G (Sokal y Rohlf, 1981) en el programa R Project, para encontrar asociaciones del síndrome de polinización con la forma de crecimiento, así como del síndrome de polinización y la familia de plantas. Adicionalmente, se realizó una prueba de G de bondad de ajuste por cada síndrome entre todas las formas de crecimiento, para comprobar la significancia resultante de la prueba independiente. En este análisis se excluyó la forma de crecimiento epífita, así como el síndrome de polinización de avispa y escarabajo, ya que el tamaño de su muestra fue muy bajo, lo cual no es adecuado para el análisis realizado.

Se generó un análisis filogenético para visualizar las relaciones históricas de los síndromes de polinización y las formas de crecimiento de la comunidad, debido a que la frecuencia y la asociación de ambos atributos en la comunidad estudiada podrían estar direccionados por sus relaciones históricas, más que por convergencias ecológicas. Inicialmente se generó una filogenia hipotética para las especies de la comunidad estudiada. Este proceso fue automatizado por el comando Phylomatic (Webb y Donoghue, 2005) que viene integrado en el programa Phylocom (Webb *et al.*, 2008). Phylomatic es una herramienta basada en una superfilogenia de plantas terrestres (Sanderson *et al.*, 1998), que se actualiza continuamente con la adición de árboles filogenéticos. El árbol base es la más reciente filogenia de angiospermas (APG III, 2009). El programa transformó la lista de taxa de la comunidad estudiada en una filogenia basada en el parentesco de las especies que están presentes en la superfilogenia, normalmente las especies pertenecientes al mismo género fueron agregadas en politomías. La base de datos de la superfilogenia que se usó en este estudio fue R20100701. De este modo, el árbol filogenético utilizado en este estudio representa la mejor hipótesis para la relación de la lista de taxa basada en otros estudios hechos con secuencias de genes y morfología.

Para rastrear la historia ancestral de los síndromes de polinización y de las formas de crecimiento a través de la filogenia se utilizó el programa Mesquite 3.01 (Maddison y

Maddison, 2014). Ambos caracteres se codificaron como multiestado no ordenados. Fueron rastreados en el árbol filogenético usando la herramienta “Trace Character History” y el árbol fue editado para resolver automáticamente las politomías con el módulo “Alter/Transform”.

## RESULTADOS

En el área de estudio se registró un total de 333 especies (Apéndices 2, 3), las cuales pertenecen a 213 géneros y 69 familias. La familia que tuvo el mayor número de especies fue Fabaceae (66), seguida por Euphorbiaceae (23), Asteraceae (18), Malvaceae (18) y Convolvulaceae (15). Una importante contribución del listado generado es que cuatro especies halladas aún no han sido descritas para la ciencia, aunque ya se tenía conocimiento de su existencia en la región (dos especies del género *Lonchocarpus* (Fabaceae), una del género *Bursera* (Burseraceae) y una del género *Croton* (Euphorbiaceae) (Sousa-Sánchez, Medina-Lemos y Steinmman, com. pers., respectivamente)); además, se documentó un nuevo registro de *Agave* (*A. ortgiesiana*) para Michoacán (García-Mendoza, com. pers.) (Apéndice 2).

El síndrome de polinización de 320 especies fue inferido con base en sus características morfológicas, en 13 de ellas se realizaron avistamientos de sus polinizadores y en 81 se confirmaron los polinizadores mencionados en publicaciones previas (Apéndice 3). Con base en el total de especies incluidas en el estudio, el síndrome de polinización más frecuente fue la melitofilia (52.6%), con el síndrome de insectos pequeños (14.4%) y de mariposa nocturna (8.6%) como el segundo y tercer modo de polinización más frecuente; el resto de los síndromes se encontraron en proporciones más bajas (Cuadro 2).

Los síndromes de polinización están significativamente asociados a las formas de crecimiento de acuerdo a los resultados de la prueba de G de independencia ( $G=50.2027$ , g. l.= 21,  $P=0.0003$ ). La prueba de bondad de ajuste dio asociaciones positivas entre las formas de crecimiento con el síndrome de abeja y de insectos pequeños, mientras que se encontró una asociación no significativa con el viento y las mariposas nocturnas. Para el resto de los síndromes no se efectuó la prueba debido a que los números esperados fueron menores a lo requerido por la misma (Cuadro 3).

**Cuadro 2.** Porcentaje de los síndromes de polinización en el bosque tropical caducifolio del Ejido Llano Ojo de Agua, Churumuco, México y su comparación con otros bosques. En negritas se resaltan los tres síndromes más frecuentes de cada sitio. \*En ese estudio se registraron los porcentajes o la tasa de visita. El guion indica que para ese síndrome no fueron tomados datos. Citas: Frankie *et al.*, 2004, Bosque seco Los Bagaces; Ramirez *et al.*, 2004, Sabana y Arbustal Los Llanos; Kress y Beach, 1994, Bosque húmedo La Selva; Machado y Lopes, 2004, Vegetación de Cerrado, Pernambuco; Oliveira y Gibbs, 2000, Vegetación de Caatinga, Brasíla; Smith-Ramírez *et al.*, 2005, Bosque templado, Isla Chiloé.

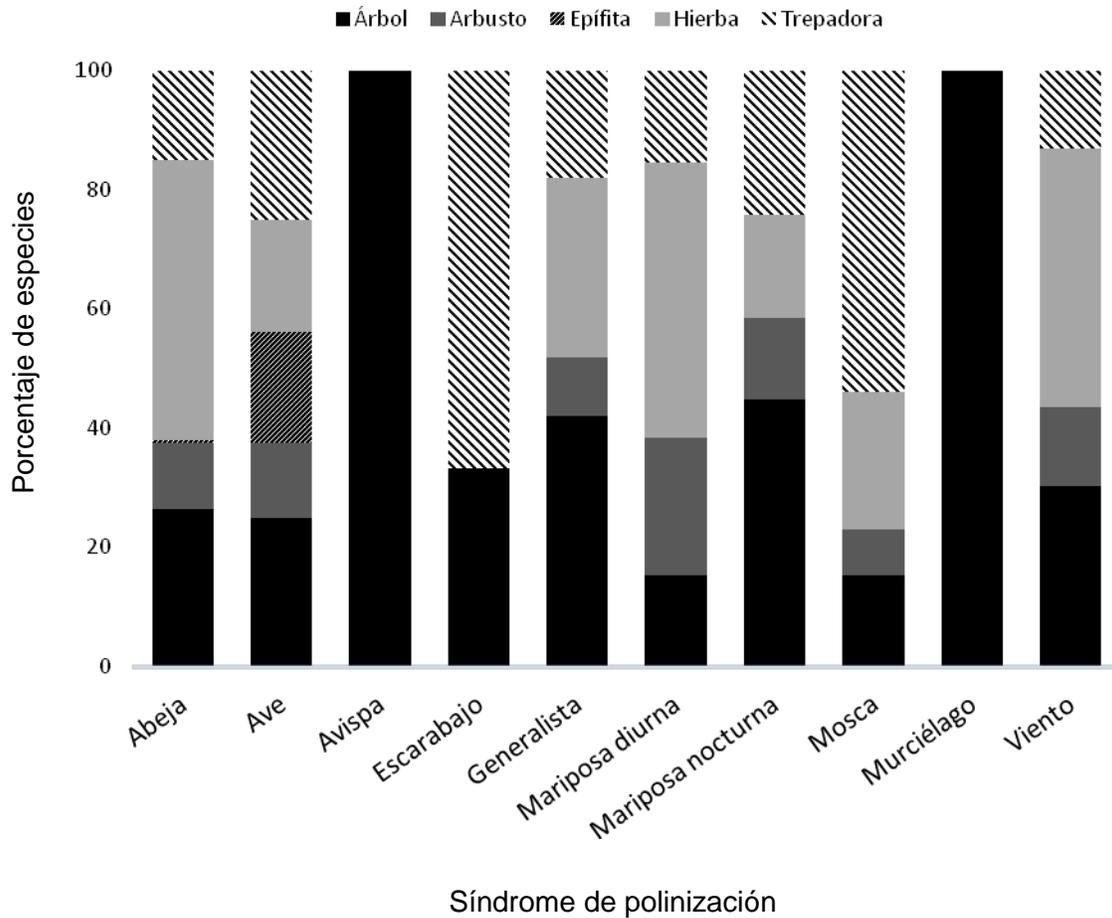
Síndrome de polinización	Bosques estacionalmente secos					Bosque húmedo	Bosque templado
	Este estudio	Los Bagaces	Los Llanos*	Pernambuco	Brasília	La Selva	Isla Chiloé*
Abeja	<b>52.6</b>	<b>69.5</b>	<b>35.9</b>	<b>43.1</b>	<b>32</b>	<b>38.4</b>	<b>42</b>
Ave	5.2	2.1	2.3	<b>15</b>	2	<b>14.9</b>	< 5
Avispa	—	—	<b>13.5</b>	—	—	—	0
Avispa Agaonidae	1.1	0.4	—	1.3	0	2.5	—
Escarabajo	0.8	1.1	6.7	0.7	2	<b>12.7</b>	<b>10</b>
Insectos pequeños	<b>14.4</b>	<b>4.1</b>	—	12.4	<b>44</b>	11.2	—
Mariposa diurna	3.4	0.9	11.2	3.9	0	4.3	2
Mariposa nocturna	<b>8.6</b>	<b>7.3</b>	7.9	8.5	<b>12</b>	8	0
Mosca	3.7	—	<b>17.9</b>	0	—	1.8	<b>16</b>
Murciélago	3.1	2.4	4.5	<b>13.1</b>	3	3.6	0
Viento	6.64	0.9	0	2	0	2.5	0
Total	346	412	259	147	59	271	46

Por otro lado, cerca del 47% de las especies con síndrome de polinización por abejas tienen la forma de crecimiento herbácea (Figura 2). Este síndrome y el de ave se presentan en todas las formas de crecimiento. La polinización por insectos pequeños se encuentra en una proporción mayor en árboles (42%), y consecutivamente las hierbas (30%). En el caso del síndrome de mariposa diurna, se presenta en las hierbas con un 46.1%, seguidas de los arbustos (23%). Para el síndrome de mariposa nocturna, la forma de vida arbórea es la mejor representada (44.8%). Así mismo, esta forma de crecimiento es la única que se registró para la polinización por murciélagos. Finalmente, en el caso de la polinización por viento, las hierbas son las más frecuentes (43.4%).

**Cuadro 3.** Número de especies por síndrome de polinización y forma de crecimiento, así como prueba de G de bondad de ajuste para determinar la asociación entre síndromes de polinización y formas de crecimiento, los números en negritas indican los valores significativos de la prueba ( $p < 0.05$ ), NA= No fue aplicada la prueba.

Síndrome	Árbol	Arbusto	Hierba	Trepadora	G	GL	P
Abeja	49	20	85	27	54.1867	3	<b>1.02E-11</b>
Ave	4	2	3	4	NA	-	-
Insectos pequeños	21	5	15	9	11.9833	3	<b>0.007</b>
Mariposa diurna	2	3	6	2	NA	-	-
Mariposa nocturna	13	4	5	7	6.0444	3	0.109
Mosca	2	1	3	7	NA	-	-
Murciélago	11	0	0	0	NA	-	-
Viento	7	3	10	3	7.78	3	0.050

Al analizar la relación entre los síndromes de polinización de las especies estudiadas con la familia a la que éstas pertenecen, no se encontró una asociación significativa. Sin embargo, al analizar prueba de G bondad de ajuste de la relación entre cada síndrome y las familias en las que están representados, se obtuvo una asociación significativa únicamente para los síndromes de abeja ( $G=372.181$ , g.l.=68,  $P= 2.2e-16$ ) y de insectos pequeños ( $G=115.65$ , g.l.=68,  $P=0.002$ ).



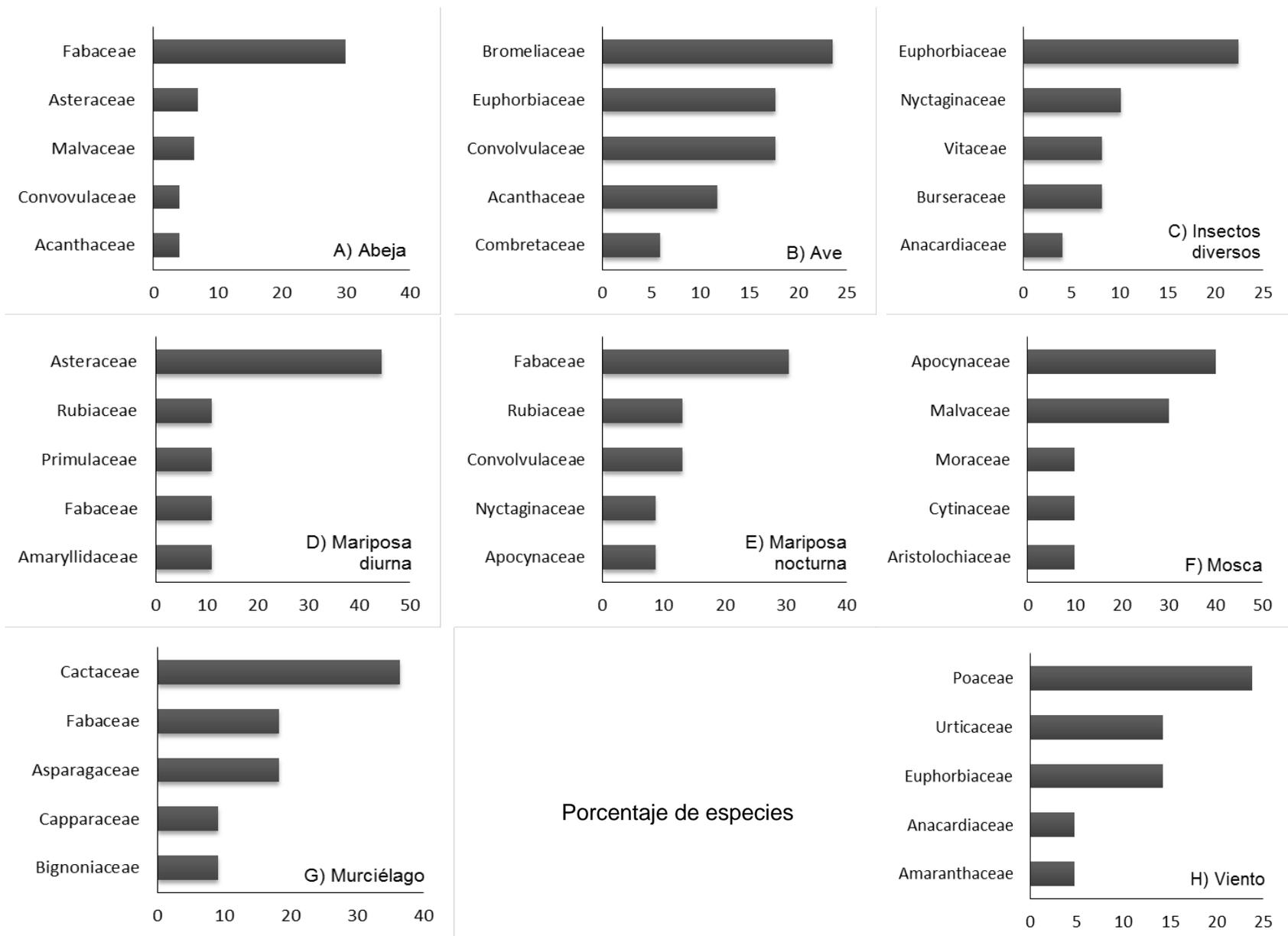
**Figura 2.** Proporción de las formas de crecimiento asociadas a cada síndrome de polinización en el área de estudio.

Se puede observar que para cada síndrome de polinización, las cinco familias con más especies difieren en la frecuencia y riqueza por cada gremio (Figura 3). Los síndromes de abeja e insectos pequeños aparecen en un número mayor de familias a causa de su alta frecuencia. El síndrome de melitofilia se registró para 50 familias, pero Fabaceae (29.8%,  $n=52$ ), Asteraceae (6.9%,  $n=12$ ) y Malvaceae (6.3%,  $n=11$ ) tuvieron el mayor porcentaje de especies (Figura 3A). La ornitofilia se presentó en nueve familias, en la que destaca Bromeliaceae con el 23.5% ( $n=4$ ), seguida de Convolvulaceae y Euphorbiaceae, ambas con 17.6% ( $n=3$ ) (Figura 3B). El síndrome de insectos pequeños se asoció con 23 familias, las principales fueron Euphorbiaceae (22.4%,  $n=11$ ), Nyctaginaceae (10.2%,  $n=5$ ) y Burseraceae (8.1%,  $n=4$ ) (Figura 3C). Las mariposas diurnas (psicofilia) se encontraron

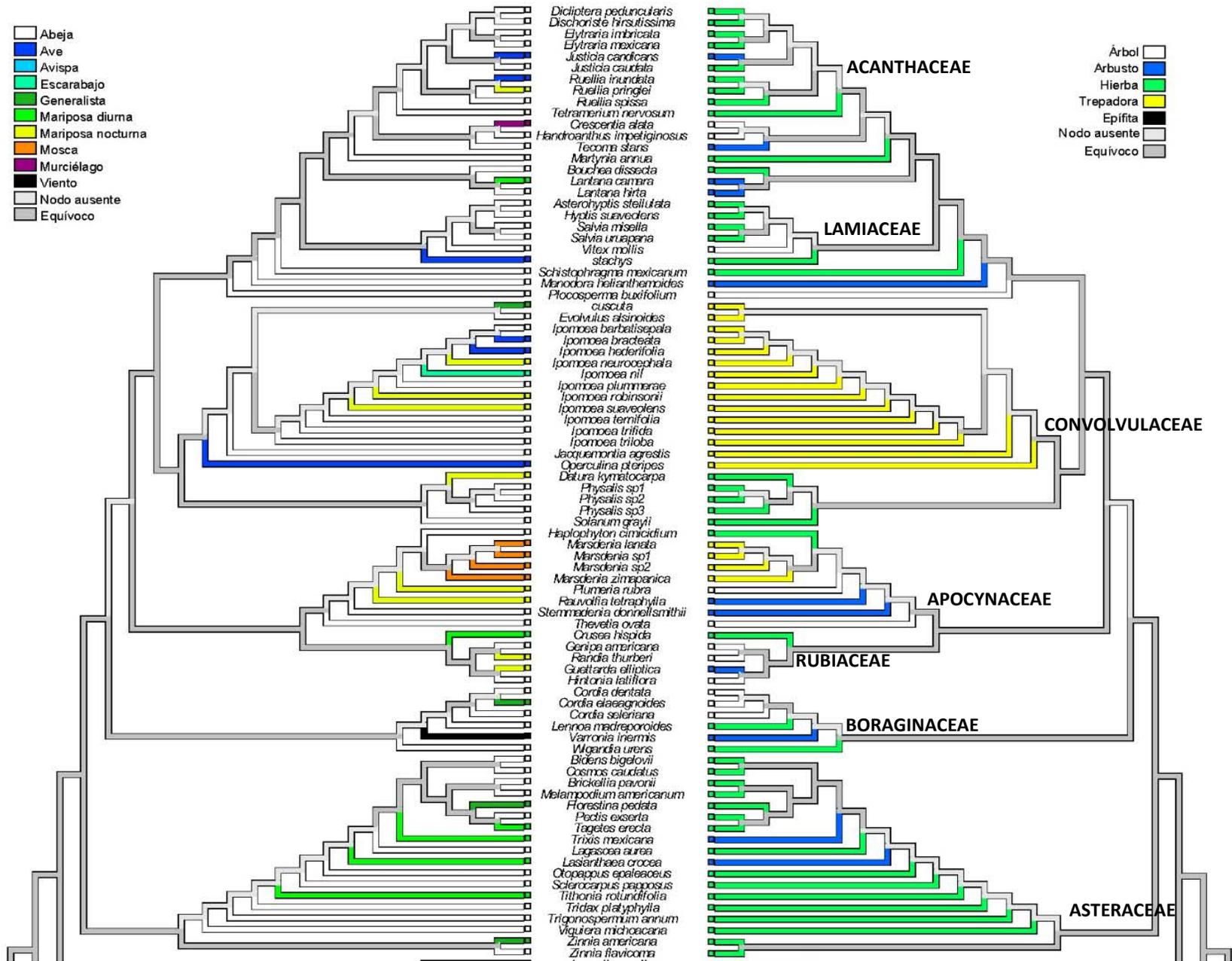
únicamente en seis familias, de las que Asteraceae es la mejor representada (44%,  $n=4$ ) (Figura 3D). El síndrome de mariposa nocturna se presentó en 11 familias y las más importantes son Fabaceae (30%,  $n=7$ ), Convolvulaceae y Rubiaceae (13%,  $n=3$ ) (Figura 3E). La polinización por dípteros se concentró en cinco familias, de las que Apocynaceae (40%,  $n=4$ ) y Malvaceae (30%,  $n=3$ ) fueron las que abarcaron la mayor riqueza (Figura 3F). La familia más relevante de las seis en las que se presentó la quiropterofilia fue Cactaceae (36.3%,  $n=4$ ) (Figura 3G). Finalmente, la anemofilia estuvo presente en 13 familias y las más frecuentes fueron Poaceae (23.8%,  $n=5$ ), Euphorbiaceae y Urticaceae (14.2%,  $n=3$ ) (Figura 3H). En general las familias en primera posición de cada síndrome son diferentes, excepto por Euphorbiaceae que se presentó en tres síndromes, y Fabaceae, Convolvulaceae y Malvaceae que se presentaron en dos (Figura 3).

