

Ecología y evolución de las interacciones bióticas

Ek del Val
Karina Boege
(coordinadoras)



EDICIONES
CIENTÍFICAS
UNIVERSITARIAS

TEXTO CIENTÍFICO
UNIVERSITARIO

Primera edición, 2012

Val, Ek del, y Karina Boege (coords.)

Ecología y evolución de las interacciones bióticas / coord. de Ek del Val, Karina Boege.
—México : FCE, 2012

275 p. : ilus. ; 23 × 17 cm —(Colec. Ediciones Científicas Universitarias)

ISBN 978-607-16-1063-8

1. Bióticas, interacciones 2. Ecología 3. Evolución – factores I. Boege, Karina, coord. I.
Ser. II. t.

LC QH546.3

Dewey 574 22 VI25e

Distribución mundial

Diseño de portada: Laura Esponda Aguilar

D. R. © 2012, Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F.
Centro de Investigaciones en Ecosistemas

D. R. © 2012, Fondo de Cultura Económica
Carretera Picacho-Ajusco, 227; 14738 México, D. F.
Empresa certificada ISO 9001:2008

Comentarios: editorial@fondodeculturaeconomica.com
www.fondodeculturaeconomica.com
Tel. (55) 5227-4672; fax (55) 5227-4694

Se prohíbe la reproducción total o parcial de esta obra, sea cual
fuere el medio sin la anuencia por escrito del titular de los derechos.

ISBN 978-607-16-1063-8

Impreso en México • *Printed in Mexico*

ÍNDICE

<i>Introducción. ¿Por qué estudiar las interacciones bióticas?</i> , EK DEL VAL y KARINA BOEGE	11
I. <i>Competencia</i> , AURORA GAXIOLA y JUAN J. ARMESTO	15
Competencia; interacciones negativas	16
Modelo demográfico de Lotka-Volterra	19
Modelos mecanísticos asociados con la disponibilidad de dos recursos	23
Competencia en un contexto evolutivo	30
Epílogo con comentarios sobre interacciones positivas	33
Conclusiones	36
Referencias bibliográficas	37
II. <i>Herbivoría</i> , EK DEL VAL	43
Repercusiones de la herbivoría	45
¿Quién se come las plantas?	47
¿Cómo se comen las plantas?	51
¿Cómo se defienden las plantas?	57
Referencias bibliográficas	66
III. <i>Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales</i> , MAURICIO QUESADA, FERNANDO ROSAS, MARTHA LOPEZARAIZA MIKEL, RAMIRO AGUILAR, LORENA ASHWORTH, VÍCTOR ROSAS GUERRERO, GUMERSINDO SÁNCHEZ MONTOYA y SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ.	75
Introducción	75
Diversidad de sistemas de polinización	76
Redes de polinización	80

III. ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN BIOLÓGICA DE SISTEMAS DE POLINIZACIÓN DE PLANTAS TROPICALES*

MAURICIO QUESADA, FERNANDO ROSAS
MARTHA LOPEZARAIZA MIKEL
RAMIRO AGUILAR, LORENA ASHWORTH
VÍCTOR ROSAS GUERRERO
GUMERSINDO SÁNCHEZ MONTOYA**
SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ***

INTRODUCCIÓN

El mundo en el que vivimos depende en gran medida de las plantas con flor y de los productos que se derivan de ellas. Sería difícil imaginar un mundo sin maíz ni tortillas, sin trigo ni pan, sin cebada ni cerveza, sin algodón ni ropa de vestir, sin arroz, sin frijoles, sin verduras y sin tantos otros productos que han sido esenciales para la supervivencia del ser humano. Ninguno de estos alimentos o productos existiría si no fuera por las plantas con flor. Hace 120 millones de años la Tierra era muy diferente a la de hoy, y una diferencia sustancial es que entonces no existían las plantas con flor. Las primeras plantas con flor surgieron en la Tierra en el Cretácico temprano. Desde entonces las angiospermas han dominado todos los hábitats terrestres del planeta. Actualmente se sabe que las angiospermas tienen su origen en el trópico y que

* Este trabajo se realizó con la ayuda del Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN II #021, que es financiado por la US National Science Foundation (Grant GEO-0452325), de los financiamientos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (Conacyt U50863Q, 2009-C01-131008, 2010-155016; SEMARNAT-Conacyt 2002-C01-0597 y 2002-C01-0544, además de estancias sabáticas de Conacyt a M. Quesada), y de la DGPA-UNAM (financiamientos IN304308 e IN201011). Agradecemos también el apoyo logístico de Heberto Ferreira y Alberto Valencia.

** Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

*** Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A. C.

eran polinizadas por animales. Esta relación evolutiva entre las plantas y sus polinizadores se ha mantenido desde entonces y ha sido uno de los motores de selección en la diversidad de las angiospermas. El objetivo principal de este capítulo consiste en ilustrar el estado de conocimiento actual sobre la diversidad de plantas con flores en las regiones tropicales y su relación con los polinizadores, con énfasis en la importancia de su conservación.

Las angiospermas son el grupo más diverso de plantas, con más de 260 000 especies que se agrupan en 415 familias, que se clasifican en angiospermas basales (Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales, Chloranthales), magnólidas (Canellales, Piperales, Laurales, Magnoliales), eudicotiledóneas y monocotiledóneas. El grupo de las monocotiledóneas incluye orquídeas, lirios, yucas, palmas, pastos, caña de azúcar y diversos granos (maíz, trigo, etc.). Entre las eudicotiledóneas tenemos rosas, chiles, encinos, chícharos, cacao, etc. Las floras más diversas del mundo ocurren en las regiones tropicales; por ejemplo, únicamente en el neotrópico hay más de 300 familias ($\approx 78\%$ del total), 5 000 géneros y más de 80 000 especies ($\approx 32\%$ del total). Dos rasgos importantes caracterizan la evolución de las angiospermas: una extraordinaria diversidad de formas de órganos reproductivos (flores) sin equivalente en cualquier otro grupo de organismos, así como una sorprendente variedad de sistemas reproductivos y de polinización que se expresan sin igual en los trópicos (Bawa, 1990).

DIVERSIDAD DE SISTEMAS DE POLINIZACIÓN

Una explicación de la evolución de la extraordinaria diversidad de plantas con flores tiene que ver con la relación entre los polinizadores y el éxito reproductivo de las angiospermas. Debido a su hábito sésil las plantas requieren de vectores bióticos o abióticos para la dispersión de polen. La mayor parte de las especies de plantas tropicales son polinizadas por animales y tienen sistemas de autoincompatibilidad que evitan la fecundación de los óvulos con polen propio (Bullock, 1985; Bawa 1990; Machado *et al.*, 2006). Por lo tanto, las plantas con flores de los ecosistemas tropicales tienen una fuerte dependencia de animales para mover su polen hacia plantas compatibles y receptivas de la misma especie y lograr la reproducción sexual. El mantenimiento de esta interacción en el largo plazo hace posible que tanto en plantas como en polinizadores evolucionen

características (en ocasiones muy elaboradas) relacionadas con la polinización. En general, la evolución de la compleja y diversificada morfología floral, color, aroma, tamaño, tipo y cantidad de recompensas, es en gran medida resultado de la selección ejercida por el tipo de vector empleado para la dispersión de polen entre plantas. En contraparte, la diversificación de distintos grupos de animales como abejas, mariposas, palomillas, moscas, avispas, colibríes, murciélagos y otros está estrechamente vinculada con la evolución de las plantas con flores. No es raro entonces que algunas escenas de la interacción entre las plantas con flores y sus polinizadores sean utilizadas para ilustrar libros de texto que abordan el tema de la evolución de la diversidad biológica y la coevolución.

El grado de especialización de los sistemas de polinización se ha estudiado y discutido con base en dos puntos de vista contrastantes (Waser *et al.*, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004). El primer enfoque plantea que cada especie de planta es visitada y polinizada por un grupo particular y específico de polinizadores, lo cual supone que los sistemas de polinización son altamente especializados. De acuerdo con el principio del polinizador más efectivo, una planta debería mostrar especialización por el polinizador más abundante y eficiente siempre que su disponibilidad sea predecible (Stebbins, 1970). Un punto de vista contrario considera que los sistemas de polinización son por naturaleza generalizados debido a que las especies de plantas pueden ser polinizadas por diversos grupos de polinizadores taxonómicamente diferentes. Desde este enfoque se asume que la generalización se favorece cuando la disponibilidad de los polinizadores efectivos es impredecible durante el periodo reproductivo de las plantas (Waser *et al.*, 1996). La idea de que la convergencia en el conjunto de las características florales de muchas angiospermas refleja adaptaciones a grupos específicos de polinizadores constituye la principal evidencia de que la mayoría de las especies de plantas son polinizadas por algún tipo particular de polinizador (Fenster *et al.*, 2004). Sin embargo, es casi igual de evidente que las plantas pueden ser polinizadas por diferentes tipos de polinizadores (Waser *et al.*, 1996). Los datos que apoyan ambos puntos de vista indican que esta aparente dicotomía entre especialización y generalización es una simplificación de lo que en realidad puede ser una distribución continua, que incluye plantas que son polinizadas por pocos o un solo tipo de polinizador hasta plantas que son polinizadas efectivamente por diversos tipos de polinizadores (Johnson y Steiner, 2000).