La topología de la filogenia obtenida fue consistente con la del APG III (2009), salvo porque la posición de algunos Órdenes está ligeramente alternada (Figura 4a). Todas las familias fueron monofiléticas, mientras que casi todos los géneros lograron ser resueltos en sus relaciones interespecíficas. El análisis no logró reconocer las relaciones a nivel de subfamilia de seis especies de Fabaceae, las cuales fueron colocadas hacia su parte más basal (Figura 4). Como se puede observar en el árbol filogenético obtenido (Figura 4), tanto los síndromes de polinización (lado izquierdo) como las formas de crecimiento (lado derecho) aparecen varias veces de manera independiente a lo largo de la filogenia, sin embargo, la forma de crecimiento está más conservada dentro de cada familia que los síndromes.

Familia



**Figura 3.** Las cinco familias con mayor porcentaje de especies por síndrome de polinización. En algunos casos, varias familias presentan un número similar de especies pero sólo se grafican las primeras considerando su orden alfabético (p. ej. en el síndrome por viento, Anacardiaceae, Amaranthaceae y otras 8 familias comparten la misma frecuencia).



**Figura 4.** Filogenia comunitaria de los síndromes de polinización (izquierda) y las formas de crecimiento (derecha) de un bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas. Los nombres junto a los nodos indican la familia a la que pertenecen las especies.

B)

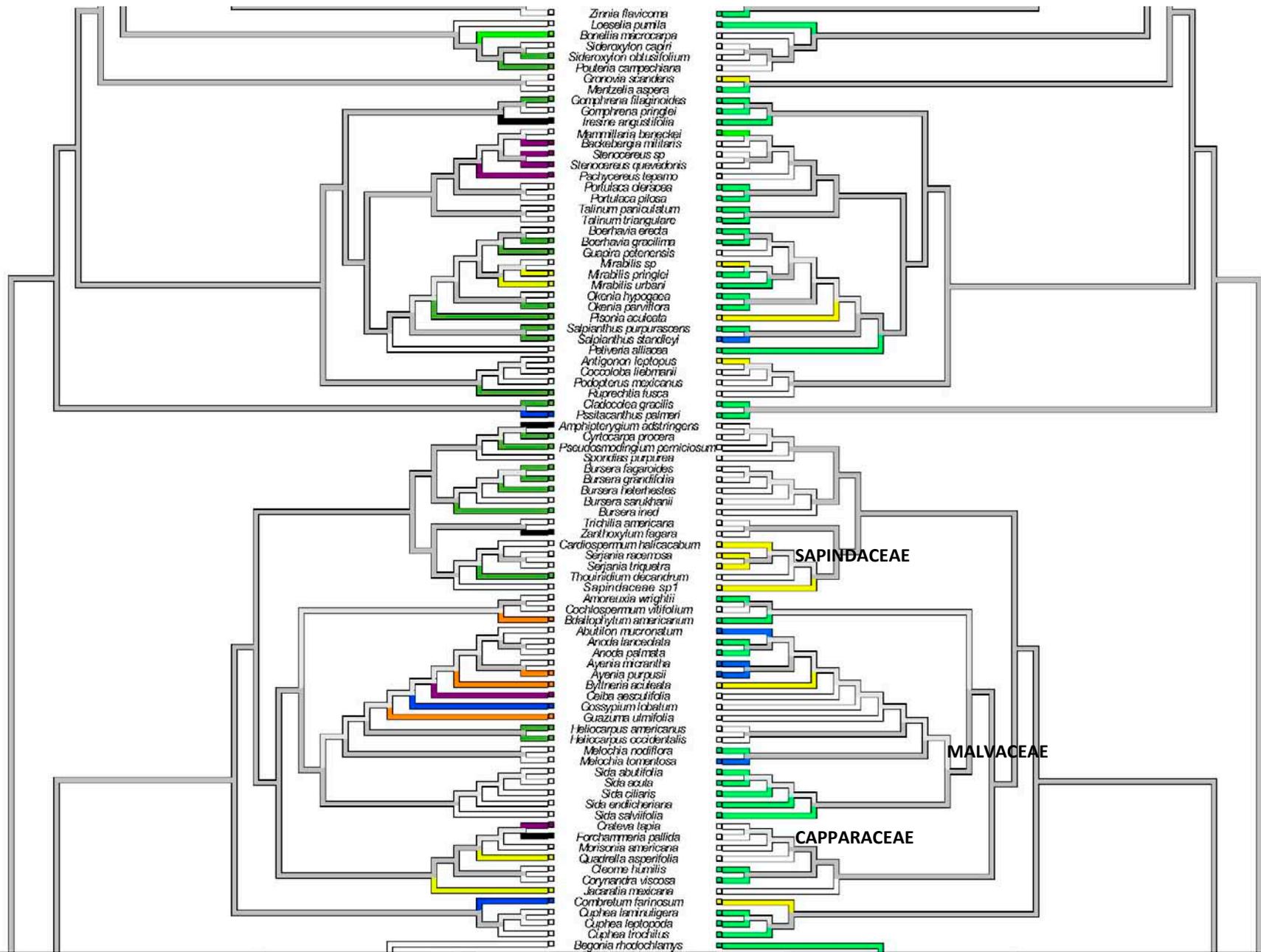


Figura 4. Continuación

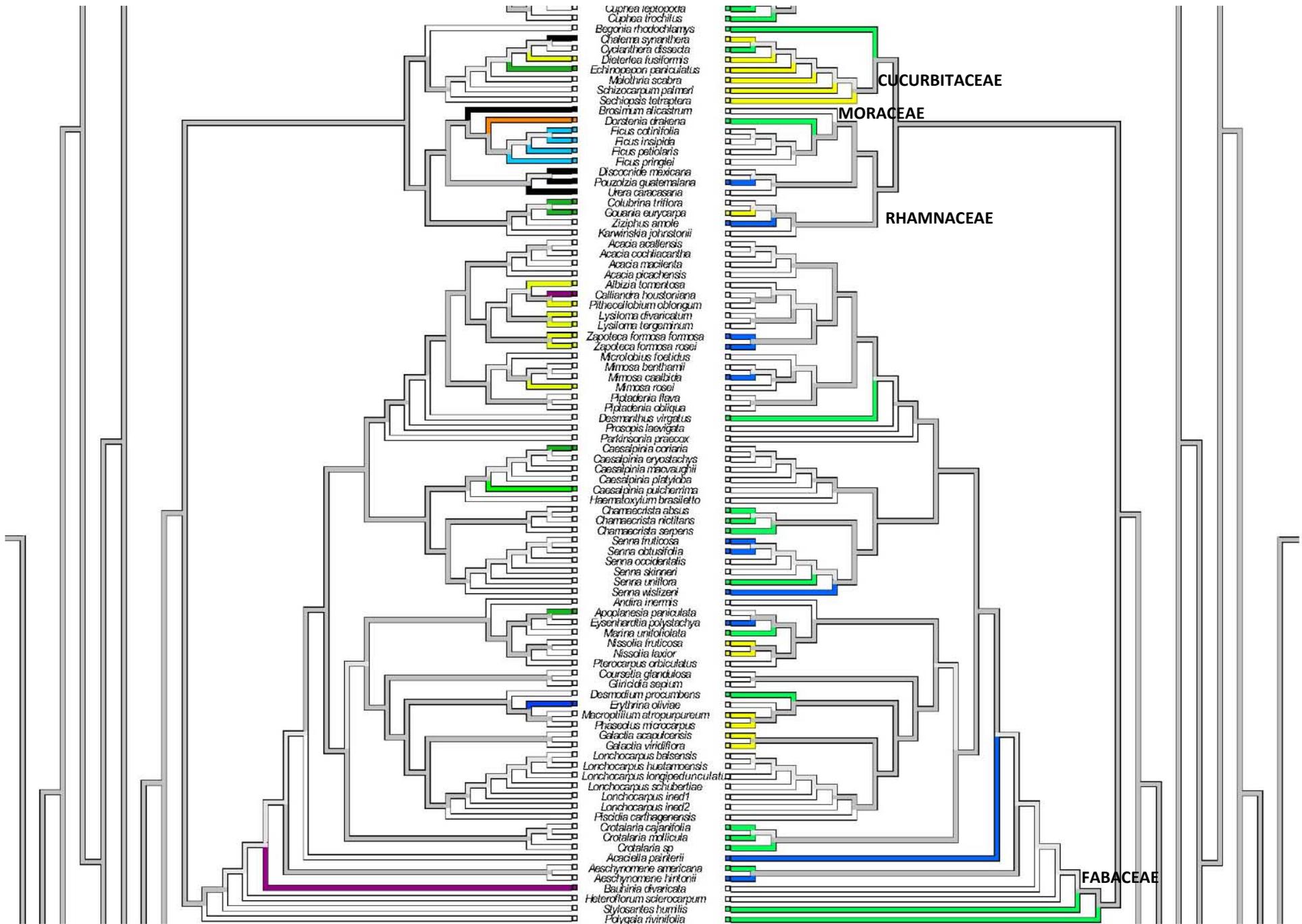


Figura 4. Continuación

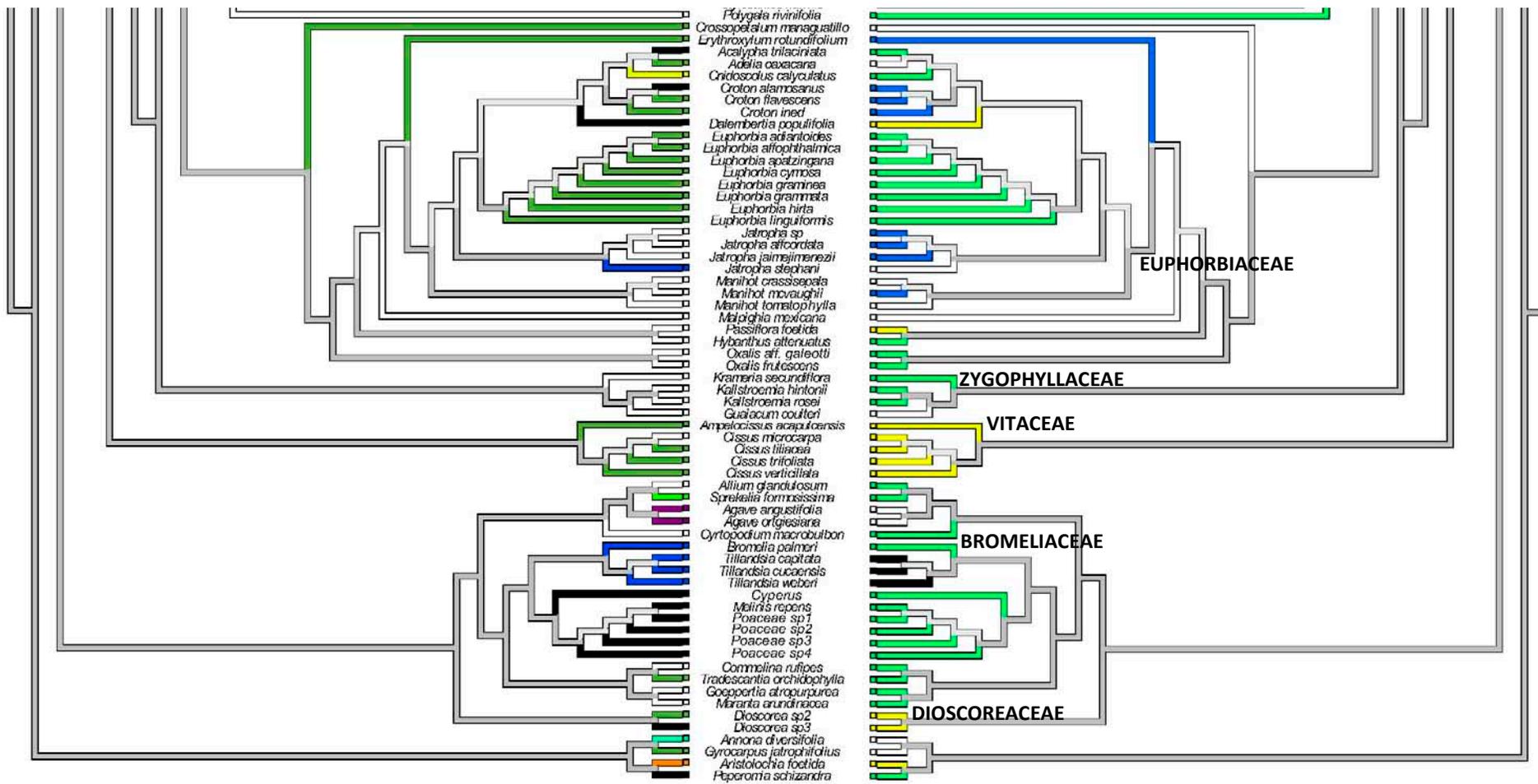


Figura 4. Continuación

## DISCUSIÓN

### *Síndromes de polinización a nivel comunitario*

La melitofilia fue el síndrome de polinización notablemente más frecuente en el bosque tropical caducifolio del Ejido Llano Ojo de Agua. Este tipo de polinización es el más importante en las distintas comunidades vegetales en las que se han caracterizado estas interacciones, las cuales incluyen bosques tropicales (secos y húmedos) y algunos templados (Cuadro 2). La melitofilia se asoció principalmente con la forma de crecimiento herbácea, con un porcentaje similar al que se presentó en las especies del bosque de los Llanos en la Planicie Central Venezolana (Ramirez *et al.*, 2004).

En particular para el bosque seco, Frankie *et al.* (2004) observaron claras asociaciones de las abejas pequeñas con plantas no arbóreas, y de abejas grandes con árboles, cuya floración ocurre principalmente en la época seca. Esto último fue posible observarlo en el ejido estudiado, y si bien no fue posible distinguir estos síndromes individualmente, sí se puede mencionar algunos árboles que florecen en la época seca y son polinizados por abejas grandes, puesto que fueron observados en campo, como *Caesalpinia* spp., *Heteroflorum sclerocarpum*, *Haematoxylum brasiletto*, *Parkinsonia praecox* (todas Fabaceae), *Cochlospermum vitifolium* (Bixaceae) y *Guaiacum coulteri* (Zygophyllaceae), entre otros (Apéndice 4).

En lo que respecta a la asociación con las familias, la más importante por la cantidad de especies involucradas (Figuras 3A, 4), es la de Fabaceae con las abejas. Una relación similar ha sido registrada en el bosque tropical húmedo de La Selva (Bawa *et al.*, 1989; Kress y Beach, 1994). Además de que se reconoce que esta familia es una de las más diversas en los bosques tropicales (Gentry, 1988), la mayoría de sus especies tienen flores con una morfología especializada en la polinización por abejas (Endress, 1994), y por lo que se puede observar, es un carácter bastante conservado dentro de ésta (Figura 4).

Por otro lado, a pesar de que las proporciones del resto de los síndromes son considerablemente más bajas que la melitofilia, la aparición de varios sistemas de polinización en las comunidades tropicales indican una mayor diversidad de éstos

comparado con los que se documentan para sus contrapartes templadas (Cuadro 2). Esta disparidad también se refleja en las formas de crecimiento, las cuales se presentan en la mayoría los síndromes (Figura 2). El hecho de que no se haya encontrado asociación significativa de los síndromes con las familias, puede deberse a que en la comunidad estudiada 41 de ellas incluyen una sola especie y por lo general, un solo síndrome. Además de que las abejas están presentes a lo largo de toda la filogenia de la comunidad (Figura 4), lo que sugiere que las abejas son los polinizadores más eficientes de las plantas con flor.

Después de las abejas, los dos síndromes de polinización más frecuentes del presente estudio, insectos pequeños y mariposas nocturnas (Cuadro 2), coinciden en su posición con los obtenidos por Frankie *et al.* (2004) en el bosque seco de Los Bagaces y por Machado y Lopes (2004), en el Cerrado de Pernambuco. En el ejido Llano de Ojo de Agua, la principal forma de crecimiento asociada a ambos síndromes, fue la arbórea (Figura 2) y dentro de esta forma de crecimiento nuevamente se ubican en el segundo y tercer lugar, respectivamente, una tendencia similar a lo encontrado en otros bosques tropicales (Cuadro 3).

Desde otra perspectiva, el síndrome de insectos pequeños está representado por un mayor número de especies en Euphorbiaceae, y esto puede explicarse debido a que aparece fuertemente ligado a *Croton* y *Euphorbia* (Figura). Estos géneros son los más diversos de la familia en el sitio estudiado, sus flores son abiertas, pequeñas (a veces de menos de un centímetro), con colores pálidos, de simetría radial y con los órganos sexuales expuestos. Para el caso particular de *Euphorbia* (Apéndice 4), se ha interpretado que este tipo de morfología floral obedece a que la mayoría de sus especies tienen reproducción vegetativa, lo cual indica que un vector de polinización muy particular no es imprescindible (Ehrenfeld, 1976). De acuerdo con Frankie *et al.* (2004), es muy probable que este sistema de polinización por diversos insectos de tamaño pequeño esté dominado por abejas. En el trabajo de Ehrenfeld (1976, 1979), dos de las especies de *Euphorbia* que estudió tienen una polinización más frecuente por abejas que por otros insectos, mientras que en la tercera no hay una predominancia en los distintos tipos de polinizadores. Sin embargo, él concluyó que debido a las flores poco atractivas

que presentan estas especies, parece no haber dependencia hacia las abejas. También menciona que el hábito erecto o postrado podría repercutir en la fauna que las visita. En conclusión, se necesita más investigación acerca de las especies que polinizan a las plantas con flores pequeñas y poco llamativas, para entender los factores causales ecológicos y evolutivos asociados con este modo de polinización.

**Cuadro 4.** Síndromes de polinización asociados a los árboles en bosques tropicales de América. Citas: Frankie *et al.* (2004)<sup>1</sup>, Ramírez *et al.*, (2004)<sup>2</sup> y Bawa *et al.*, (1985)<sup>3</sup>.

Síndromes	Este estudio	Los Bagaces <sup>1</sup>	Los Llanos <sup>2</sup>	La Selva <sup>3</sup>
Abeja	44.7	53.5	41.3	41.5
Ave	2.8	0	4.3	4.3
Avispa	3.8	1.4	10.9	4.3
Escarabajo	0.95	2.8	2.2	7.3
Generalista	19	9.7	–	15.8
Mariposa diurna	1.9	0	10.9	4.9
Mariposa nocturna	9.5	17.4	10.9	15.9
Mosca	0.95	–	10.9	0
Murciélago	10.4	6.2	8.7	3
Viento	5.7	2.8	0	2.5

Por otro lado, en su estudio sobre las mariposas nocturnas de la familia Sphingidae en Costa Rica, Haber y Frankie (1989) señalaron que para estos insectos, la búsqueda de flores en los diferentes estratos del bosque es posible, debido a que la cantidad y calidad del néctar que ofrece cada flor compensa el gasto energético de buscarla, lo que permite entender que con excepción de las epífitas, el resto de las formas de crecimiento están representadas en este síndrome en la zona de estudio (Figura 2). No obstante, el hecho de que los árboles se destaquen, puede deberse a que un clado importante de especies arbóreas de la subfamilia Mimosoidea, Tribu Ingeae (Fabaceae), que incluye los géneros *Lysiloma*, *Pithecellobium* y *Zapoteca*, tiene la polinización por mariposas nocturnas muy conservada filogenéticamente (Figura 4). Otras familias a las que se asoció este gremio

de polinizadores fueron Rubiaceae y Convolvulaceae (Figura 3E, Apéndice 4). Haber y Frankie (1989) registraron que las principales especies que visitan estos insectos en un bosque seco de Costa Rica pertenecen también a Fabaceae y Rubiaceae, añadiendo en importancia a Solanaceae. Por otro lado, Kress y Beach (1994) también documentaron una mayor frecuencia de Rubiaceae en la polinización de estas mariposas en el bosque tropical húmedo del mismo país, sin embargo, en ese tipo de bosque, esta familia es más diversa que en los estacionalmente secos.

Con respecto a la anemofilia, ésta ocupa la cuarta posición de importancia en el ejido Llano Ojo de Agua (Cuadro 2). En otros bosques secos este síndrome está pobremente representado (Cuadro 2), quizá porque en sus estudios no incluyeron hierbas anemófilas (Cuadro 4), las cuales fueron las más frecuentes. En el ejido, si bien éstas difieren en su frecuencia a lo largo del paisaje, se observan tanto en el interior del bosque como en sus bordes o sitios abiertos (Apéndice 4). Además, en las riberas de los ríos también se observaron plantas con este síndrome, particularmente árboles como *Forchammeria pallida* (Capparaceae) y *Urera caracasana* (Urticaceae) y hierbas (*Cyperus* sp., Cyperaceae; *Peperomia schizandra*, Piperaceae). Lo anterior coincide parcialmente con lo señalado previamente por varios autores, quienes asocian significativamente este síndrome a sitios secos y abiertos (Culley *et al.*, 2002; Friedman y Barret, 2009). En estos estudios también se encontró que este síndrome ha evolucionado de manera independiente en varias familias de angiospermas (Culley *et al.*, 2002). Entre las familias que se menciona al respecto, en el sitio del presente estudio se encontró Poaceae (flecha azul), Urticaceae (flecha morada) y Euphorbiaceae (Figura 4), en las que la anemofilia se presenta de forma más frecuente (Figura 3F). Al mismo tiempo, la asociación con las familias conduce a una estrecha relación con las formas de crecimiento que hay en ellas, puesto que aparentemente también es un carácter conservado, por ejemplo, todas las Poaceae son herbáceas (Figura 4).

En el presente estudio, la ornitofilia ocupa el quinto lugar (Cuadro 2), 13 especies son preferentemente polinizadas por colibríes y dos por aves de percha (Apéndice 4). Dentro de los cuatro estudios citados en el Cuadro 2, sólo en uno de ellos (Pernambuco) es uno de los principales síndromes, ocupando la segunda posición. En el ejido Llano Ojo de

Agua, la ornitofilia no se asoció a una forma de crecimiento particular (Figura 2), ya que se presentó con una proporción similar en hierbas y epífitas (~19%), y con un porcentaje ligeramente más alto en árboles y trepadoras (25%). Por el contrario, Ramirez *et al.* (2004) señalaron que en la Planicie Central Venezolana, este sistema estuvo asociado principalmente a arbustos y hierbas. A nivel global y en particular para colibríes, las formas de crecimiento que más visitan son hierbas y epífitas (Fleming y Muchhala, 2008). En el ejido estudiado, esta última forma de crecimiento no predomina para este síndrome, ya que se encontró de manera rara, posiblemente debido a los bajos registros de precipitación anual y su impredecibilidad, además de los altos niveles de insolación, que producen una baja humedad relativa, lo que probablemente dificulta la supervivencia de las epífitas. Por otro lado, al observar que no existe consistencia entre las formas de crecimiento que predominan en la ornitofilia cuando se compara con distintas comunidades o a diferentes escalas, es muy probable que la frecuencia de este síndrome esté determinado por su aparición en grupos taxonómicos diversos (Figura 4). Las familias más asociadas a la ornitofilia son Bromeliaceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae y Acanthaceae (Figura 3B); de éstas, la primera y la última son parte de las familias con mayor número de especies polinizadas por colibríes a nivel global (Fleming y Muchhala, 2008). En Bromeliaceae, los colibríes han sido comúnmente observados polinizando especies del género *Tillandsia*, además de que se ha supuesto que este síndrome es el más ancestral en la familia (Gardner, 1986). Con respecto a Acanthaceae, también se asoció de forma común con este síndrome en el bosque húmedo en La Selva (Kress y Beach, 1994). A nivel global, Euphorbiaceae y Convolvulaceae no se citan entre los taxa con más especies visitadas por aves (Fleming y Muchhala, 2008), posiblemente porque tienen una mayor diversidad floral dentro de sus especies, por lo que pueden ser polinizadas por otros vectores como abejas o mariposas nocturnas.

A nivel general, las mariposas diurnas, tienen una baja proporción en la mayoría de los estudios comparados, incluyendo el presente (Cuadro 2). La forma de crecimiento que se asoció a este síndrome fue principalmente la herbácea, aunque también se encontró en árboles, arbustos y trepadoras. Quizá la baja frecuencia de este síndrome se deba a que la mayoría de las veces estos insectos actúan como polinizadores secundarios

de plantas que son polinizadas por abejas (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014), aunque también es difícil encontrar un conservadurismo filogenético de éste en la comunidad. Este síndrome se asoció con mayor frecuencia a la familia de las asteráceas (Apéndice 4). De hecho, un estudio reciente ha demostrado que la radiación de los lepidópteros está correlacionada con la diversificación de las angiospermas, y que los grupos de mariposas con mayor número de especies tienen una fecha de diversificación que coincide con la de las angiospermas más derivadas (Rosidae y Asteridae), lo que coincide también con su predominancia en especies herbáceas, las cuales son más abundantes en este último grupo de plantas (Wahlberg *et al.*, 2013).

En la zona de estudio, la miofilia tuvo un porcentaje de frecuencia igual que las mariposas diurnas (3.7%). Lamentablemente no es posible comparar esta cifra con otros sitios, ya que en el bosque seco en Los Bagaces (Frankie *et al.*, 2004) y en Brasília (Oliveira y Gibbs, 2000), las moscas fueron incluidas en la categoría de “insectos diversos”, en tanto que en Los Llanos y en la Isla Chiloé (Cuadro 2), fue caracterizado por sólo por el número de visitas, sin distinguir si eran polinizadores efectivos o visitantes. En el ejido Llano Ojo de Agua, además de incluir en esta categoría a las moscas carroñeras, también se consideraron especies en las que se ha determinado por medio de estudios de caso que las moscas son sus principales polinizadores, como por ejemplo en *Marsdenia* (Apocynaceae) (Ollerton y Liede, 1997); por estas especies y otras con hábito trepador, esta forma de crecimiento fue la más asociada con moscas (Figura 2), y por lo que se puede observar, existe un pequeño grado de conservadurismo filogenético en la subfamilia Sterculioideae, de la familia Malvaceae (Figura 4). Lamentablemente se carecen de estudios para precisar si se pueden designar características que distingan a este síndrome de polinización en tipos más específicos que separe a las moscas con conductas similares a las que se observan en las abejas de las de tipo carroñero (Apéndice 4). En este sentido, la propuesta de Rosas-Guerrero *et al.* (Cuadro S1, 2014) podría resultar útil en estudios futuros. Además, hace falta discernir cuando éstas se presentan como polinizadores secundarios, ya que también cumplen con este papel en las flores polinizadas por abejas (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014).

La frecuencia en la que aparece la quiropterofilia en este estudio (3.1%), no es muy diferente de la que se documenta en otras comunidades (Cuadro 2), y únicamente en La Caatinga, Pernambuco (Machado y Lopes, 2004), es uno de los sistemas de polinización mejor representados. Este síndrome se asoció exclusivamente con la forma de crecimiento arbórea (Apéndice 4.8), resultado coincidente con lo que obtuvieron Ramírez *et al.* (2004), aunque Frankie *et al.* (2004) lo documentaron también en un pequeño porcentaje de plantas no arbóreas (Cuadro 5). Estos resultados son congruentes con el hecho que a nivel global el 70% de las plantas que polinizan los murciélagos son árboles, aunque otras formas de crecimiento que visitan son epífitas y trepadoras, y muy pocas son arbustos y hierbas (Fleming y Muchhala, 2008). Para este síndrome, se puede afirmar que su asociación con los árboles se relacionaría con la capacidad energética que tienen éstos para producir flores grandes, resistentes, que produzcan grandes cantidades de polen y de néctar comparadas con las que son polinizadas por insectos o vertebrados más pequeños (Fleming y Muchhala, 2008). Esto no contradice la existencia de otras formas de crecimiento que son polinizadas por murciélagos, pues Fleming y Muchhala (2008) señalan que, por ejemplo, algunas Bromeliaceae producen flores más pequeñas cuyos polinizadores son también murciélagos de menor talla que los que polinizan a los árboles. En otro aspecto, se conoce que Fabaceae, Cactaceae, Bignoniaceae y el género *Agave* (Asparagaceae), son parte de los grupos con mayor número de géneros y especies que tienen polinización por murciélagos (Fleming *et al.*, 2009), lo que coincide con lo encontrado en el ejido estudiado (Figura 3G). En el caso de Cactaceae, la polinización por murciélagos se realiza en aquellas de hábito columnar, y se ha llegado a la conclusión de que los murciélagos han influido en la diversificación de este grupo de cactáceas (Figura 4A, flecha rosa) (Barba-Montoya, 2012). En los agaves, se ha registrado que son visitados casi exclusivamente por murciélagos en las zonas tropicales de México, mientras que en zonas más al norte, en ausencia de murciélagos, pueden ser polinizados por aves y abejas (Molina-Freaner y Eguiarte, 2003).

La polinización por escarabajos se encontró únicamente en tres especies y esta baja proporción también ha sido documentada en otros estudios (Cuadro 2). Una de las especies es un árbol de Annonaceae, la cual tiene especialización por este síndrome, mientras que las otras dos especies son del género *Ipomoea* (Convolvulaceae), a las que

se les asignó escarabajo como principal polinizador basándose en un estudio de caso (Rosas-Guerrero, 2011). Al contrastar con los resultados de La Selva (Kress y Beach, 1994), los escarabajos están entre los tres polinizadores más relevantes de este bosque húmedo (Cuadro 2). Es muy probable que la alta frecuencia de especies polinizadas por escarabajos en el bosque tropical húmedo se deba a una marcada influencia de la composición florística, debido a la riqueza de especies en Araceae y Annonaceae (Endress, 1994), ya que en los bosques estacionalmente secos estas familias no son muy exitosas, puesto que sus especies requieren de una elevada humedad y/o sombra (Richardson *et al.*, 2004).

Como ha sido notado, la polinización de *Ficus* (Moraceae) se realiza por avispas especializadas pertenecientes a la familia Agaonidae (Wiebes, 1979) y generalmente es especie-específica (pero ver Machado *et al.*, 2001). De acuerdo con Weiblen (2002), esta relación tiene una antigüedad de al menos 85 millones de años, siendo una de las pocas en las que se ha demostrado que realmente existe una coevolución entre sus interactuantes.

Finalmente, la filogenia comunitaria (Figura 4) indica que las formas de crecimiento están más conservadas filogenéticamente dentro de las familias que los síndromes de polinización, quizá porque cambiar de fisonomía puede implicar altos costos, o porque transiciones como la de árbol a hierba no son reversibles. En la filogenia no se observa que algún clado de hierbas derive en árboles. Posiblemente se trate de un atributo que demande un mayor tiempo en generar cambios evolutivos que las flores, las cuales constantemente sufren presiones selectivas por parte de los polinizadores y eso se refleja en que dentro de una misma especie se observan variaciones en su presentación. A pesar de esta diferencia en la historia evolutiva de ambos atributos, se muestra que algunas de las asociaciones entre los síndromes de polinización y las formas de crecimiento podrían deberse al efecto de la filogenia, y que en otros casos, como se ha mencionado en esta discusión, ambos atributos no tienen ninguna relación particular, incluso se podría pensar que varias de ellas puedan deberse simplemente al azar.

**Cuadro 5.** Comparación de la frecuencia de los polinizadores en las plantas arbóreas y no arbóreas de este estudio con el de Frankie *et al.* (2004). Los números entre paréntesis indican los porcentajes. Las negritas indican los síndromes con mayor frecuencia. Los sistemas que no fueron estudiados en cada caso se señalan con NA.

Polinizador	Árboles		No árboles	
	Este estudio	Los Bagaces	Este estudio	Los Bagaces
Abeja	<b>48 (39)</b>	<b>77 (53.5)</b>	<b>133 (57)</b>	<b>246 (76.7)</b>
Ave	4 (3.2)	0	12 (5.1)	<b>10 (3.1)</b>
Avispa	NA	1 (0.7)	NA	0
Avispa Agaonidae	4 (3.2)	2 (1.4)	0	0
Escarabajo	1 (0.8)	4 (2.8)	2 (0.8)	1 (0.3)
Generalista	<b>21 (17)</b>	<b>14 (9.7)</b>	<b>29 (12.4)</b>	5 (1.6)
Mariposa diurna	2 (1.6)	0	11 (4.7)	4 (1.2)
Mariposa nocturna	<b>13 (10.5)</b>	<b>25 (17.4)</b>	<b>16 (6.8)</b>	<b>9 (2.8)</b>
Mosca	2 (1.6)	NA	11 (4.7)	NA
Murciélago	11 (8.9)	9 (6.2)	0	2 (0.6)
Viento	7 (5.6)	4 (2.8)	16 (6.8)	0
Sin asignar	10 (8.1)	8 (5.5)	3 (1.2)	44 (13.7)
Total	123	135	233	321

Por otro lado, se logró observar que la frecuencia de ciertos síndromes de polinización en el bosque tropical caducifolio, puede estar determinada por la composición florística del sitio, y ésta, a su vez, es afectada por otros factores, de los que se ha destacado que la cantidad de precipitación pluvial juega un papel muy importante (Gentry, 1982). Entonces, debido a que los grupos taxonómicos no tienen a todas sus especies coexistiendo en el mismo lugar, a nivel comunitario los síndromes parecen tener menos conservadurismo filogenético que lo esperado (Figura 4). Si se realizara un estudio que incluyera toda la riqueza regional de especies o todas las especies de un clado, es posible que se encontraría esta señal más acentuada (Losos, 2008).

### *Alcances y limitaciones de este estudio*

Al usar los síndromes de polinización, los patrones generados en este trabajo son similares con otros estudios que en su mayoría son resultado de observaciones en campo de los polinizadores (Cuadro 2). Esto confirma que los síndromes de polinización pueden ser prácticos y confiables para generar este tipo de información.

Sin embargo, se debe señalar que los síndromes no siempre son efectivos para predecir los polinizadores de todas las especies en una comunidad, ya que los caracteres que se expresan en las flores, la mayoría de las veces, son convergentes, lo que puede complicar la separación de un síndrome con otro (*e. g.* síndrome de abeja y generalista). Lo que ayudó a minimizar el error en este trabajo fue el uso de estudios de caso y la búsqueda de referencias que señalaran a los principales polinizadores, ya sea de la misma especie, de aquellas del mismo género que tuvieran una morfología similar a la especie estudiada, o de la familia, si ésta tenía rasgos florales conservados (Apéndice 3). Debido a que los síndromes de polinización asignados son inicialmente hipótesis, se esperaba que en un futuro pudieran ser ratificados y si tuviera que ser el caso, cambiados. La construcción de estas hipótesis no fue aislada, pues también se apoyó en observaciones en campo, tanto de polinizadores efectivos como visitantes florales o robadores.

Por otro lado, el análisis filogenético presentado permitió, de manera general, esclarecer el comportamiento de las asociaciones entre los síndromes, las formas de crecimiento y las familias de plantas. Sin embargo, queda pendiente poner a prueba estadísticamente las correlaciones de los atributos basándose en las distancias filogenéticas. Es importante notar que al analizar caracteres categóricos se puede caer en el error de que se esté pseudorreplcando el efecto de la correlación debido a que uno de los caracteres pudo haberse originado en un solo evento de divergencia o porque las correlaciones significativas no implican que dichas variables pertenezcan a la misma red adaptativa de caracteres, puesto que correlación no implica causa. Una correlación podría ser una consecuencia del origen independiente de dos rasgos en un linaje (Maddison y FitzJohn, 2015). Aunque aún no existen métodos que eliminen este error,

efectuar análisis sobre la correlación de caracteres es de gran ayuda para distinguir el efecto filogenético del que resulta de variables ecológicas (Maddison y FitzJohn, 2015).

Los patrones generados en este estudio son señalados a nivel general para el bosque tropical caducifolio que ocurre en la provincia biogeográfica de la Depresión del Balsas, sin embargo, es importante recordar que al inicio del estudio se mencionó que dentro del área se desarrolla otra vegetación, el bosque tropical subcaducifolio, que cubre aproximadamente el 10% del área de estudio. Es probable que si se analizan todas las especies que ahí crecen de manera particular se puedan hacer hallazgos interesantes. Esto no se realizó en el presente estudio debido a que se carece de evidencias sólidas para adscribir las especies a estos bosques, ya que éstos forman gradientes complejos. Sin embargo, indudablemente hay especies que hasta donde se conoce se restringen a un tipo de bosque, ya sea al tropical caducifolio (*e. g.* los cactus columnares) o al subcaducifolio (*e. g.* *Andira inermis*, Fabaceae; *Brosimum alicastrum* y *Ficus insipida*, ambas Moraceae). Otros rasgos interesantes de la vegetación del sitio de estudio es que de acuerdo con los ejidatarios, algunas zonas representan etapas de sucesión secundaria, que fueron usados para cultivos hace 20 o 40 años.

#### *La importancia de los polinizadores para la conservación biológica*

Se ha señalado que los bosques estacionalmente secos están altamente amenazados, tanto a nivel de México (Trejo y Dirzo, 2000) como de Mesoamérica (Bawa, 2004), principalmente por causa de la agricultura y la urbanización (Bawa, 2004). En el caso particular de la Depresión del Balsas, tanto el bosque tropical caducifolio como subcaducifolio reciben un impacto moderado de las actividades humanas (CONANP, 2007). Tan solo en el municipio de Churumuco, la superficie cubierta por selva es el 37% del área total, mientras que la superficie urbana constituye el 0.20% y la superficie para agricultura el 16% (INEGI, 2011). De éste modo, los principales factores que podrían amenazar esta zona son los cambios ambientales globales.

Basándose en los resultados que arrojan los síndromes de polinización, la diversidad de polinizadores en el bosque tropical caducifolio de la Depresión del Balsas es

potencialmente alta, al igual que sucede en otros bosques tropicales secos (Cuadro 2; referencias). Este primer acercamiento ayuda a hacer inferencias sobre los posibles impactos que los cambios ambientales pueden tener en las interacciones bióticas, en la reproducción de las plantas y la composición de las comunidades de este importante tipo de vegetación.

Por ejemplo, la disminución en la diversidad de abejas silvestres a nivel global es un hecho que se ha cuantificado y es un asunto alarmante (Tylianakis, 2013), sobre todo si recordamos que más de la mitad de las especies de plantas en distintas comunidades vegetales, requieren de ellas para su reproducción. La causa directa en la reducción de estos polinizadores no es clara. Una podría ser la disminución de la temporada de lluvias, en el caso de los bosques secos, la cual afecta la fenología de la floración, lo que repercute en un descontrol sobre las poblaciones de polinizadores (Bawa, 2004). Otro factor que se ha observado es el desplazamiento de abejas silvestres por abejas melíferas (Garibaldi, 2013), aun cuando éstas también están reduciendo sus poblaciones (Bawa, 2004). Además, dada la especialización de las especies de plantas sobre un tipo particular de abeja, principalmente de aquellas que son de mediano y gran tamaño como *Bombiilidae*, *Centridinae*, *Euglossinae* y *Xylocopinae*, las abejas melíferas no son capaces de realizar polinizaciones tan efectivas como las abejas más especializadas (Garibaldi, 2013).