Las revisiones de estudios sobre el grado de especialización de los sistemas de polinización muestran que la mediana del número de polinizadores por especie difiere entre familias. Por ejemplo, plantas de las familias Asteraceae y Ranunculaceae pueden tener entre 25 y 10 polinizadores por especie, respectivamente, y pueden considerarse entre las plantas más generalistas (Proctor *et al.*, 1996). Otras familias, como Polemoniaceae y Asclepiadaceae, pueden tener cuatro y tres polinizadores diferentes por especie respectivamente, mientras que Orchidaceae es la familia con el mayor grado de especialización (Proctor *et al.*, 1996; Roubik y Hanson, 2004; Roubik *et al.*, 2005). Sin embargo, no es claro si dichas tendencias se deben a restricciones filogenéticas en las estructuras florales o son producto de la adaptación local a los diferentes tipos de hábitats o regiones geográficas donde las familias ocurren. A pesar de las discrepancias, es claro que muchos de los sistemas de polinización más diversos y elaborados que involucran murciélagos, esfíngidos, escarabajos crepusculares, avispa agaónidas y abejas euglosinas ocurren en los bosques tropicales. Las orquídeas, con más de 20 000 especies, son un sorprendente ejemplo de evolución de complejidad y diversidad floral relacionada con sistemas de polinización especializados (Roubik y Hanson, 2004).

Combinaciones particulares de caracteres florales, como el largo y el color de la corola, asociados con polinizadores específicos, se han utilizado tradicionalmente como ejemplos de adaptaciones (Endress, 1994; Fenster *et al.*, 2004). Uno de los conceptos más influyentes en el estudio de dichas adaptaciones es el de síndromes de polinización, que establece que las combinaciones específicas de rasgos florales están asociadas con grupos específicos de polinizadores (Faegri y Van der Pijil, 1966). Debido a que este planteamiento supone de manera implícita que los rasgos florales son invariablemente producto de la selección impuesta por los polinizadores, es conveniente señalar algunas limitaciones. Lo primero es que existe poca evidencia que muestre que combinaciones particulares de rasgos florales son resultado de la selección impuesta por un tipo particular de polinizador en el tiempo evolutivo (Marten-Rodríguez *et al.*, 2009, 2010; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011). La idea de síndrome de polinización también se ha criticado debido a que las flores pueden atraer una mayor diversidad de polinizadores que lo predicho por los síndromes de polinización. Por lo tanto, no se espera que la evolución de los rasgos florales esté vinculada directamente con la selección de un solo polinizador (Oller-

ton *et al.*, 2009). A pesar de esta limitante, el concepto de síndromes de polinización ha originado estudios y discusiones enfocados a entender los mecanismos evolutivos relacionados con la exuberante diversificación de los atributos florales. Una idea desarrollada a partir del concepto de síndrome de polinización establece que los polinizadores pueden ser agrupados en grupos funcionales de comportamiento semejante que ejercen presiones selectivas similares en las flores que visitan (Fenster *et al.*, 2004). Por ejemplo, las flores polinizadas por mariposas de lengua larga podrían ser seleccionadas para desarrollar corolas tubulares, estrechas y largas. El estudio del grado de superposición de las presiones selectivas que ejercen los grupos funcionales de polinizadores en las flores que visitan puede ayudar a explicar la evolución de los diseños florales complejos, así como los diversos tipos de recompensas producidas. Algunas combinaciones de rasgos florales como esencias, colores y atributos morfológicos que restringen el acceso a las recompensas florales pueden ser rasgos seleccionados por tipos particulares de polinizadores. Un ejemplo de ello son las abejas de las familias Anthophoridae y Melitidae, que colectan aceites y que polinizan cientos de especies de plantas tropicales. Otro caso particular son las abejas euglosinas macho, que colectan fragancias producidas por las flores que polinizan y que utilizan para atraer abejas hembra y aparearse con ellas. Otro sistema muy interesante es el de las especies de árboles del género *Ficus* (más de 900 especies), distribuidos en su mayoría en bosques tropicales y que son polinizados específicamente por avispas que se desarrollan dentro de los frutos a partir de las semillas inmaduras (Roubik *et al.*, 2005). Estos sistemas de polinización representan escenarios de selección natural particularmente interesantes, debido a que la reproducción de ambas partes depende de la estrecha interacción entre pares de especies particulares de plantas y polinizadores.

La diversidad de sistemas de polinización y de síndromes de polinización en los trópicos es muy amplia, y con la finalidad única de ilustrar esta compleja variedad mencionaremos los diferentes síndromes de polinización entre la gran diversidad de plantas tropicales (Proctor *et al.*, 1996; Roubik *et al.*, 2005). Las especies de angiospermas en los trópicos son polinizadas por escarabajos (cantarofilia); mariposas diurnas (psicofilia) y palomillas o esfíngidos nocturnos o crepusculares (falenofilia); abejas (melitofilia), que son el grupo más importante de polinizadores en el planeta; avispas, entre las que sobresa-

len los agaónidos, que se desarrollan en síconos específicos de *Ficus*; moscas (miofilia y sapromiofilia); aves (ornitofilia), donde los colibríes son exclusivos de los neotrópicos; murciélagos (quiropterofilia), característicos de bosques tropicales; diversos mamíferos no voladores, incluyendo marsupiales; por viento, sobre todo en bosques tropicales secos o estacionales (anemofilia), y por agua (hidrofilia), particularmente en plantas acuáticas de la familia Alismatidae (Proctor *et al.*, 1996; Roubik *et al.*, 2005).

REDESDE POLINIZACIÓN

Recientemente se han propuesto nuevas metodologías para estudiar las relaciones entre plantas y polinizadores a la escala de comunidad por medio de redes complejas. En las redes cada especie está representada por un nodo, y las interacciones entre estos nodos (plantas y polinizadores o visitantes florales) por enlaces. El uso de redes contribuye al análisis del nivel de especialización de los sistemas de polinización desde otra perspectiva. Se han mostrado patrones de especialización emergentes a partir del estudio de las interacciones a esta escala, consistentes entre distintas comunidades donde, por ejemplo, la mayoría de las especies establecen pocos enlaces y unas cuantas establecen un gran número de enlaces. Además, las interacciones tienden a ser asimétricas, de forma que especialistas interactúan con generalistas, en contraste con la visión tradicional de especialización recíproca.

La polinización y la dispersión de semillas fueron los primeros mutualismos estudiados bajo el enfoque de redes, primero en analogía con redes tróficas (Jordano, 1987; Memmott, 1999; Dicks *et al.*, 2002; Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002), y posteriormente como redes complejas, que se apoyan en análisis derivados de la teoría de redes (p. ej. Jordano *et al.*, 2003, 2006; Olesen *et al.*, 2006). Jordano (1987) fue el primero en utilizar el enfoque de redes tróficas para el estudio de interacciones planta-polinizador, basado en estudios concentrados en una familia o género de plantas o polinizadores y el ensamble de especies con que éstos interactúan (frente a ensamblajes completos de plantas y polinizadores de una comunidad). Uno de los aspectos más evidentes y estudiados en las redes es la amplitud de nicho o grado de generalización de las especies involucradas. De hecho, el comienzo