De hecho, uno de los principales motivos para promover la conservación del bosque tropical caducifolio es esta diversidad de polinizadores especializados, sumado a que en estos sitios un gran porcentaje de especies son autoincompatibles. En la flora del bosque tropical caducifolio de la Estación de Biología Chamela, México, el 76% de las especies de plantas presentan esta condición (Bullock, 1985), mientras que en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, lo son el 79% de los árboles (Bawa y Opler, 1975). Lo anterior muestra que las plantas tienen una alta dependencia por sus polinizadores para reproducirse y esto las hace más vulnerables cuando se presentan cambios en éstos (Bawa, 2004).

### *Estudios futuros*

Finalmente, resta por hacer mucho trabajo respecto a los sistemas reproductivos y de polinización en el bosque tropical caducifolio de la Depresión del Balsas. Como se comentó previamente, muchos de los síndromes propuestos en esta tesis son hipótesis que tienen que ser probadas. Además, es necesario evaluar a largo plazo la diversidad y abundancia de los polinizadores, la detección de cambios en los patrones fenológicos a lo largo del tiempo, la evaluación en los sistemas de compatibilidad y de los sistemas reproductivos de las especies, todo esto para evaluar los cambios que podrían afectar a las especies a causa del impacto ambiental y el grado de amenaza que se espera en un futuro.

Un posible estudio para evaluar el impacto que puede tener la fragmentación del bosque sobre la reproducción de las especies, usando los datos aquí generados, sería establecer parcelas con diferente uso de suelo o estadio sucesional, determinar la diversidad de plantas y asignar los síndromes indicados en el presente estudio para evaluar el efecto del cambio del tipo de vegetación sobre la diversidad de los polinizadores. Otro estudio que requiere de un método similar, sería evaluar el cambio altitudinal en la diversidad de síndromes, así como entre distintos tipos de vegetación. Por ejemplo, el bosque estudiado parece tener cambios en la diversidad de especies a lo largo del gradiente altitudinal que presenta. Si este recambio florístico se comprueba, sería interesante cuantificar cómo afecta la diversidad de tipos de polinización. Por otro lado, se desconoce el grado de similitud respecto a sus síndromes de polinización entre el bosque tropical caducifolio y subcaducifolio.

Un estudio que está en desarrollo en el sitio de estudio es la evaluación de los patrones fenológicos a nivel comunitario. Con esta información se podría responder si la sincronización en la floración de especies con el mismo síndrome de polinización está correlacionada, así como evaluar el efecto de las relaciones filogenéticas de las especies o de factores ambientales (p. ej. precipitación) o ecológicos (p. ej. competencia o facilitación). Con esto se podría cuantificar que tan vulnerables son las especies a los cambios ambientales, a la disponibilidad de polinizadores, y en qué medida podría afectarse su reproducción.

## CONCLUSIONES

El presente estudio recabó patrones de los sistemas de reproducción de las plantas basados en síndromes de polinización, los cuales concuerdan con lo aportado por diversos estudios en distintas comunidades tropicales. Encontrar que las abejas son los polinizadores más importantes del bosque tropical caducifolio estudiado al igual que sucede en otros bosques, refuerza la importancia de continuar estudios sobre la distribución, abundancia, diversidad y conservación de estos polinizadores.

Se determinó que los síndromes de polinización se asocian con distinta frecuencia a las formas de crecimiento y a las familias de plantas que representan. El cladograma generado mostró que, con notables excepciones, algunas de las asociaciones entre síndromes y formas de crecimiento podrían deberse al efecto de la filogenia. La presencia de los síndromes en familias particulares indica que éstos pueden estar asociados con la composición florística de la comunidad, la que a su vez está determinada por distintos factores como la precipitación. La prueba estadística no encontró positivas estas asociaciones debido a la baja frecuencia de varios de los síndromes. Si se analizara esta relación por grupos taxonómicos de plantas es probable que se encuentren resultados positivos en la asociación. Estos hallazgos muestran que las proporciones en que se presentan los síndromes de polinización obedecen a una compleja interacción entre distintos factores históricos, biológicos y ambientales, los cuales no pueden ser explicados cada uno de manera independiente, si no de forma integrada.

Es necesario continuar con estudios de carácter básico, como completar el listado florístico de éste y otras áreas de bosque tropical que aún permanecen inexploradas, sin este conocimiento no se podrían generar investigaciones en un siguiente nivel. Posteriormente, se debería indagar de manera más profunda todo lo referente a los sistemas de reproducción de plantas, los cuales son muy complejos y de los que aún queda mucho trabajo por hacer.

Finalmente, a pesar del debate en torno a la capacidad de predicción de los síndromes de polinización, este estudio ha demostrado que pueden ser útiles al momento de generar información sobre la ecología y evolución de las plantas con flor.

## BIBLIOGRAFÍA

- Agren, J. y Schemske, D. W. 1991.** Pollination by deceit in a neotropical monoecious herb, *Begonia involucrata*. *Biotropica*, 23(3): 235-241.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG) III. 2009:** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141(4): 399-436.
- Arizmendi, C. y Ornelas, J. F. 1990.** Hummingbirds and Their Floral Resources in a Tropical Dry Forest in Mexico. *Biotropica*, 22(2): 172–180.
- Armbruster, W. S. 2014.** Floral specialization and angiosperm diversity: phenotypic divergence, fitness trade-offs and realized pollination accuracy. *Annals of Botany PLANTS*, 6: plu003–plu003.
- Armbruster, W. S., Gong, Y. B. y Huang, S. Q. 2011.** Are pollination “syndromes” predictive? Asian *Dalechampia* fit neotropical models. *The American Naturalist*, 178(1): 135–143.
- Barba-Montoya, J. A. 2012.** Diversificación de Pachycereae (Cactaceae, Caryophyllales, Eudicotyledoneae) en relación al síndrome de polinización. Tesis de maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 93 pp.
- Basurto, P. F., Zarate, A. y Mapis, C. 1996.** *Spondias purpurea*. En: Kevan, P. G. y Greco, C. F. Observaciones sobre la biología de polinización de algunas especies de la estación chamela. Facultad de Ciencias UNAM. 77 pp.
- Bawa, K. S. 1990.** Plant-pollinator interactions in the Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 399-422.
- Bawa, K. S. 2004.** Impact of global changes on the reproductive biology of trees in tropical dry forests. En: Frankie G. W., Mata A., Bradleigh S. V. (Eds). *Biodiversity conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a seasonal dry forest*. University of California Press. pp. 38-47.

- Bawa, K. S., y Opler, P. A. 1975.** Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, 29: 167-179.
- Bawa, K. S., Bullock, S. H., Perry, D. H., Coville, R. E. y Grayum, M. H. 1985.** Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany*, 72(3): 346-356.
- Berg, C. C. 2001.** Moreae, Artocarpeae, and *Dorstenia* (Moraceae): With Introductions to the Family and *Ficus* and with Additions and Corrections to Flora Neotropica Monograph 7. Organization for Flora Neotropica.
- Bocco, V. G. y Mendoza, M. E. 1999.** El caso de Michoacán de Ocampo. Carta Geológica de Michoacán. Escala 1:250000. En Corona-Chávez, P. e Israde-Alcántara (Eds.). La regionalización geomorfológica como una alternativa de regionalización ecológica en México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 74-90 pp.
- Bolmgren, K., Eriksson, O., y Linder, H. P. 2003.** Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution*, 57(9): 2001–2011.
- Bronstein, J. L. y McKey, D. 1989.** The fig/pollinator mutualism: a model system for comparative biology. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 45(7): 601-604.
- Bullock, S. H. 1985.** Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 17(4): 287–301.
- Bullock, S. H. 1994.** Wind pollination of Neotropical dioecious trees. *Biotrópica*, 26(2): 172-179.
- Bullock, S. H. 1995.** Plant reproduction in Neotropical dry forest. In: Bullock, S., Mooney, H. A. and Medina, E. (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Chazdon, R. L., Careaga, S., Webb, C., y Vargas, O. 2003.** Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological monographs*, 73(3): 331-348.
- Comisión Nacional de Áreas Protegidas Naturales (CONANP). 2007.** Memoria de la consulta pública de la Reserva de la Biósfera Zicuirán Infiernillo. México, D.F. pp. 39.
- Crepet, W. L. y Niklas, K. J. 2009.** Darwin's second "abominable mystery": Why are there so many angiosperm species? *American Journal of Botany*, 96(1): 366-381.
- Culley, T. M., Weller, S. G. y Sakai, A. K. 2002.** The evolution in wind pollination in angiosperms. *Trends in ecology and evolution*, 17(8): 361-369.
- Dafni, A., Eisikowitch, D. y Ivri, Y. 1987.** Nectar flow and pollinators' efficiency in two co-occurring species of Capparis (Capparaceae) in Israel. *Plant systematics and evolution*, 157(3-4): 181-186.
- Darwin C. R. 1877.** The various contrivances by which orchids are fertilized by insects. John Murray, London. 365 p.
- Delpino, F. 1871.** *Annotations to H. Müller, Application of the Darwinian theory to flowers and the insects which visit them.* Trans. R. L. Packard. Naturalist's Agency, Salem. 309 pp.
- del Val, E. y Boege, K. 2012.** Introducción. ¿Por qué estudiar las interacciones bióticas? En: Del Val, E. y Boege, K. (Eds.) *Ecología y evolución de las interacciones bióticas.* Fondo de Cultura Económica y Universidad Nacional Autónoma de México, México. 275 p.
- Dodd, M. E., Silvertown, J., y Chase, M. W. 1999.** Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* 53 (3): 732-744.
- Dressler, R. L. 1968.** Pollination by euglossine bees. *Evolution*, 22(1): 202-210.

- Ehrenfeld, J. 1976.** Reproductive biology of three species of Euphorbia subgenus Chamaesyce (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany*, 63(4): 406-413.
- Ehrenfeld, J. 1979.** Pollination of three species of Euphorbia subgenus Chamaesyce, with special reference to bees. *American Midland Naturalist*, 101(1): 87-98.
- Endress, P. K. 1994.** Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge. 511 pp.
- Faegri, K. y van der Pijl, L. 1979.** *The principles of pollination ecology*. 3a ed. Pergamon Press. Oxford. 244 p.
- Fenster, CH. B., Armbruster, S. W., 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.
- Fernández, N. R., Rodríguez, J. C., Arreguín, S. M. y Rodríguez, J. A. 1998.** Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 9: 1-151.
- Figueiredo, R. D. y Sazima, M. 2007.** Phenology and pollination biology of eight Peperomia species (Piperaceae) in semideciduous forests in Southeastern Brazil. *Plant Biology*, 9(1): 136-141.
- Fleming, T. H., y Muchhala, N. 2008.** Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: Pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35: 764–780.
- Fleming, T. H., Geiselman, C., & Kress, W. J. 2009.** The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany*, 104(6): 1017–43.
- Frankie, G. W., Haber, W. A., Vinson, S. B., Bawa, K. S., Ronchi, P. S. y Zamora, N. 2004.** Flowering phenology and pollination systems. Diversity in the seasonal dry forest. En: Frankie G. W., Mata A., Bradleigh S. V. (Eds). *Biodiversity conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a seasonal dry forest*. University of California Press. pp. 17-29.

- Friedman, J. y Barret S. C. H. 2009.** Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany*, 103: 1515-1527.
- García, A. E. 2004.** Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía. 90 p.
- Garibaldi, L. a, Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. a, Bommarco, R., Cunningham, S. a, Klein, A. M. 2013.** Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339(2013): 1608-1611.
- Gardner, C. S. 1986.** Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Selbyana*, 9(1): 76-87.
- Gentry, A. H. 1982.** Patterns of neotropical plant species diversity. En: Hecht, M. K., Wallace, B. y Prance, G. T. (Eds.). *Evolutionary biology*, V. 15. Plenum Pr. New York, N.Y. EUA. 442 pp.
- Gentry, A. H. 1988.** Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1): 1-34.
- Gibson, M. R., Richardson, D. M. y Pauw, A. 2012.** Can floral traits predict an invasive plant's impact on native plant-pollinator communities? *Journal of Ecology*, 100(5): 1216–1223.
- Gómez, J. M., y Zamora, R. 2006.** Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. En: Waser, N. M. y Ollerton, J. (Eds.). *Plant-pollinator interactions, from specialization to generalization*. University of Chicago Press. Chicago. 445 p.
- Grant, V. 1983.** The systematic and geographical distribution of hawkmoth flowers in the temperate North American flora. *Botanical Gazette*, 144(3): 439-449.
- Grove, K. F. 1985.** Reproductive biology of Neotropical wet forest understory plants. Ph.D. diss., University of Iowa, Iowa City.

- Haber, W. A. 1984.** Pollination by deceit in a mass-flowering tropical tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). *Biotropica*, 16(4): 269-275.
- Haber, A. W. A., y Frankie, G. W. 1989.** A Tropical Hawkmoth Community: Costa Rican Dry Forest Sphingidae. *Biotropica*, 21(2): 155–172.
- Heithaus, R. E. 1974.** The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3): 675-791.
- Hernandez, H. M. 1989.** Systematics of Zapoteca (Leguminosae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76(3): 781-862.
- INEGI. 2011.** México en cifras: información nacional por entidad federativa y municipios. En línea: enero de 2015. <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras>.
- INEGI. 2013.** Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Mapa digital de México. En línea: noviembre de 2013. <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/mapadigital/>.
- Janzen, D. H. 1979.** How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst*, 10: 13-51
- Johnson, S. D. y Steiner, K. E. 2000.** Generalization versus specialization in plant pollination systems. *TREE*, 15(4): 140–143.
- Kay, K. M. y Sargent, R. D. 2009.** The Role of Animal Pollination in Plant Speciation: Integrating Ecology, Geography, and Genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1): 637–656.
- Kennedy, H. 1978.** Systematics and pollination of the " closed-flowered" species of *Calathea* (Marantaceae). Vol. 71. University of California Press.
- Knapp, S. 2010.** On ‘various contrivances’: pollination, phylogeny and flower form in the Solanaceae. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1539): 449-460.
- Kölreuter, J. G. (1761-1766).** "Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Baobachtung.

- Kress, W. J. y Beach, J. H. 1994.** Flowering plant reproductive systems. En: Bawa K. S., Hespdenheide H., Hartshorn G. S. (Eds). *La Selva, Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. University of Chicago Press. USA.
- Labandeira, C. C. 2010.** The Pollination of Mid Mesozoic Seed Plants and the Early History of Long-proboscid Insects 1, 2, 3. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97(4): 469-513.
- Levin, R. A., Raguso, R. A. y McDade, L. A. 2001.** Fragrance chemistry and pollinator affinities in Nyctaginaceae. *Phytochemistry*, 58(3): 429-440.
- Li, M. M., Yan, Q. Q., Sun, X. Q., Zhao, Y. M., Zhou, Y. F. y Hang, Y. Y. 2014.** A preliminary study on pollination biology of three species in Dioscorea (Dioscoreaceae). *Life Science Journal*, 11(2): 436-444 pp.
- Losos, J. B. 2008.** Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters*, 11: 995-1007.
- Lott, E. y Atkinson T. H. 2002.** Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: Noguera F. A., Vega R. J. H., Gacía A. A. N. y Quesada A. M. (Eds). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 568 p.
- Luna-Nieves, A. L. 2011.** Identificación, selección y aprovechamiento de árboles semilleros en áreas de conservación comunitaria en el Municipio de Churumuco, Michoacán, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 102 p.
- Macqueen, D. J. y Hernández, H. M. 1997.** A revision of Calliandra series racemosae (Leguminosae: Mimosoideae). *Kew Bulletin*, 1-50.
- Machado, C. A., Jouselin, E., Kjellberg, F., Compton, S. G., y Herre, E. A. 2001.** Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-

- pollinating wasps. *Proceedings of The Royal Society: Biological Sciences*, 268: 685–694.
- Machado, I. C. y Lopes, A. V. 2004.** Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 94(3): 365–76.
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2014.** Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.01. <http://mesquiteproject.org>.
- Maddison, W. P. y FitzJohn, R. G. 2015.** The unsolved challenge to phylogenetic correlation tests for categorical characters. *Systematic biology*, 64(1): 127-136.
- Madriz, R. y Ramírez, N. 1996.** Biología reproductiva de *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae) una especie poligamo-dioica. *Revista de Biología Tropical*, 44(45): 105-115.
- 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(2): 348–359.
- Martins, F. Q. y Batalha, M. A. 2006.** Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the upper Taquari region (Central Brazil). *Brazil Journal of Biology*, 66(2A): 543-552.
- Miranda, F. y Hernández-X., E. 1963.** Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-178.
- Molina-Freaner, F. y Eguiarte, L. E. 2003.** The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany*, 90(7): 1016-1024.
- Oliveira, P. E. y P. E. Gibbs. 2000.** Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195:311–329.
- Ollerton, J. y Liede, S. 1997.** Pollination systems in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62(4): 593–610.

- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N. M., Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L. y Rotenberry, J. 2009.** A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*, 103(9), 1471-1480.
- Parra-Tabla, V. y Bullock, S. H. 2002.** La polinización en la selva tropical de Chamela. En: Noguera F. A., Vega R. J. H., Gacía A. A. N. y Quesada A. M. (Eds). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Percival, M. S. 1965.** *Floral Biology*. Pergamon, Oxford. 243 pp.
- Proctor, M. y Yeo, P. 1973.** *The pollination of Flowers*. Collins, Londres. 418 pp.
- Proctor, M., Yeo, P. y Lack, A. 1996.** *The natural history of pollination*. Timber Press, Inc. Oregon, EUA. 479 pp.
- Quesada, M., Lopezaraiza-Mikel, M., Aguilar, R., Ashworth, L., Rosas-Guerrero, V., Sánchez-Montoya, G. y Martén-Rodríguez, S. 2012.** Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. En: del Val, E. y Boege, K. (Eds). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica y Universidad Nacional Autónoma de México, México. 275 p.
- Quiroz-García, D. L., Martínez-Hernández, E., Palacios-Chávez, R., y Galindo-Miranda, N. E. 2001.** Nest provisions and pollen foraging in three species of solitary bees (Hymenoptera: Apidae) from Jalisco, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 74(2): 61-69.
- Raguso, R. A., Henzel, C., Buchmann, S. L. y Nabhan, G. P. 2003.** Trumpet flowers of the Sonoran Desert: floral biology of *Peniocereus cacti* and sacred *Datura*. *International journal of plant sciences*, 164(6): 877-892.
- Raju, A. J. S., Raju, V. K., Victor, P. y Naidu, S. A. 2001.** Floral ecology, breeding system and pollination in *Antigonon leptopus* L.(Polygonaceae). *Plant species biology*, 16(2): 159-164.

- Ramirez, N. 2004.** Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Plant ecology*, 173(2): 171-1189.
- Ramirez, N., Gil, C., Hokche, O., Seres, A., y Brito, Y. 1990.** Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guyana Venezolana. *Missouri Botanical Garden Press*, 77(2): 383–397.
- Richardson, J. E., Chatrou, L. W., Mols, J. B., Erkens, R. H. J., & Pirie, M. D. 2004.** Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1450): 1495-1508.
- Rosas-Guerrero, V. M. 2011.** Síndrome floral, especialización y status sucesional en el género ipomoea en la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Doctorado, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rosas-Guerrero, V., Quesada, M., Armbruster, W. S., Pérez-Barrales, R., y Smith, S. D. 2011.** Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution*, 65 (2): 350-364.
- 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(3): 388–400.
- Rzedowski, J. 1978.** *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D. F.
- Sánchez, R. y Medellín, R. A. 2007.** Food habits of the threatened bat *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a mating roost in Mexico. *Journal of Natural History*, 41(25-28): 1753-1764.
- Sanderson, M. J., Purvis, A. y Henze, C. 1998.** Phylogenetic supertrees: assembling the trees of life. *Trends in Ecology and Evolution*, (13)3: 105-109.
- Sargent, R. D. y Ackerly, D. D. 2008.** Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3): 123-130.

- Sargent, R. D. y Vamosi, J. C. 2008.** The Influence of Canopy Position, Pollinator Syndrome, and Region on Evolutionary Transitions in Pollinator Guild Size1. *International Journal of Plant Sciences*, 169(1): 39-47.
- Simpson, B. B. 1982.** *Krameria* (Krameriaceae) flowers: orientation and elaiophore morphology. *Taxon*, 31(3): 517-528.
- Sokal y Rohlf. 1981.** *Biometry: The principles and practice of statistics of biological research*. W. H. Freeman. San Francisco. 859 pp.
- Soltis, D. E., Albert, V. A., Leebens-Mack, J., Bell, C. D., Paterson, A. H., Zheng, C. y Soltis, P. S. 2009.** Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany*, 96(1): 336-348.
- Sprengel. C. K. 1793.** Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Lehre: Cramer, 1792, Reimpreso [d. Ausg.] Berlin 1793.
- Stebbins, G. L. 1970.** Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 307-326.
- Stiles, F. G. 1978a.** Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Am. Zool*, 18: 715-727.
- Stiles, F. G. 1978b.** Possible specialization for hummingbird-hunting in the tiny hawk. *Auk*, 95: 550-553.
- Thien, L. B., Bernhardt, P., Devall, M. S., Chen, Z.-D., Luo, Y.-B., Fan, J.-H. y Williams, J. H. 2009.** Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade). *American Journal of Botany*, 96(1): 166–182.
- Tylianakis, J. M. 2013.** The global plight of pollinators. *Science*, 339(2013): 1532–1533.
- Toledo, V. M. y Hernández, H. M. 1979.** *Erythrina oliviae*: a new case of oriole pollination in Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66(3): 503-511.
- Trejo, I. 1996.** Características del medio físico de la selva baja caducifolia en México. *Boletín del Instituto de Geografía*, 39: 40-52.

- Trejo, I. 1998.** Distribución y diversidad de selvas bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal. 210.
- Trejo, I. 1999.** El clima de la selva baja caducifolia en México. Investigaciones Geográficas. *Boletín del Instituto de Geografía* 4: 95-10.
- Trejo, I. 2010.** Las selvas secas del Pacífico mexicano. En: Ceballos G., Martínez L., García A., Espinoza E., Bezaury C. J. y Dirzo R. Eds. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica. México. D. F.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000.** Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2002.** Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forest. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2063-2084.
- Tschapka, M., Sperr, E. B., Caballero-Martínez, L. A. y Medellín, R. A. 2008.** Diet and cranial morphology of *Musonycteris harrisoni*, a highly specialized nectar-feeding bat in western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 89(4): 924-931.
- Tripp, E. y Manos, P. S. 2008.** Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution, International Journal of Organic Evolution*, 62(7): 1712–1737.
- Vamosi, J. C. y Vamosi, S. M. 2010.** Key innovations within a geographical context in flowering plants: towards resolving Darwin's abominable mystery. *Ecology Letters*, 13: 1270–1279.
- van der Niet, T., Peakall, R. y Johnson, S. D. 2014.** Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives. *Annals of Botany*, 113(2): 199–211.
- van der Pijl, L. 1961.** Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution*, 15: 403-416.

- Vogel, S. 1954.** *Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung*. Fischer, Jena.
- Wahlberg, N., Christopher W. W., y Peña C. 2013.** Timing and patterns in the taxonomic diversification of Lepidoptera (butterflies and moths). *PLoS One* 8.11: e80875.
- Waser, N. M. 2006.** Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective. En: Waser, N. M. y Ollerton, J. (Eds.). *Plant-pollinator interactions, from specialization to generalization*. University of Chicago Press. Chicago. 445 p.
- 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 (4), pp. 1043-1060.
- Webb, C. O. y Donoghue M. J. 2005.** Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5(1): 181-183.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., y Donoghue, M. J. 2002.** Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33: 475-505.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., y Kembel, S. W. 2008.** Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24(18): 2098–100.
- Westerkamp, C., Aparecida Soares, A. y do Amaral Neto, L. P. 2006.** Male and female booths with separate entrances in the tiny flowers of *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae–Byttnerioideae). I. Structural integration. *Flora*, 201 (5): 389-395.
- Wiebes, J. T. 1979.** Co-Evolution of Figs and their Insect Pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10(1): 1–12.
- Weiblen, G. D. y Bush G. L. 2002.** Speciation in fig pollinators and parasites. *Molecular Ecology*, 11(8): 1573-1578.

**Willmer, P. 2011.** *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey. 778 p.

**Whitlock, B. A. y Hale, A. M. 2011.** The phylogeny of *Ayenia*, *Byttneria*, and *Rayleya* (Malvaceae s.l) and its implications for the evolution of growth forms. *Systematic Botany*, 36(1): 129-136.

**Zapata, T. R. y Arroyo, M. T. K. 1978.** Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10(3): 221-230.

**Apéndice 1.** Rasgos morfológicos que se usaron en este estudio para asignar los síndromes de polinización. Basado en la modificación de las propuestas de Faegri y van der Pijl (1979) y Endress (1994).

<b>Síndrome</b>	<b>Forma Flor</b>	<b>Unidad de Polinización</b>	<b>Antesis</b>	<b>Color</b>	<b>Guía de néctar</b>
Abeja	Abierta, estandarte, trompeta, labiada, tubular, acepillada	Flores solitarias o inflorescencia	Diurna	Amarillo, azul, blanco, morado, crema	Presentes
Insectos pequeños	Tubular, abierta	Solitarias (pero en forma masiva)	Diurna	Verde, amarillo verdoso, café.	Pueden presentar
Escarabajo	Abierta, trampa	Flor solitaria o inflorescencia (espatas)	Diurna /nocturna	Crema, verdoso, café	Ausentes
Mariposa diurna	Tubular, labiada, estandarte	Flor solitaria	Diurna	Rojo, rosa, naranja	Ausentes
Ave	Tubular, labiada, trompeta	Flor solitaria	Diurna	Rojo combinado con amarillo u otros	Ausentes
Mariposa nocturna	Tubular, trompeta, acepillada, estandarte	Flor solitaria	Nocturna	Blanco, colores claros (amarillo verdoso), rojizo	Ausentes
Murciélago	Trompeta, acepillada, abierta	Flor solitaria o inflorescencia (acepillada)	Nocturna	Blanco, crema, verde o café, morado	Ausentes
Viento	Abierta, apétala	Inflorescencia	Diurna	Verde, café o rojizo	Ausentes
Mosca	Abierta, trompeta	Flor solitaria	Diurna	Café, verde, blanco, amarillo	Ausentes, Presentes

**Apéndice 2.** Síndromes de polinización de las especies de un bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas, Michoacán. ND= No se obtuvieron datos suficientes para asignar un síndrome. Colectores: C=Jorge Cortés Flores, I= Guillermo Ibarra Manríquez, H= Karen B. Hernández Esquivel, R= Misael Rojas, S=Iván Solorio.

<b>Especie</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Colecta</b>
<b>ACANTHACEAE</b>			
<i>Dicliptera peduncularis</i> Nees	Hierba	Abeja	I-6368
<i>Dyschoriste hirsutissima</i> (Nees) Kuntze	Hierba	Abeja	I-6416
<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl) Pers.	Hierba	Abeja	H-148
<i>Elytraria mexicana</i> Fryxell & S.D. Koch	Hierba	Abeja	H-107
<i>Justicia candicans</i> (Nees) L.D. Benson	Arbusto	Ave	H-114
<i>Ruellia pringlei</i> Fernald	Hierba	Mariposa nocturna	I-6376
<i>Ruellia spissa</i> Leonard	Hierba	Abeja	H-13
<b>AMARANTHACEAE</b>			
<i>Gomphrena filaginoides</i> M. Martens & Galeotti	Hierba	Generalista	I-6656
<i>Iresine angustifolia</i> Euphrasén	Hierba	Viento	I-6654
<b>AMARYLLIDACEAE</b>			
<i>Allium glandulosum</i> Link & Otto	Hierba	Abeja	C-307
<i>Sprekelia formosissima</i> (L.) Herb.	Hierba	Mariposa diurna	C-308
<b>ANACARDIACEAE</b>			
<i>Comocladia engleriana</i> Loes.	Árbol	ND	I-6785
<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth	Árbol	Generalista	H-234
<i>Pseudosmodium perniciosum</i> (Kunth) Engl.	Árbol	Generalista	I-6755
<b>APOCYNACEAE</b>			
<i>Haplophyton cimidum</i> A. DC.	Hierba	Abeja	H-126
<i>Thevetia ovata</i> (Cav.) A. DC.	Árbol	Abeja, Mariposa diurna, Ave	H-211
<b>ASTERACEAE</b>			
<i>Bidens bigelovii</i> A. Gray	Hierba	Abeja	I-6381

<b>Especie</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Colecta</b>
<i>Brickellia pavonii</i> (A. Gray) B.L. Turner	Hierba	Abeja	H-138
<i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass.	Hierba	Generalista	I-6653
<i>Lagascea aurea</i> Stuessy	Hierba	Abeja	H-120
<i>Lasianthaea crocea</i> (A. Gray) K.M. Becker	Arbusto	Mariposa diurna	H-153
<i>Melampodium americanum</i> L.	Hierba	Abeja	H-52
<i>Otopappus epaleaceus</i> Hemsl.	Hierba	Abeja	I-6671
<i>Pectis exserta</i> McVaugh	Hierba	Abeja	H-103
<i>Sclerocarpus papposus</i> (Greenm.) Feddema	Hierba	Abeja	H-174
<i>Tagetes erecta</i> L.	Hierba	Mariposa diurna	I-6380
<i>Tithonia rotundifolia</i> (Mill.) S.F. Blake	Hierba	Mariposa diurna	H-92
<i>Tridax platyphylla</i> B.L. Rob.	Hierba	Abeja	H-91
<i>Trigonospermum annuum</i> McVaugh & Lask.	Hierba	Abeja	I-6754
<i>Trixis mexicana</i> Lex.	Arbusto	Mariposa diurna	I-6411
<i>Viguiera michoacana</i> (B.L. Turner & F.G. Davies) McVaugh	Hierba	Abeja	H-67
<i>Zinnia americana</i> (Mill.) Olorode & A.M. Torres	Hierba	Generalista	H-127
<i>Zinnia flavicoma</i> (DC.) Olorode & A.M. Torres	Hierba	Abeja	C-279
<b>BIGNONIACEAE</b>			
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Arbusto	Abeja	H-73
<b>BIXACEAE</b>			
<i>Amoreuxia wrightii</i> A. Gray	Hierba	Abeja	C-300
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Árbol	Abeja	I-6418
<b>BORAGINACEAE</b>			
<i>Cordia dentata</i> Poir.	Árbol	Abeja, Generalista	R-40
<i>Cordia elaeagnoides</i> DC.	Árbol	Generalista	H-100
<i>Lennoa madreporoides</i> Lex.	Parásita	Abeja	H-80
<i>Varronia inermis</i> (Mill.) Borhidi	Arbusto	Viento	H-32
<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pav.) Kunth	Hierba	Abeja	I-6538

Especie	Forma de crecimiento	Síndrome	Colecta
<b>BROMELIACEAE</b>			
<i>Bromelia palmeri</i> Mez	Hierba	Ave, Abeja	H-187
<b>BURSERACEAE</b>			
<i>Bursera copallifera</i> (DC.) Bullock	Árbol	ND	H-69
<i>Bursera crenata</i> Paul G. Wilson	Árbol	ND	H-8
<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.	Árbol	ND	S-23
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	Árbol	Generalista	H-41
<i>Bursera fragrantissima</i> Bullock	Árbol	ND	I-6490
<i>Bursera grandifolia</i> (Schltdl.)Engl.	Árbol	Generalista	C-302
<i>Bursera heteresthes</i> Bullock	Árbol	Generalista	H-198
<i>Bursera infernidialis</i> Guevara & Rzed.	Árbol	ND	C-293
<i>Bursera paradoxa</i> Guevara & Rzed.	Árbol	ND	I-6598
<i>Bursera sarukhanii</i> Guevara & Rzed.	Árbol	Abeja	H-49
<i>Bursera</i> sp. ined.	Árbol	Generalista	C-296
<i>Bursera trifoliolata</i> Bullock	Árbol	ND	I-6567
<i>Bursera trimera</i> Bullock	Árbol	ND	C-304
<b>CACTACEAE</b>			
<i>Backebergia militaris</i> (Audot) Bravo ex Sánchez-Mej.	Árbol	Murciélago	I-6523
<i>Mammillaria beneckeii</i> Ehrenb.	Hierba	Abeja	H-11
<i>Stenocereus</i> sp.	Árbol	Murciélago	sn
<i>Pterocereus</i> sp.	Árbol	Murciélago	C-305
<i>Stenocereus quevedonis</i> (González Ortega, Jesús) Buxb.	Árbol	Murciélago	H-2
<b>CAPPARACEAE</b>			
<i>Morisonia americana</i> L.	Árbol	Abeja	J-45
<b>CELASTRACEAE</b>			
<i>Crossopetalum managuatillo</i> (Loes.) Lundell	Árbol	Generalista	H-1
<b>CLEOMACEAE</b>			

<b>Especie</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Colecta</b>
<i>Cleome humilis</i> Rose	Hierba	Abeja	C-275
<i>Corynandra viscosa</i> (L.) Cochrane & Iltis	Hierba	Abeja	I-6510
<b>COMMELINACEAE</b>			
<i>Commelina rufipes</i> Seub. var. <i>glabrata</i> (D. R. Hunt) Faden & D. R. Hunt	Hierba	Abeja	H-77
<i>Tradescantia orchidophylla</i> Rose & Hemsl.	Hierba	Generalista	R-61
<b>CONVOLVULACEAE</b>			
<i>Cuscuta</i> sp.	Parásita	Generalista	H-115
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	Trepadora	Abeja	H-102
<i>Ipomoea barbatisepala</i> A. Gray	Trepadora	Abeja	S-13
<i>Ipomoea bracteata</i> Cav.	Trepadora	Ave	I-6476
<i>Ipomoea neurocephala</i> Hallier f.	Trepadora	Mariposa nocturna, Abeja	I-6762
<i>Ipomoea plummerae</i> A. Gray	Trepadora	Abeja	I-6387
<i>Ipomoea robinsonii</i> House	Trepadora	Mariposa nocturna	I-6633
<i>Ipomoea suaveolens</i> (M. Martens & Galeotti) Hemsl.	Trepadora	Mariposa nocturna	I-6514, S-12
<i>Ipomoea ternifolia</i> Cav. var. <i>ternifolia</i>	Trepadora	Abeja	H-116
<i>Jacquemontia agrestis</i> (Mart. ex Choisy) Meisn.	Trepadora	Abeja	H-133
<i>Operculina pteripes</i> (G. Don) O'Donell	Trepadora	Ave	H-76
<b>CUCURBITACEAE</b>			
<i>Chalema synanthera</i> Dieterle	Trepadora	Viento	I-6604a
<i>Cyclanthera dissecta</i> (Torr. & A. Gray) Arn.	Hierba	Abeja	I-6591
<i>Dieterlea fusiformis</i> E.J. Lott	Trepadora	Mariposa nocturna	H-23
<i>Echinopepon paniculatus</i> (Cogn.) Dieterle	Trepadora	Generalista	H-171
<i>Melothria scabra</i> Naudin	Trepadora	Abeja	H-177
<i>Schizocarpum palmeri</i> Cogn. & Rose	Trepadora	Abeja	H-89
<i>Sechiopsis tetraptera</i> Dieterle	Trepadora	Abeja	H-83
<b>CYPERACEAE</b>			

Especie	Forma de crecimiento	Síndrome	Colecta
<i>Cyperus sp.</i>	Hierba	Viento	H-40
<b>CYTINACEAE</b>			
<i>Bdallophytum americanum</i> (R. Br.) Eichler ex Solms	Hierba	Mosca	I-6774
<b>DIOSCOREACEAE</b>			
<i>Dioscorea sp.1</i>	Trepadora	ND	H-244
<i>Dioscorea sp. 2</i>	Trepadora	Generalista	H-236
<i>Dioscorea sp. 4</i>	Trepadora	ND	H-181
<b>ERITHROXYLACEAE</b>			
<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan	Arbusto	Generalista	C-288
<b>EUPHORBIACEAE</b>			
<i>Acalypha trilaciniata</i> P.G. Wilson	Hierba	Viento	H-62
<i>Adelia oaxacana</i> (Müll. Arg.) Hemsl.	Árbol	Generalista	I-6792
<i>Croton flavescens</i> Greenm.	Arbusto	Generalista	H-15
<i>Croton sp.</i>	Arbusto	ND	H-97
<i>Croton sp. ined.</i>	Arbusto	Generalista	H-24
<i>Dalembertia populifolia</i> Baill.	Trepadora	Viento	H-185
<i>Euphorbia adiantoides</i> Lam.	Hierba	Generalista	H-85
<i>Euphorbia cymosa</i> Poir.	Hierba	Generalista	I-6414
<i>Euphorbia graminea</i> Jacq.	Hierba	Generalista	H-152
<i>Euphorbia grammata</i> (McVaugh) Oudejans	Hierba	Generalista	H-63
<i>Euphorbia hirta</i> L.	Hierba	Generalista	H-123
<i>Jatropha sp.</i>	Arbusto	Ave, Abeja	C-301
<i>Jatropha aff. cordata</i> (Ort.) Müll.Arg.	Arbusto	Abeja	C-310
<i>Jatropha jaimejimenezii</i> V.W. Steinm.	Arbusto	Ave, Abeja	C-309
<i>Jatropha stephani</i> J. Jiménez Ram. & M. Martínez	Árbol	Ave	I-6557
<i>Manihot crassisejala</i> Pax & K. Hoffm.	Árbol	Abeja	H-17
<i>Manihot mcvaughii</i> V.W. Steinm.	Arbusto	Abeja	C-303

Especie	Forma de crecimiento	Síndrome	Colecta
<i>Manihot tomatophylla</i> Standl.	Árbol	Abeja	H-10
<b>FABACEAE</b>			
<i>Acacia acatzensis</i> Benth.	Árbol	Abeja	I-6547
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Árbol	Abeja	H-6
<i>Acacia macilenta</i> Rose	Árbol	Abeja	I-6353
<i>Acacia picachensis</i> Brandegees	Árbol	Abeja	C-269
<i>Acaciella igualensis</i> Britton & Rose	Árbol	ND	I-6389
<i>Acaciella painteri</i> Britton & Rose var. <i>houghii</i> (Britton & Rose) L. Rico	Arbusto	Abeja	H-25
<i>Aeschynomene americana</i> L.	Hierba	Abeja	H-166
<i>Aeschynomene hintonii</i> Sandw.	Arbusto	Abeja	H-21
<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	Árbol	Abeja	I-6531
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl	Árbol	Generalista	I-6508
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.	Árbol	Generalista	I-6396
<i>Caesalpinia macvaughii</i> J.L. Contr. & G.P. Lewis	Árbol	Abeja	H-3
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson	Árbol	Abeja	I-6345
<i>Chamaecrista absus</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	Hierba	Abeja	H-143
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	Hierba	Abeja	H-224
<i>Chamaecrista serpens</i> (L.) Greene	Hierba	Abeja	H-142
<i>Coursetia glandulosa</i> A. Gray	Árbol	Abeja	I-6438, I-6524
<i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth	Hierba	Abeja	I-6751
<i>Crotalaria mollicula</i> Kunth	Hierba	Abeja	I-6649
<i>Crotalaria</i> sp.	Hierba	Abeja	C-286
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	Hierba	Abeja	H-266
<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc. var. <i>exiguum</i> (A. Gray) B.G. Schub.	Hierba	Abeja	I-6606
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	Arbusto	Abeja	H-31
<i>Galactia acapulcensis</i> Rose	Trepadora	Abeja	H-134