CUADRO III.1. *Patrones de redes de polinización*

- Asimetría de dependencias:* en redes cuantitativas se ha encontrado que existe asimetría en la fuerza (frecuencia) de la interacción o dependencia entre pares de especies (Bascompte *et al.*, 2006); es decir, si una planta depende fuertemente de un polinizador, el polinizador tiene una baja dependencia en esa especie de planta y viceversa. La distribución de dependencias en las redes de polinización es sesgada a la derecha; es decir, la mayoría de los enlaces son débiles (de baja frecuencia) y unos cuantos son muy comunes (Bascompte *et al.*, 2006).
- Asimetría de grado:* las especies especialistas tienden a interactuar con las generalistas; es decir, no hay reciprocidad en la especialización (Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004).
- Asimetría de red:* es la desviación de la razón 1:1 del número de especies de plantas con respecto al número de especies de polinizadores. En promedio, en redes de polinización hay 3.6 veces más especies de animales que de plantas (Blüthgen *et al.*, 2007).
- Conectividad:* es la proporción de interacciones que ocurren, del total de combinaciones posibles entre pares de especies. Las redes de polinización presentan baja conectividad (Jordano, 1987).
- Distribución de grado:* es la distribución de frecuencias del número de enlaces que presentan las especies de la comunidad. Las redes de polinización son heterogéneas en el grado de generalización de las especies: la mayoría de las especies muestran pocos enlaces, y unas cuantas muestran un gran número de enlaces; es decir, hay pocas especies extremadamente generalistas (Jordano *et al.*, 2003), lo que hace que la distribución de la frecuencia del número de interacciones por especie presente un sesgo a la derecha y en la mayoría de los casos se ajusten a una distribución de ley potencial truncada.
- Estructura anidada o encajada:* las interacciones ocurren de forma anidada con respecto a la generalización de especies (Bascompte *et al.*, 2003); es decir, una planta especialista interactúa con un subgrupo de los polinizadores de una planta generalista. Esta otra planta a su vez interactúa con un subgrupo de los polinizadores de otra planta aún más generalista, y este patrón se repite para todas las plantas y de forma equivalente para los polinizadores. Esta estructura implica que hay un grupo de especies altamente conectadas entre sí (las de mayor generalización) y una asimetría de grado de generalización entre pares de especies conectadas.
- Grado:* número de enlaces que presenta una especie; refleja su nivel de generalización.
- Modularidad:* los módulos son subgrupos de especies de una red, débilmente conectados entre ellos pero altamente conectados dentro de cada subgrupo. Las redes de polinización también tienden a estar organizadas en compartimientos o módulos (Olesen *et al.*, 2007).
-

del estudio de redes de polinización va de la mano con el desarrollo del debate de especialización y generalización de sistemas de polinización y la falta, entonces, de un mayor conocimiento sobre el nivel de generalización de las comunidades de plantas y polinizadores. Waser y colaboradores (1996) han analizado la evidencia de la especificidad de sistemas de polinización y han llegado a la conclusión de que lo común es que una especie de planta sea visitada por varias especies de polinizadores, y a su vez los polinizadores visiten varias especies de plantas; además coinciden con otros trabajos en señalar la necesidad de hacer estudios a escala de comunidad que describan ensamblajes completos de plantas y polinizadores. Este planteamiento contrasta con los sistemas de polinización especialistas, pero existe un debate en la bibliografía aún no resuelto. Memmott (1999) propuso la construcción de redes cuantitativas, que ponderan las interacciones entre pares de especies de acuerdo con su frecuencia en la comunidad (frente a redes binarias o cualitativas que muestran la presencia/ausencia de interacciones); como herramienta para el estudio de interacciones planta-polinizador sugirió un protocolo de muestreo y destacó su potencial para estudios de ecología. En 2002 se incrementaron considerablemente las publicaciones de estudios en esta nueva disciplina (Dicks *et al.*, 2002; Olesen *et al.*, 2002; Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002; Vázquez y Simberloff, 2002), y a partir de entonces la bibliografía de redes mutualistas ha ido en aumento (Ings *et al.*, 2009). La recopilación y la construcción de matrices de interacciones planta-polinizador de distintos sistemas y zonas geográficas, su análisis y su contraste con modelos nulos ha generado grandes avances en el conocimiento de la estructura de redes mutualistas (cuadro III.1, Bascompte y Jordano, 2007; Vázquez *et al.*, 2009a). Sin embargo, dada la intensa labor de generarlas, las redes cuantitativas son aún poco representativas de la diversidad de hábitats y regiones geográficas del mundo, y son pocas las disponibles para estudios de análisis de patrones de redes.