<b>Especie</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Colecta</b>
<i>Galactia viridiflora</i> (Rose) Standl.	Trepadora	Abeja	H-170
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	Árbol	Abeja	S-51
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	Árbol	Abeja	I-6517
<i>Heteroflorum sclerocarpum</i> M. Sousa	Árbol	Abeja	H-46
<i>Lonchocarpus balsensis</i> M. Sousa & J. C. Soto	Árbol	Abeja	I-6439
<i>Lonchocarpus longipedunculatus</i> M. Sousa & J. C. Soto	Árbol	Abeja	I-6441
<i>Lonchocarpus schubertiae</i> M. Sousa	Árbol	Abeja	S-36
<i>Lonchocarpus</i> sp. ined. 1	Árbol	Abeja	H-26
<i>Lonchocarpus</i> sp. ined. 2	Árbol	Abeja	I- ¿?
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	Árbol	Mariposa nocturna	I-6289
<i>Lysiloma tergeminum</i> Benth.	Árbol	Mariposa nocturna	S-24
<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Urb.	Trepadora	Abeja	H-119
<i>Marina unifoliolata</i> (B.L. Rob. & Greenm.) Barneby	Hierba	Abeja	H-165
<i>Microlobius foetidus</i> (Jacq.) M. Sousa & G. Andradesubsp. <i>foetidus</i>	Árbol	Abeja	H-176
<i>Mimosa bentharii</i> J.F. Macbr.	Árbol	Abeja	H-9
<i>Mimosa</i> ca. <i>albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Arbusto	Abeja	H-95
<i>Mimosa rosei</i> B.L. Rob.	Árbol	Mariposa nocturna	H-27
<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.	Trepadora	Abeja	R-91
<i>Nissolia laxior</i> (B. L. Rob) Rose	Trepadora	Abeja	H-22
<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Hawkins	Árbol	Abeja	I-6348
<i>Phaseolus microcarpus</i> Mart.	Trepadora	Abeja	H-84
<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq.	Árbol	Abeja	H-191
<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst.	Árbol	Abeja	I-6404
<i>Pterocarpus orbiculatus</i> DC.	Árbol	Abeja	I-6515

<b>Especie</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Colecta</b>
<i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H.S. Irwin & Barneby	Arbusto	Abeja	I-6785
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	Arbusto	Abeja	I-6631
<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link	Árbol	Abeja	R-76
<i>Senna skinneri</i> (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	Árbol	Abeja	I-6648
<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S. Irwin & Barneby	Hierba	Abeja	I-6632
<i>Senna wislizeni</i> (A. Gray) H.S. Irwin & Barneby	Arbusto	Abeja	I-6432
<i>Stylosanthes humilis</i> Kunth	Hierba	Abeja	H-147
<b>HERNANDIACEAE</b>			
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> Domin	Árbol	Generalista	I-6789
<b>LAMIACEAE</b>			
<i>Asterohyptis stellulata</i> (Benth.) Epling	Hierba	Abeja	S-65
<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit.	Hierba	Abeja	H-13
<i>Salvia misella</i> Kunth	Hierba	Abeja	H-146
<i>Salvia uruapana</i> Epling	Hierba	Abeja	I-6377
<i>Stachys</i> sp.	Hierba	Ave	H-248
<b>LOASACEAE</b>			
<i>Gronovia scandens</i> L.	Trepadora	Abeja, Mosca	H-88
<i>Mentzelia aspera</i> L.	Hierba	Abeja	I-6369
<b>LORANTHACEAE</b>			
<i>Cladocolea gracilis</i> Kuijt	Parásita	Generalista	H-43
<i>Psittacanthus palmeri</i> (S. Watson) Barlow & Wiens	Parásita	Ave	H-115a
<b>LYTHRACEAE</b>			
<i>Cuphea laminuligera</i> Koehne	Hierba	Abeja	H-151
<i>Cuphea leptopoda</i> Hemsl.	Hierba	Abeja	H-93
<i>Cuphea trochilus</i> S.A. Graham	Hierba	Abeja	H-122
<b>MALPIGHIACEAE</b>			
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	Árbol	Abeja	H-18

Espece	Forma de crecimiento	Síndrome	Colecta
<b>MALVACEAE</b>			
<i>Abutilon mucronatum</i> J.E. Fryxell	Arbusto	Abeja	H-129
<i>Anoda lanceolata</i> Hook. & Arn.	Hierba	Abeja	I-6601
<i>Anoda palmata</i> Fryxell	Hierba	Abeja	I-6370
<i>Ayenia micrantha</i> Standl.	Arbusto	Abeja	C-295
<i>Heliocarpus americanus</i> L.	Árbol	Generalista	I-6417
<i>Heliocarpus occidentalis</i> Rose	Árbol	Generalista	C-294
<i>Melochia nodiflora</i> Sw.	Hierba	Abeja	H-178
<i>Melochia tomentosa</i> L.	Arbusto	Abeja	C-291
<i>Sida abutifolia</i> Mill.	Hierba	Abeja	H-130
<i>Sida acuta</i> Burm. f.	Hierba	Abeja	H-144
<i>Sida ciliaris</i> L.	Hierba	Abeja	H-269
<i>Sida endlicheriana</i> C. Presl.	Hierba	Abeja	H-184
<i>Sida salviifolia</i> C. Presl.	Arbusto	Abeja	H-183
<b>MARTYNIACEAE</b>			
<i>Martynia annua</i> L.	Hierba	Abeja	I-6639
<b>MELIACEAE</b>			
<i>Trichilia americana</i> (Sessé & Mociño) Pennington	Árbol	Abeja	H-29
<b>NYCTAGINACEAE</b>			
<i>Boerhavia erecta</i> L.	Hierba	Abeja	C-285
<i>Boerhavia gracillima</i> Heimerl	Hierba	Generalista	I-6592
<i>Mirabilis</i> sp.	Trepadora	Abeja	H-87
<i>Okenia hypogaea</i> Schltld. & Cham.	Hierba	Abeja, Mariposa diurna	H-12
<i>Okenia parviflora</i> Paul G. Wilson	Hierba	Generalista	C-271
<i>Pisonia aculeata</i> L.	Trepadora	Generalista	I-6423
<i>Salpianthus purpurascens</i> (Cav. ex Lag.) Hook. & Arn.	Hierba	Generalista	H-179

<b>Especie</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Colecta</b>
<i>Salpianthus standleyi</i> Steyerem.	Arbusto	Generalista	C-289
<b>OLEACEAE</b>			
<i>Menodora helianthemoides</i> Bonpl.	Arbusto	Abeja	C-281
<b>ORCHIDACEAE</b>			
<i>Clowesia aff. glaucoglossa</i> (Rchb. f.) Dodson	Epífita	Abeja	sn
<i>Cyrtopodium macrobulbon</i> (La Llave & Lex.) G.A. Romero-Gonzalez & Carnevali	Hierba	Abeja	R-96
<b>OXALIDACEAE</b>			
<i>Oxalis aff. galeottii</i> Turcz.	Hierba	Abeja	H-30
<i>Oxalis frutescens</i> L.	Hierba	Abeja	H-20
<b>PHYTOLACCACEAE</b>			
<i>Petiveria alliacea</i> L.	Hierba	Abeja	H-175
<b>PLANTAGINACEAE</b>			
<i>Schistophragma mexicanum</i> Benth. ex D. Dietr.	Hierba	Abeja	H-51
<b>PLOCOSPERMACEAE</b>			
<i>Plocosperma buxifolium</i> Benth.	Árbol	Abeja	S-27
<b>POACEAE</b>			
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Hierba	Viento	H-158
<i>Poaceae</i> sp. 1	Hierba	Viento	H-111
<i>Poaceae</i> sp. 2	Hierba	Viento	H-60
<i>Poaceae</i> sp. 3	Hierba	Viento	H-64
<i>Poaceae</i> sp. 4	Hierba	Viento	H-96
<b>POLEMONIACEAE</b>			
<i>Loeselia pumila</i> (M. Martens & Galeotti) Walp.	Hierba	Abeja	S-54
<b>POLYGALACEAE</b>			
<i>Polygala rivinifolia</i> Kunth	Hierba	Abeja	H-239
<b>POLYGONACEAE</b>			
<i>Podopterus mexicanus</i> Bonpl.	Árbol	Abeja	I-6344

<b>Especie</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Colecta</b>
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	Árbol	Generalista, Viento	S-58
<b>PORTULACACEAE</b>			
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Hierba	Abeja	C-278
<i>Portulaca pilosa</i> L.	Hierba	Abeja	C-276
<b>PRIMULACEAE</b>			
<i>Bonellia macrocarpa</i> (Cav.) B. Ståhl & Källersjö subsp. <i>pungens</i> (A. Gray) B. Ståhl & Källersjö	Árbol	Mariposa diurna	I-6519
<b>RHAMNACEAE</b>			
<i>Colubrina triflora</i> Brongn. ex G. Don	Árbol	Generalista	I-6606
<i>Gouania eurycarpa</i> Standl.	Trepadora	Generalista	I-6750
<i>Karwinskia johnstonii</i> R. Fernández	Arbusto	Abeja	C-283
<i>Ziziphus amole</i> (Sessé & Moc.) M.C. Johnst.	Árbol	Abeja	H-42
<b>RUBIACEAE</b>			
<i>Crusea hispida</i> (Mill.) B.L. Rob.	Hierba	Mariposa diurna, Abeja	H-253
<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	Arbusto	Mariposa nocturna	H-7
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock	Árbol	Mariposa nocturna	H-16
<b>SAPINDACEAE</b>			
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.	Trepadora	Abeja	H-75
<i>Serjania racemosa</i> Schumach.	Trepadora	Abeja	I-6788
<i>Serjania triquetra</i> Radlk.	Trepadora	Abeja	H-229
<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.	Árbol	Generalista	I-6425
<i>Sapindaceae</i> sp.	Trepadora	Abeja	C-284
<b>SAPOTACEAE</b>			
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Árbol	Generalista	I-6544
<i>Sideroxylon capiri</i> (A. DC.) Pittier	Árbol	Abeja, Mosca	H-194
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Humb. ex Roem. & Schult.) T.D. Penn.	Árbol	Generalista	I-6347
<b>SOLANACEAE</b>			

<b>Especie</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Colecta</b>
<i>Solanum grayi</i> Rose	Hierba	Abeja	I-6610
<b>TALINACEAE</b>			
<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.	Hierba	Abeja	H-251
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	Hierba	Abeja	H-46
<b>URTICACEAE</b>			
<i>Discocnide mexicana</i> (Liebm.) Chew	Árbol	Viento	I-6554
<i>Pouzolzia guatemalana</i> Blume (Wedd.) var. <i>nivea</i> (S. Watson) Friis & Wilmot-Dear	Arbusto	Viento	H-28
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.	Árbol	Viento	SR-737
<b>VERBENACEAE</b>			
<i>Bouchea dissecta</i> S. Watson	Hierba	Abeja	H-68
<i>Lantana hirta</i> (Cham.) Meisn. ex Walp.	Arbusto	Abeja	I-6628
<b>VIOLACEAE</b>			
<i>Hybanthus attenuatus</i> (Humb. & Bonpl. ex Schult.) Schulze-Menz	Hierba	Abeja	I-241
<b>VITACEAE</b>			
<i>Ampelocissus acapulcensis</i> (Kunth) Planch.	Trepadora	Generalista	I-6581
<i>Cissus microcarpa</i> Vahl	Trepadora	Abeja	H-34
<i>Cissus tiliacea</i> Kunth	Trepadora	Generalista	H-70
<i>Cissus trifoliata</i> (L.) L.	Trepadora	Generalista	I-6596
<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	Trepadora	Generalista	C-282, H-86
<b>ZYGOPHYLLACEAE</b>			
<i>Kallstroemia hintonii</i> D.M. Porter	Hierba	Abeja	I-6604
<i>Kallstroemia rosei</i> Rydb.	Hierba	Abeja	C-274
<i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray	Árbol	Abeja	I-6502

**Apéndice 3.** Especies para las que se asignó el tipo de polinización basándose en lo publicado por diversos estudios, las referencias se encuentran inmersas en la sección de Bibliografía de este trabajo. Colectores: C=Jorge Cortés Flores, G= Guillermo Ibarra Manríquez, H= Karen B. Hernández Esquivel, R= Misael Rojas, S=Iván Solorio. FC= Forma de crecimiento, H= Hierba, A= Árbol, Ar= Arbusto, E= Epífita, T= Trepadora.

Especie	FC	Polinizador	Referencia	Colecta
<b>ACANTHACEAE</b>				
<i>Justicia caudata</i> A. Gray	H	Abeja	Endress (1994)	I-6372
<i>Ruellia inundata</i> (Nees) Kuntze	H	Ave	Trip y Manos (2008)	H-117
<i>Tetramerium nervosum</i> Nees	H	Abeja	Endress (1994)	H-110
<b>AMARANTHACEAE</b>				
<i>Gomphrena pringlei</i> J.M. Coult. & Fisher	H	Abeja, mariposa diurna	Machado y Lopes(2004)	H-98
<b>ANACARDIACEAE</b>				
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	A	Viento	Bullock (1994)	H-45
<i>Spondias purpurea</i> L.	A	Abeja	Basurto <i>et al.</i> (1996)	I-6349
<b>ANNONACEAE</b>				
<i>Annona diversifolia</i> Saff.	A	Escarabajo	Endress (1994)	H-37
<b>APOCYNACEAE</b>				
<i>Marsdenia lanata</i> (Paul G. Wilson) W.D. Stevens	T	Mosca	Ollerton y Liede (1997)	H-212
<i>Marsdenia</i> sp. 1	T	Mosca	Ollerton y Liede (1997)	H-35
<i>Marsdenia</i> sp. 2	T	Mosca	Ollerton y Liede (1997)	C-287
<i>Marsdenia zimapanica</i> Hemsl.	T	Mosca	Ollerton y Liede (1997)	H-36
<i>Plumeria rubra</i> L.	A	Mariposa nocturna	Haber (1984); Parra-Tabla y Bullock (2002)	I-6491
<i>Rauvolfia tetraphylla</i> L.	Ar	Mariposa nocturna	Parra-Tabla y Bullock (2002)	I-6511
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Ar	Abeja	Kress y Beach(1994)	H-39

Espece	FC	Polinizador	Referencia	Colecta
(Rose)Woodson				
<b>ARISTOLOCHIACEAE</b>				
<i>Aristolochia foetida</i> Kunth	T	Mosca (carroñera)	Endress (1994)	H-182
<b>ASPARAGACEAE</b>				
<i>Agave angustifolia</i> Haw.	A	Murciélago	Molina-Freaner y Eguiarte(2003)	sn
<i>Agave ortgiesiana</i> (Baker) Trel.	A	Murciélago, mariposa nocturna	Molina-Freaner y Eguiarte(2003)	H-188
<b>ASTERACEAE</b>				
<i>Cosmos caudatus</i> Kunth	H	Abeja	Martins y Batalha (2007)	H-255
<b>BEGONIACEAE</b>				
<i>Begonia rhodochlamys</i> L.B. Sm. & B.G. Schub.	H	Abeja	Agren y Schemske(1991)	R-36
<b>BIGNONIACEAE</b>				
<i>Crescentia alata</i> Kunth	A	Murciélago	Parra-Tabla y Bullock (2002)	I-6501
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	A	Abeja	Bawa <i>et al.</i> (1985)	S-29
<b>BORAGINACEAE</b>				
<i>Cordia seleriana</i> Fernald	A	Abeja	Arizmendi y Ornelas (1991)	I-6540
<b>BROMELIACEAE</b>				
<i>Tillandsia capitata</i> Griseb.	E	Ave	Arizmendi y Ornelas (1991)	H-190
<i>Tillandsia cucaensis</i> Wittm.	E	Ave	Arizmendi y Ornelas (1991)	I-6420
<i>Tillandsia weberi</i> L. Hromadnik & P. Schneider	E	Ave	Arizmendi y Ornelas (1991)	I-6646
<b>CAPPARACEAE</b>				
<i>Crateva tapia</i> L.	A	Murciélago, mariposa nocturna	Bullock(1995); Parra-Tabla y Bullock (2002); Tschapka <i>et al.</i> (2008)	I-6428
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	A	Viento	Parra-Tabla y Bullock(2002)	I-6350
<i>Quadrella asperifolia</i> (C. Presl) Iltis & Cornejo	A	Mariposa nocturna,	Zapata y Arrollo(1978); Dafni <i>et al.</i> (1987)	R-27

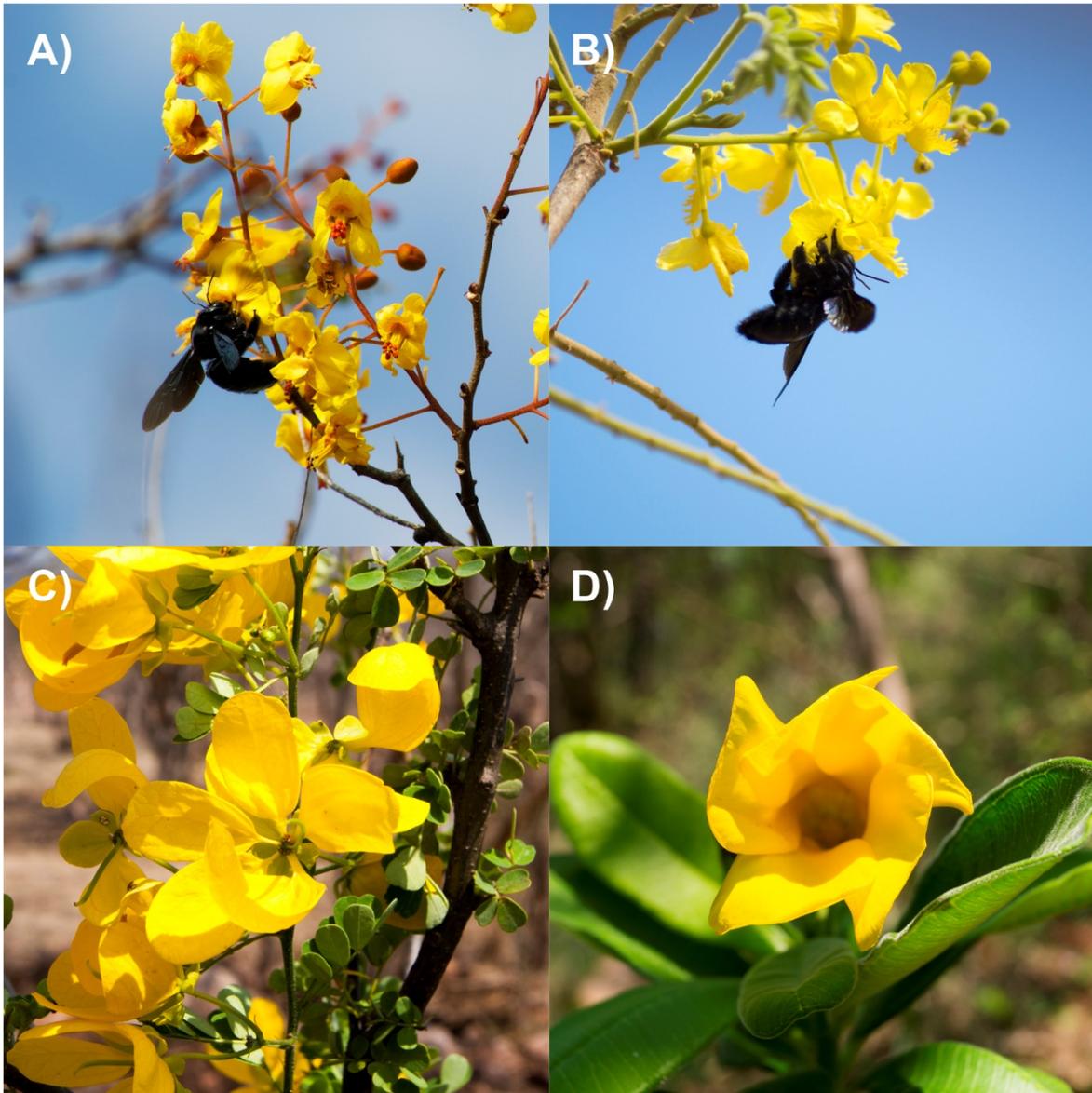
Especie	FC	Polinizador	Referencia	Colecta
		abeja		
<b>CARICACEAE</b>				
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	A	Mariposa nocturna	Parra-Tabla y Bullock (2002)	I-6419
<b>COMBRETACEAE</b>				
<i>Combretum farinosum</i> Kunth	T	Ave	Gryj <i>et al.</i> (1990)	I-6669
<b>CONVOLVULACEAE</b>				
<i>Ipomoea hederifolia</i> L.	T	Ave	Rosas-Guerrero (2011)	H-74
<i>Ipomoea nil</i> (L.) Roth	T	Escarabajo, abeja, mariposa nocturna	Rosas-Guerrero (2011)	H-99
<i>Ipomoea trifida</i> (Kunth) G. Don	T	Abeja, mariposa nocturna, mariposa diurna, escarabajo	Rosas-Guerrero (2011)	S-14
<i>Ipomoea triloba</i> L.	T	Abeja, mariposa diurna, mariposa nocturna	Rosas-Guerrero (2011)	H-164
<b>DIOSCOREACEAE</b>				
<i>Dioscorea</i> sp. 3	T	Viento	Li <i>et al.</i> (2014)	H-207
<b>EUPHORBIACEAE</b>				
<i>Cnidoscolus calyculatus</i> (Pax & K. Hoffm.) I.M. Johnst.	H	Mariposa nocturna	Haber y Frankie(1989)	I-6486
<i>Croton alamosanus</i> Rose	Ar	Viento	Bullock (1995)	I-6555
<i>Euphorbia</i> aff. <i>ophthalmica</i> Pers	H	Generalista	Ehrenfeld (1976)	H-61
<i>Euphorbia apatzingana</i> McVaugh	H	Generalista	Ehrenfeld (1976)	H-155
<i>Euphorbia linguiformis</i> McVaugh	H	Generalista	Ehrenfeld (1976)	C-292
<b>FABACEAE</b>				
<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli)	A	Mariposa	Haber y Frankie (1989)	I-6281

<b>Especie</b>	<b>FC</b>	<b>Polinizador</b>	<b>Referencia</b>	<b>Colecta</b>
Standl.		nocturna		
<i>Bauhinia divaricata</i> L.	A	Murciélago	Parra-Tabla y Bullock (2002)	S-16
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	A	Abeja	Endress(1994)	H-108
<i>Caesalpinia pulcherrima</i> (L.) Sw.	A	Mariposa diurna	Endress(1994)	I-6481
<i>Calliandra houstoniana</i> (Mill.)Standl.	A	Murciélago, mariposa nocturna	Macqueen y Hernández(1997); Sánchez y Medellín(2007)	R-35
<i>Erythrina oliviae</i> Krukoff	A	Ave	Toledo y Hernández (1979)	I-6427
<i>Piptadenia flava</i> (Spreng. ex DC.) Benth.	A	Abeja	Quiroz-García <i>et al.</i> (2001)	I-6392
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F. Macbr.	A	Abeja	Quiroz-García <i>et al.</i> (2001)	C-298
<i>Pithecellobium oblongum</i> Benth.	A	Mariposa nocturna	Haber y Frankie(1989)	I-6343
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M. Hern. subsp. <i>rosei</i> (Wiggins) H.M. Hern.	Ar	Mariposa nocturna	Hernández(1989)	R-33
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M. Hern. subsp. <i>formosa</i>	Ar	Mariposa nocturna	Hernández(1989)	I-6771
<b>KRAMERIACEAE</b>				
<i>Krameria secundiflora</i> DC.	H	Abeja	Simpson(1982)	C-273
<b>LAMIACEAE</b>				
<i>Vitex mollis</i> Kunth	A	Abeja	Arizmendi y Ornelas(1991)	I-6351
<b>MALVACEAE</b>				
<i>Ayenia purpusii</i> Brandegee	Ar	Mosca	Whitlock y Hale(2011)	H-65
<i>Bytneria aculeata</i> (Jacq.) Jacq.	T	Mosca	Whitlock y Hale(2011)	I-6593
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	A	Murciélago	Parra-Tabla y Bullock (2002); Arizmendi y Ornelas(1991)	I-6399
<i>Gossypium lobatum</i> Gentry	A	Ave	Parra-Tabla y Bullock (2002)	I-6400
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	A	Mosca	Westerkamp <i>et al.</i> (2006)	I-6487
<b>MARANTACEAE</b>				
<i>Goepertia</i>	H	Abeja	Kennedy(1978)	H-38

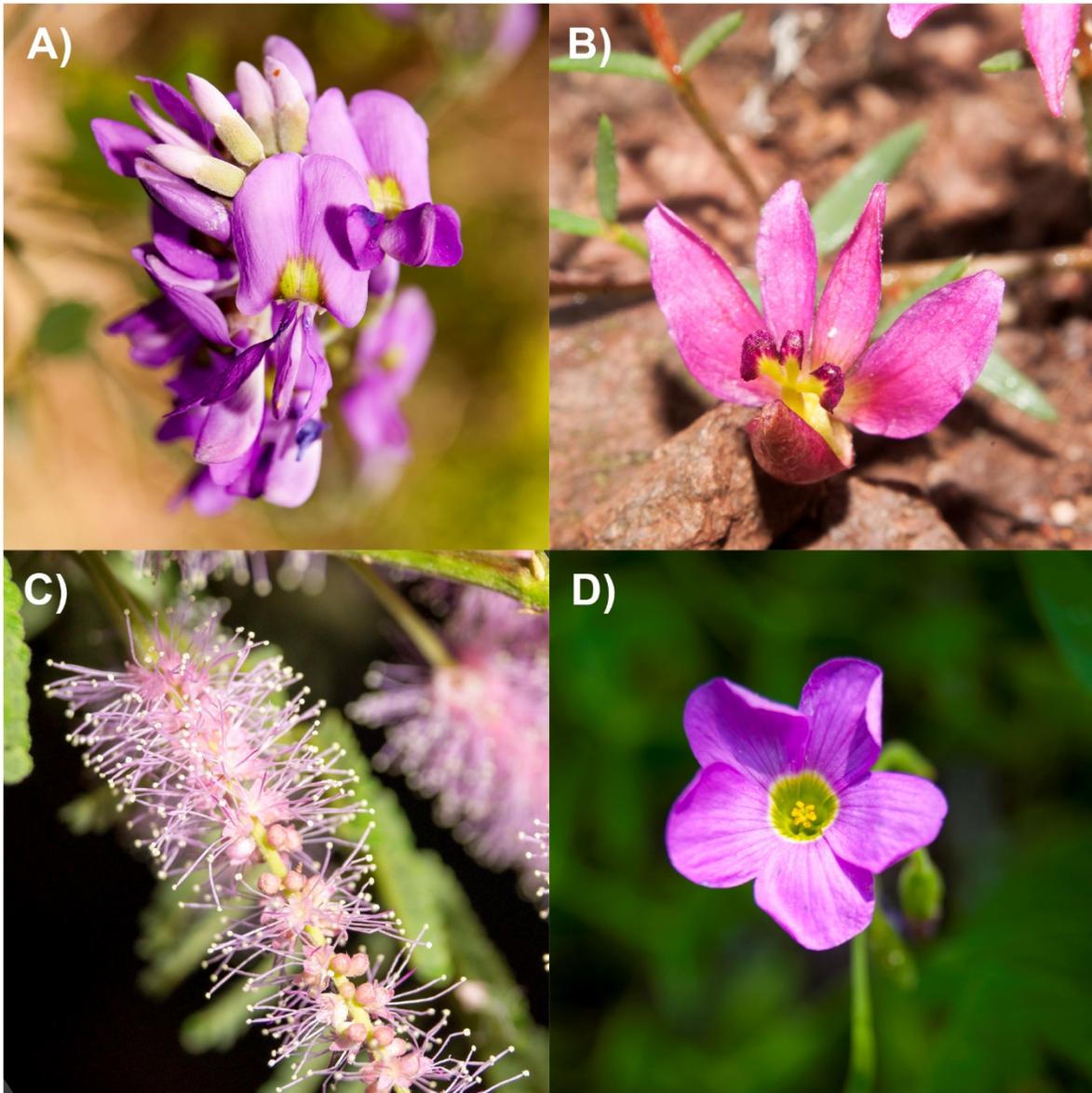
Especie	FC	Polinizador	Referencia	Colecta
<i>atropurpurea</i> (Matuda)Borchs. & S. Suárez				
<i>Maranta arundinacea</i> L.	H	Abeja	Kennedy (1978)	H-121
<b>MORACEAE</b>				
<i>Dorstenia drakena</i> L.	H	Mosca, viento	Berg (2001)	H-5
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	A	Generalista	Bawa <i>et al.</i> (1985)	S-44
<i>Ficus cotinifolia</i> Kunth	A	Avispa	Wiebes(1979)	H-228
<i>Ficus insipida</i> Willd.	A	Avispa	Wiebes(1979)	H-180
<i>Ficus petiolaris</i> Kunth	A	Avispa	Wiebes(1979)	I-6488
<i>Ficus pringlei</i> S. Watson	A	Avispa	Wiebes(1979)	I-6666
<b>NYCTAGINACEAE</b>				
<i>Guapira petenensis</i> (Lundell) Lundell	A	Viento	Bullock(1994)	H-204
<i>Mirabilis pringlei</i> Weath.	H	Mariposa nocturna	Grant(1983); Levin <i>et al.</i> (2001)	R-78
<i>Mirabilis urbani</i> Heimerl	H	Mariposa nocturna	Grant(1983); Levin <i>et al.</i> (2001)	H-14
<b>PASSIFLORACEAE</b>				
<i>Passiflora foetida</i> L. var. <i>gossypifolia</i> (Desv. ex Ham.) Mast.	T	Abeja	Endress (1994)	I-6391
<b>PIPPERACEAE</b>				
<i>Pepperomia schizandra</i> Trel.	H	Viento, mosca	Figueiredo y Sazima(2006)	H-193
<b>POLYGONACEAE</b>				
<i>Antigonon leptopus</i> Hook. & Arn.	T	Abeja	Raju <i>et al.</i> (2001)	H-131
<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau	A	Abeja	Madriz(1997)	I-6786
<b>RUBIACEAE</b>				
<i>Genipa americana</i> L.	A	Abeja	Bawa <i>et al.</i> (1985)	I-6437
<i>Randia thurberi</i> S. Watson	A	Mariposa nocturna	Zapata y Arrollo(1978)	I-6435

<b>Especie</b>	<b>FC</b>	<b>Polinizador</b>	<b>Referencia</b>	<b>Colecta</b>
<b>RUTACEAE</b>				
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	A	Viento	Bullock (1985)	I-6765
<b>SOLANACEAE</b>				
<i>Datura kymatocarpa</i> A.S. Barclay	H	Mariposa nocturna	Raguso <i>et al.</i> (2003)	I-6635
<i>Physalis</i> sp. 1	H	Abeja	Knapp(2010)	H-137
<i>Physalis</i> sp. 2	H	Abeja	Knapp(2010)	H-137a
<i>Physalis</i> sp. 3	H	Abeja	Knapp (2010)	H-173
<b>VERBENACEAE</b>				
<i>Lantana camara</i> L.	Ar	Mariposa diurna	Endress(1994)	H-72

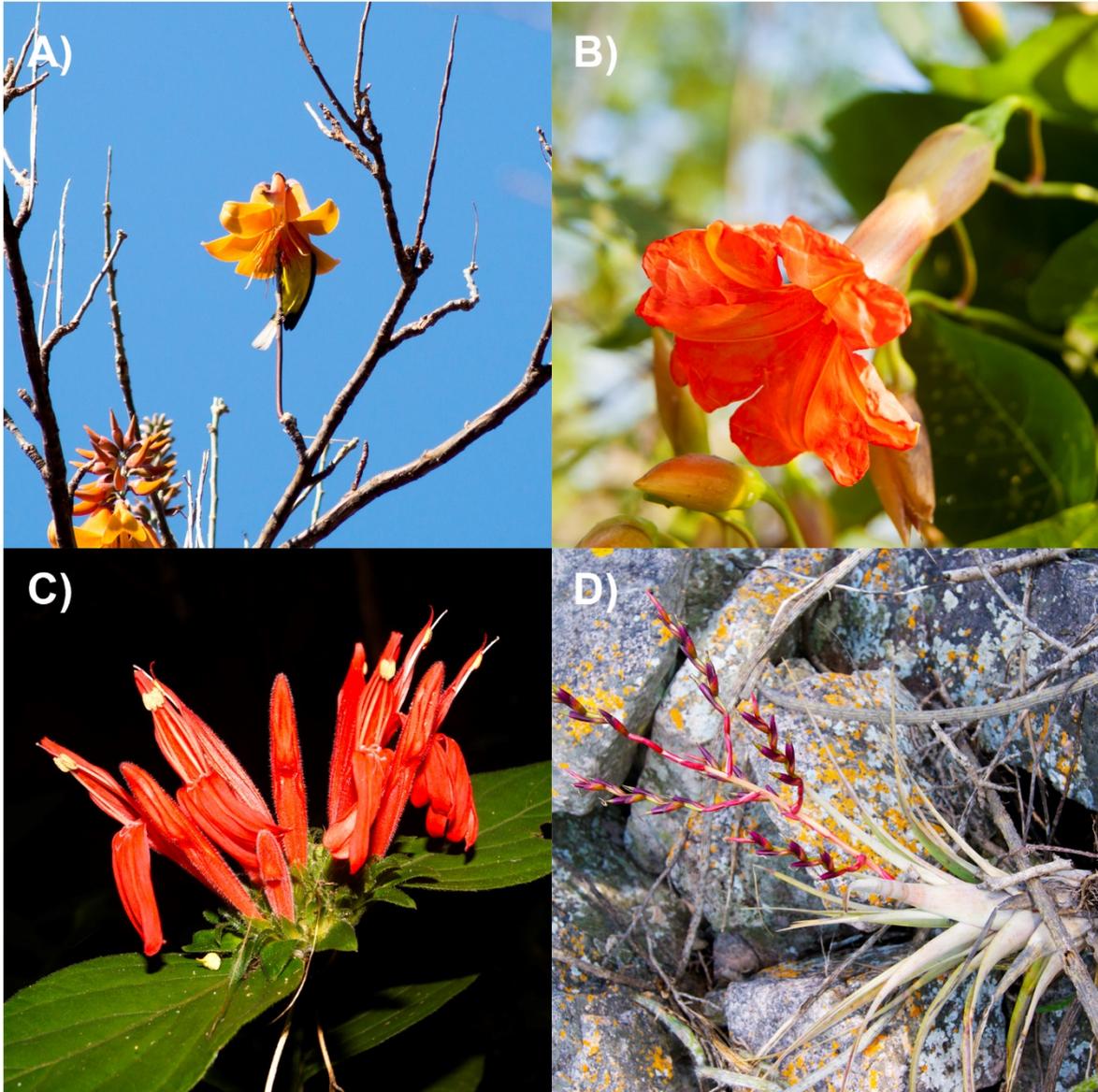
**Apéndice 4.** Ejemplos de flores de especies colectadas en el Ejido Llano Ojo de Agua para cada síndrome de polinización.



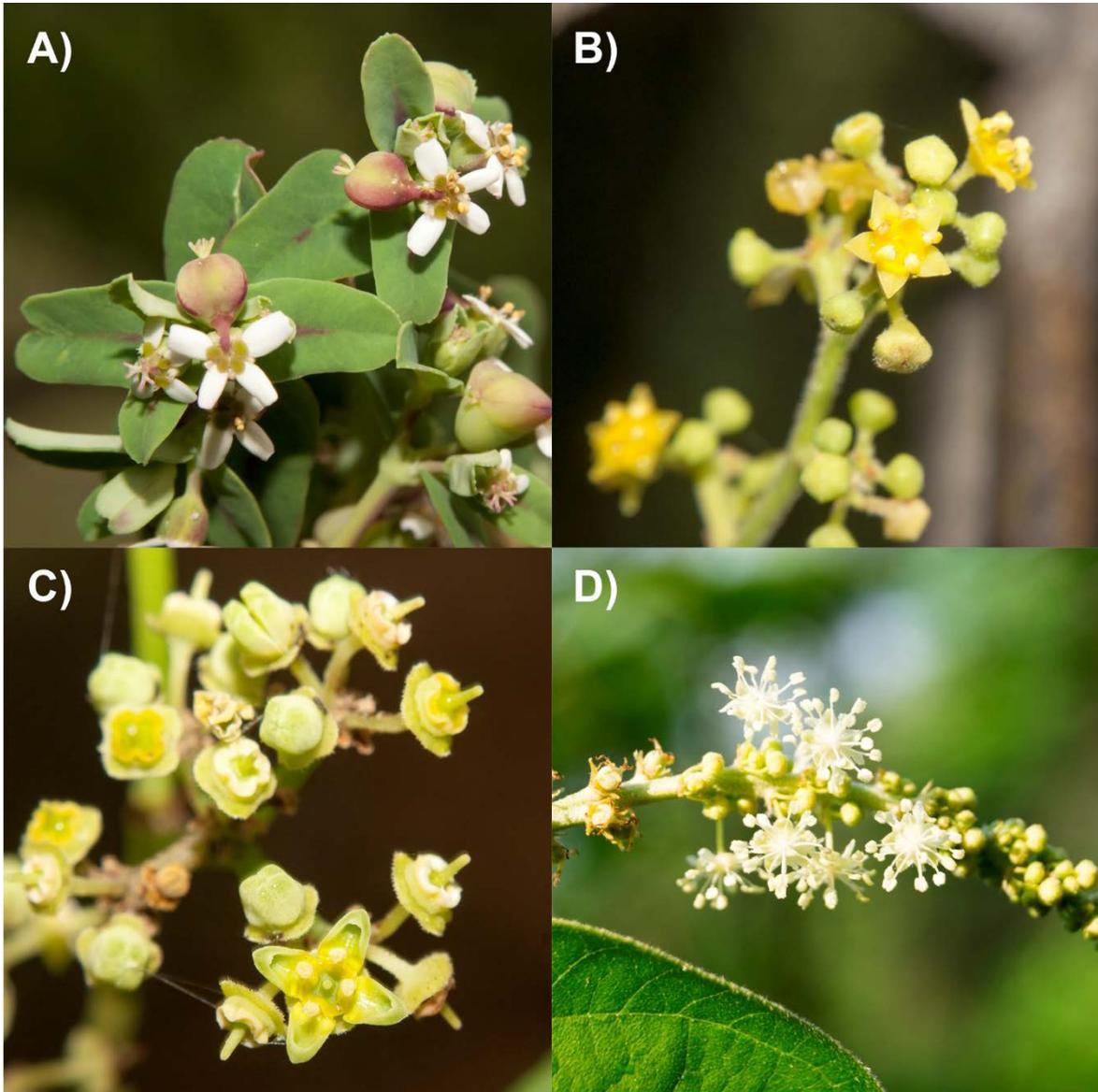
1. Flores con síndrome de polinización por abeja. A) y B) *Xylocopa* sp. polinizando a *Caesalpinia eriostachys* y *C. platyloba* (Fabaceae), respectivamente, C) *Senna wislizeni* (Fabaceae) y D) *Thevetia ovata* (Apocynaceae). Todas estas flores tienen en común que son de tamaño grande y de color amarillo, como se ve en las primeras dos imágenes se asume que todas son polinizadas por abejas grandes. Fotos: Karen Hernández.