PATRONES LATITUDINALES DE ESPECIALIZACIÓN
DE SISTEMAS DE POLINIZACIÓN

Johnson y Steiner (2000) notan la falta de conocimiento sobre los patrones biogeográficos de especialización en plantas y el hecho de que en los trópicos existe amplia evidencia de especialización de sistemas de polinización. Con la recopilación de bases de datos de interacciones bióticas de distintas partes del mundo, uno de los primeros aspectos en ser abordado fue el análisis de las tendencias latitudinales en la especialización de los sistemas de polinización. En estudios independientes, Olesen y Jordano (2002) y Ollerton y Cranmer (2002) llegan a conclusiones contrarias. Los primeros encontraron que la conectividad (una medida de generalización de redes que es la proporción de interacciones que ocurren del total de combinaciones posibles entre pares de especies) incrementa con la latitud, por lo tanto es menor en las regiones tropicales que en otras latitudes. Esto sugiere mayor especificidad de los sistemas de polinización en los trópicos. En congruencia con este resultado, también encontraron que la especialización de plantas (pero no de animales) es mayor hacia el ecuador. De forma similar, Ollerton y Cranmer (2002) analizaron la especialización de plantas (el número de visitantes florales por especie de planta) y, a diferencia de Olesen y Jordano (2002), no encontraron un patrón latitudinal en la especialización de las plantas. Ollerton y colaboradores (2006) atribuyen esta diferencia a que los primeros autores, a pesar de corregir por la riqueza de especies (que está correlacionada negativamente con la conectividad) no tomaron en cuenta el esfuerzo de colecta (que era menor en los estudios de los trópicos), que sí se consideró en el análisis de Ollerton y Cranmer (2002). Adicionalmente, Ollerton y Cranmer (2002) abordaron la misma pregunta con un análisis de la especialización de especies de la subfamilia *Asclepiadoideae*, familia *Apocynaceae*, y tampoco encontraron evidencia de mayor especialización en los trópicos. Los autores comentan que las comunidades tropicales contienen los mejores ejemplos de coevolución entre plantas y polinizadores, y que en términos absolutos contienen un mayor número de plantas con sistemas de polinización especializados. Sin embargo, debido a que tienen una mucha mayor riqueza de especies que las zonas templadas, es posible que no tengan proporcionalmente más sistemas

de polinización especializados que comunidades de regiones templadas. De forma similar, Armbruster (2006) predice que con investigación extensiva se encontrará que los extremos de especialización son raros en todo el mundo y que existe mayor especialización en menores latitudes, pero que esta tendencia latitudinal se refleja en la varianza y no en la media. Esta predicción se basa en observaciones de campo que incluyen datos de cerca de 3 000 especies de varios géneros y cinco familias.

REDES DE POLINIZACIÓN EN LOS TRÓPICOS

Curiosamente, la representación de estudios tropicales en los trabajos de Olesen y Jordano (2002) y Ollerton y Cranmer (2002) es muy baja, del 14% y del 17% respectivamente. De hecho, en general las redes de polinización en los estudios de propiedades de redes en ecosistemas tropicales están pobremente representadas. Se han descrito pocos ensambles de comunidades de plantas y polinizadores en los trópicos con la resolución taxonómica necesaria para ser incluidos en estos estudios, y los que hay involucran sólo unos cuantos tipos de vegetación (cuadro III.1). Los patrones de redes descritos se han basado en el análisis de un grupo de entre 18 y 51 redes. Los análisis de redes binarias han utilizado únicamente entre cuatro y siete estudios de los trópicos, que representan del 10% al 17% de las redes analizadas. En el análisis de redes cuantitativas las redes tropicales están representadas por un solo estudio (véase Vázquez, 2005; Blüthgen *et al.*, 2007) de una red pequeña proveniente de una de las islas Mauricio (Olesen *et al.*, 2002) o no están representadas en absoluto (véase Bascompte *et al.*, 2006). En el pequeño número de redes tropicales utilizadas las islas están sobrerrepresentadas (seis de 11 estudios con información) y hay estudios con baja resolución taxonómica o un limitado número de plantas estudiadas (cuadro III.2). Considerando la extensión de tierra ocupada por los trópicos, y el hecho de que ahí se encuentran los ecosistemas más productivos y ricos en especies, se puede tener una idea del sesgo del conocimiento de patrones y procesos en redes tropicales e incluso de redes de polinización. Ings y colaboradores (2009) sugieren considerar con cautela los patrones generales de la estructura y la dinámica de redes ecológicas, ya que mucho del trabajo teórico y empírico de las propiedades de redes descansa

Cuadro III.2. *Redes de polinización tropicales utilizadas en estudios de redes**