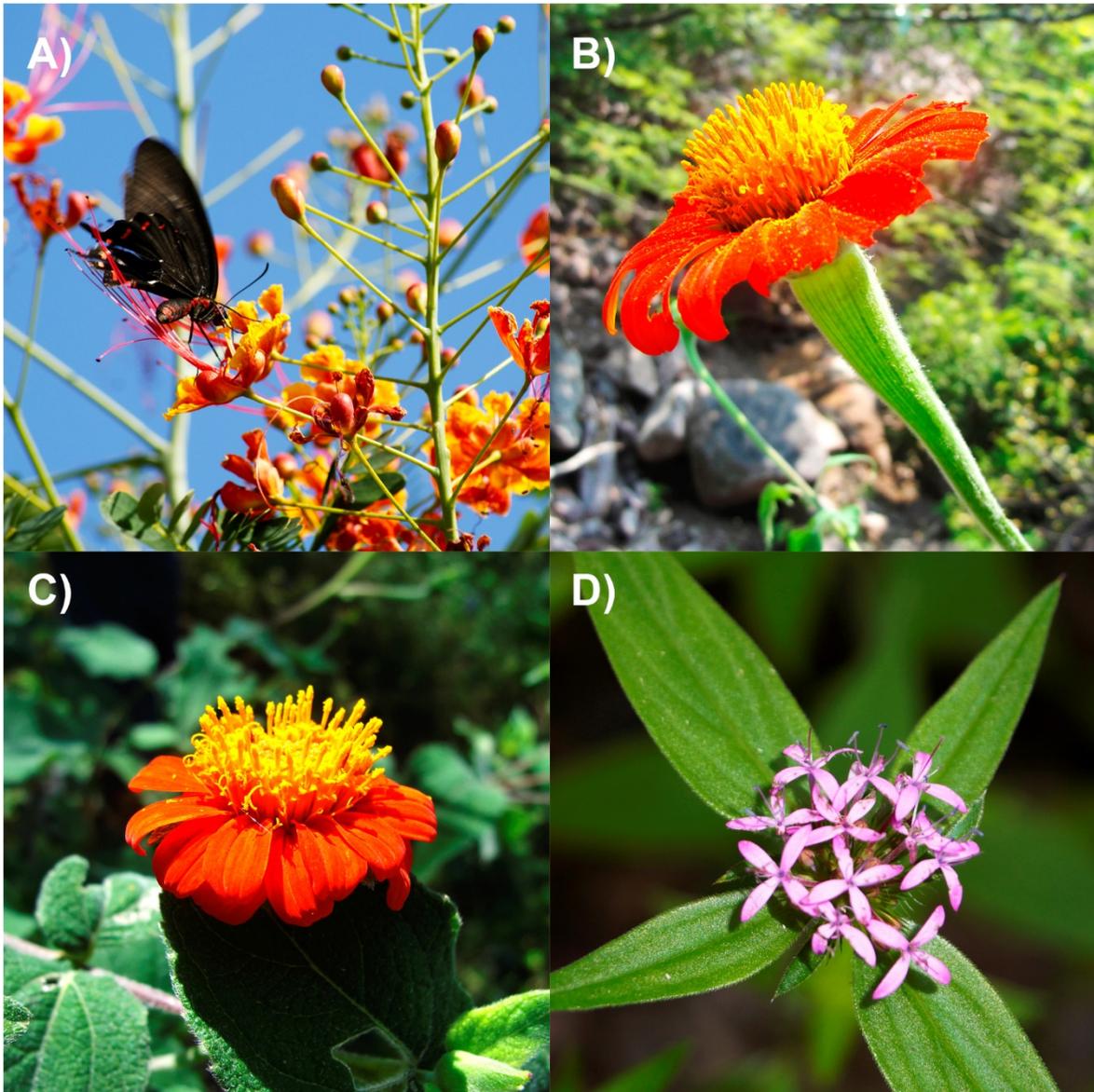
2. Flores con síndrome de polinización por abeja. A) *Lonchocarpus* sp. ined. (Fabaceae), B) *Krameria secundiflora* (Krameriaceae), C) *Mimosa* sp. (Fabaceae) y D) *Oxalis* aff. *galeotti* (Oxalidaceae). Esta figura muestra las diferentes formas de una sola gama de color que se pueden presentar para este síndrome. Fotos: Karen Hernández.



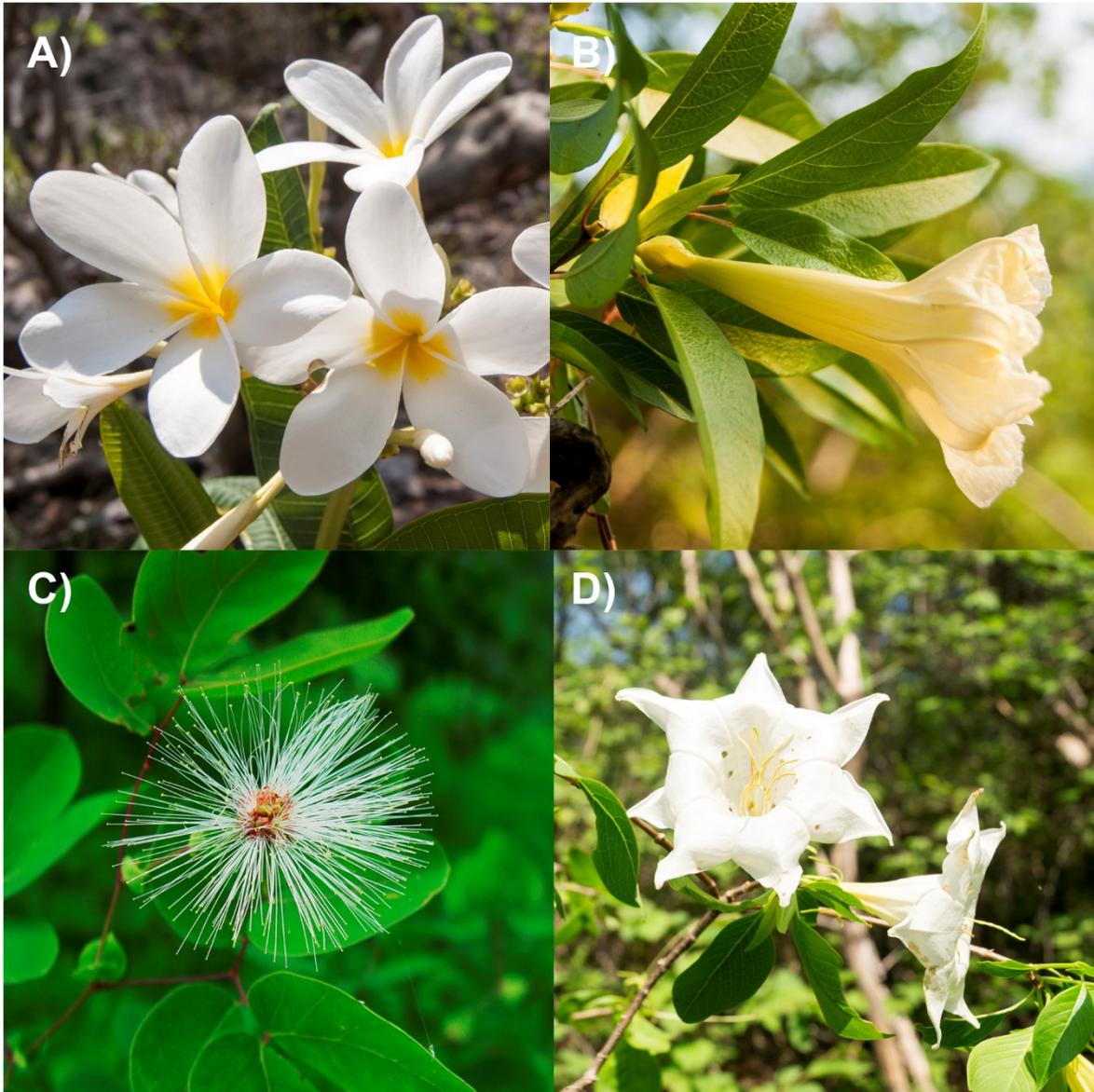
3. Flores con síndrome de polinización por ave. A) *Erythrina oliviae* (Fabaceae) siendo polinizada por *Passerina leclancherii* mientras se alimenta, B) *Operculina pteripes* (Convolvulaceae), C) *Justicia candicans* (Acanthaceae) y D) *Tillandsia cucaensis* (Bromeliaceae). Fotos: Karen Hernández.



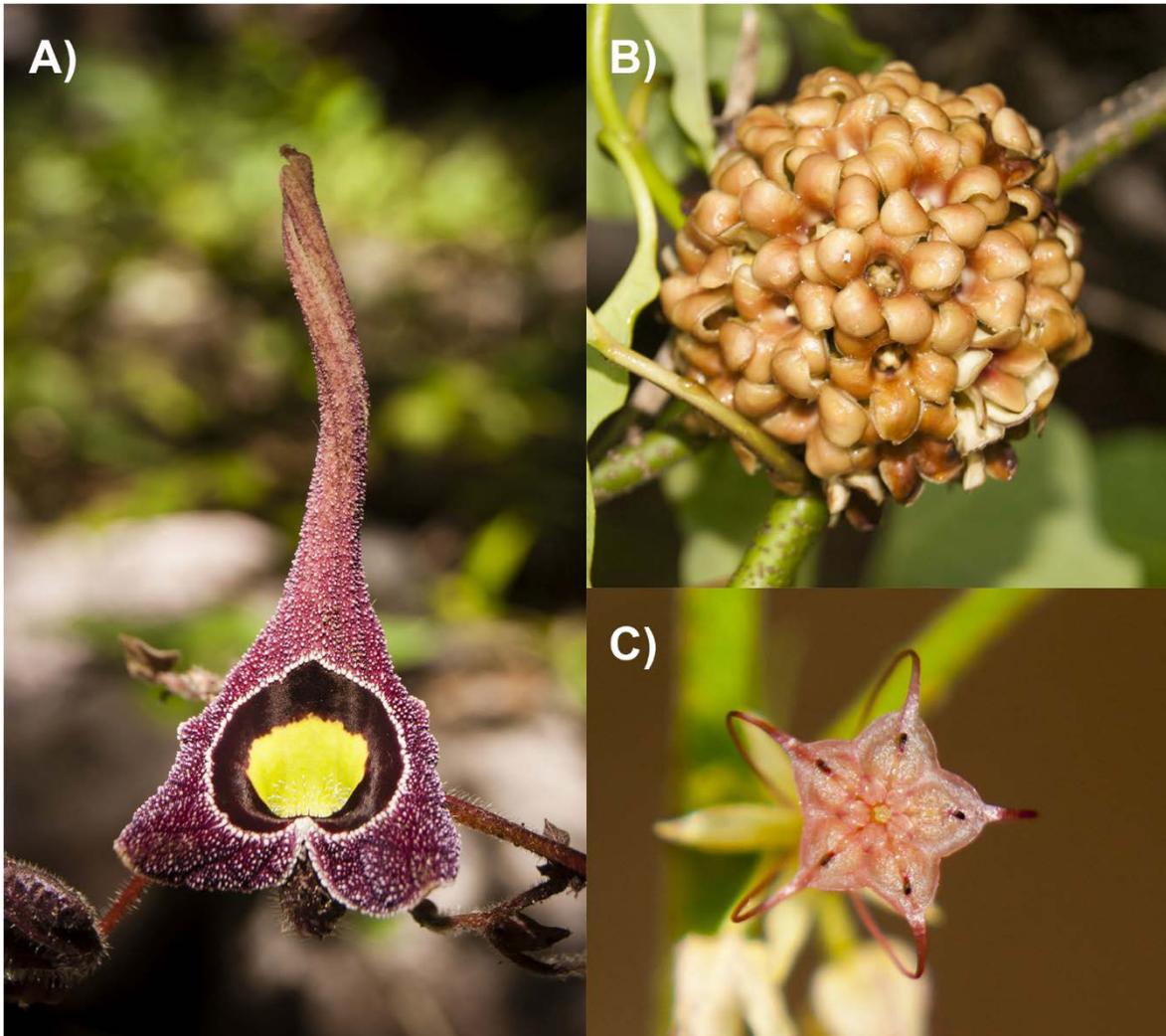
4. Especies con síndrome de polinización por insectos pequeños. A) *Euphorbia linguiformis* (Euphorbiaceae), B) *Ziziphus amole* (Rhamnaceae), C) *Cissus tiliacea* (Vitaceae) y D) *Croton flavescens* (Euphorbiaceae). Fotos: Karen Hernández.



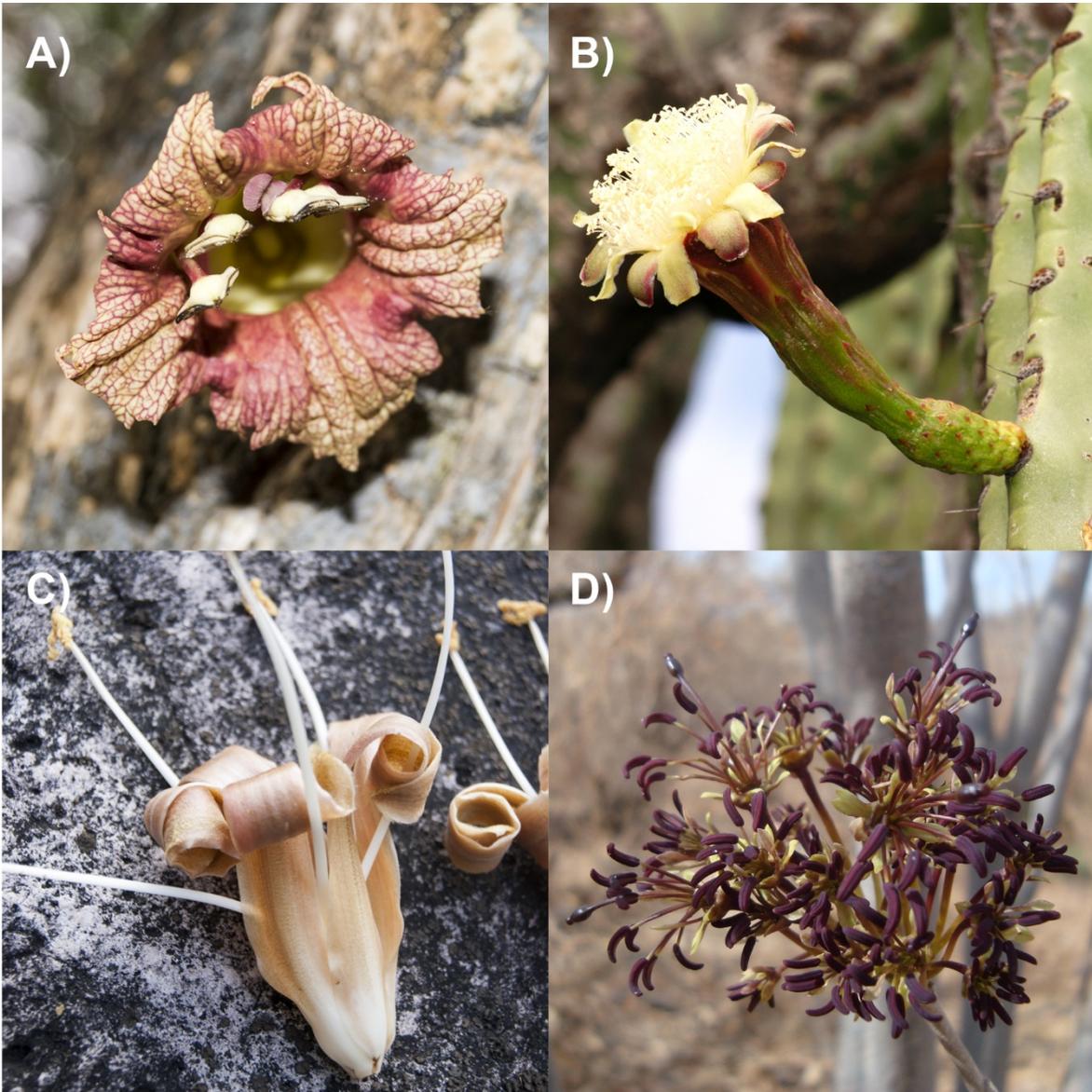
5. Flores con síndrome de polinización de mariposa diurna. A) *Caesalpinia pulcherrima* (Fabaceae) visitada por una mariposa, B) *Tithonia rotundifolia* (Asteraceae), C) *Lasianthaea crocea* (Asteraceae) y *Crusea hispida* (Rubiaceae). Fotos: Karen Hernández.



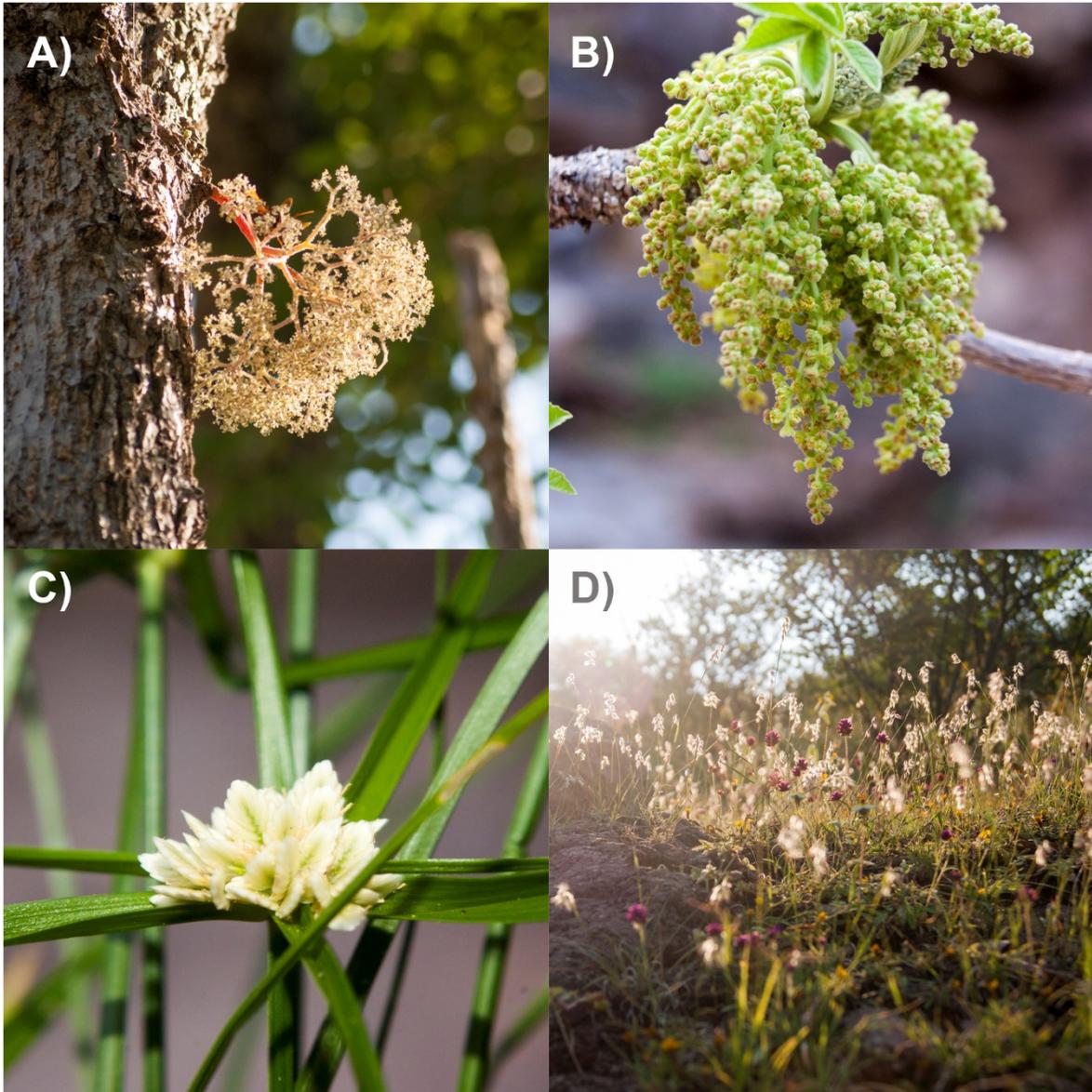
6. Ejemplos de especies polinizadas por mariposas nocturnas. A) *Plumeria rubra* (Apocynaceae); B) *Ipomoea robinsoni* (Convolvulaceae), flores abriendo al amanecer; C) *Lysiloma terginum* (Fabaceae), los estambres de esta flor permanecen erectos hasta el amanecer, después comienzan a doblarse; y D) *Hintonia latiflora* (Rubiaceae), produce un fuerte aroma agradable. Fotos A, B y D, Karen Hernández; C, Guillermo Ibarra.



7. Especies con síndrome de polinización por mosca. A) *Aristolochia foetida* (Aristolochiaceae), las especies de esta familia tienen un modo de polinización por engaño de moscas carroñeras; B) *Marsdenia zimapanica* (Apocynaceae); C) *Ayenia purpusii* (Malvaceae). Fotos: Karen Hernández.



8. Flores con síndrome de polinización por murciélago. A) *Crescentia alata* (Bignoniaceae), B) *Stenocereus quevedonis* (Cactaceae), C) *Ceiba aesculifolia* (Malvaceae), D) *Crataeva tapia* (Capparaceae). Fotos A-C, Karen Hernández; D, Guillermo Ibarra.



9. Plantas con síndrome de polinización por viento. A) *Urera caracasana* (Urticaceae), B) *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae), C) *Cyperus* sp. (Cyperaceae), D) Manchón de una especie de Poaceae en un sitio abierto. Fotos Karen Hernández.