<i>Referencia</i>	<i>Localidad</i>	<i>Tipo de vegetación</i>	<i>Núm. de especies (A/P)**</i>	<i>Notas</i>
Percival, 1974	Punta Morant, Jamaica	Matorral costero	97 (36/61)	Isla
Ramírez, 1989	Parque Nacional Canaima, Venezuela	Arbustal de tierras altas tropicales	93 (46/47)	
Ramírez y Brito, 1992	Cerca de Calabozo, Venezuela	Palmar inundado	86 (53/33)	
McMullen, 1993	Registros de las islas Galápagos y datos de la isla Pinta, Ecuador	Vegetación de las islas	32 (22/10)	Isla, compilación de registros
Momose <i>et al.</i> , 1998	Parque Nacional Lambir Hills, Malasia	Bosque tropical lluvioso	¿? (¿?/270)	Baja resolución taxonómica de polinizadores: mayoría de abejas identificadas a género; otros grupos a familia u orden. Únicamente utilizado por Ollerton y Cranmer (2002)
Olesen <i>et al.</i> , 2002	Île aux Aigrettes, en Mauricio	Vegetación de la isla, incluyendo bosque costero	27 (13/14)	Isla
Kanstrup y Olesen, 2000	Bilsa, Ecuador	Bosque tropical lluvioso	56 (47/9)	Estudio limitado a epífitas y trepadoras, únicamente utilizado en Ollerton y Cranmer (2002)
Ingversen, 2006	Dominica	Bosque de tierras bajas	70 (41/29)	Isla

Cuadro III.2. *Redes de polinización tropicales utilizadas en estudios de redes* (concluye)*

<i>Referencia</i>	<i>Localidad</i>	<i>Tipo de vegetación</i>	<i>Núm. de especies (A/P)**</i>	<i>Notas</i>
Ingversen, 2006	Jamaica	Bosque de tierras bajas	74 (45/29)	Isla
Philipp <i>et al.</i> , 2006	Cerca de Puerto Villamil, isla Isabela, Galápagos	Desierto de lava	16 (6/10)	Isla
Ollerton <i>et al.</i> (inédito)	Kumu, Guyana	Interface de bosque tropical lluvioso y sabana	Sin datos	Únicamente utilizado en Ollerton y Cranmer (2002)
Olesen (inédito)	Sin información			Únicamente utilizado en Bascompte <i>et al.</i> (2003)
Olesen (inédito)	Sin información			Únicamente utilizado en Bascompte <i>et al.</i> (2003)

* Basado en los siguientes estudios (no todos incluyen redes tropicales): Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002; Bascompte *et al.*, 2003; Jordano *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004; Vázquez, 2005; Bascompte *et al.*, 2006; Jordano *et al.*, 2006; Olesen *et al.*, 2006; Vázquez y Aizen, 2006; Blüthgen *et al.*, 2007; Guimarães *et al.*, 2007; Olesen *et al.*, 2007; Rezende *et al.*, 2007; Santamaría y Rodríguez-Gironés, 2007; Thébault y Fontaine, 2008.

** A/P: número de especies de animales/número de especies de plantas.

sobre un número relativamente pequeño de redes bien definidas, y aunado a esto las redes mejor definidas son usualmente de hábitats menos productivos y de poca riqueza de especies, que representan una muestra muy pequeña del universo de posibilidades ecológicas.

Debido a la escasa descripción de redes de interacciones planta-polinizador en los trópicos, se desconocen aspectos básicos como su tamaño (número total de especies en la red) y asimetría (diferencias entre el número de plantas y el número de polinizadores), que influyen sobre muchas de las propiedades de redes (cuadro III.1). Hay varias propiedades que aumentan la escala con el tamaño de red (revisado en Vázquez *et al.*, 2009a). Dado el gradiente latitudinal de riqueza de especies (Willig *et al.*, 2003) se esperaría que las redes tro-

picales sean de mayor tamaño que las de otras latitudes y que las diferencias en estructura, en comparación con redes de otras regiones, se den en parte por diferencias en el tamaño de red. Sin embargo, entre las redes que se han descrito las tropicales no son las de mayor tamaño (cuadro III.2, p. ej. el tamaño de redes en Olesen *et al.*, 2007, el estudio que utiliza el mayor número de redes, con un rango de 16 a 952 especies). Esto puede reflejar una tendencia natural a que las redes de polinización más grandes efectivamente no ocurran en los trópicos. Por otro lado, también puede ser reflejo de su baja representatividad en la bibliografía, la sobrerrepresentación de islas o una menor intensidad de muestreo dada la dificultad de muestrear algunos ecosistemas tropicales. Hasta ahora, las redes más grandes se han observado para ecosistemas del Mediterráneo, Japón (entre 400 y 950 especies; Olesen *et al.*, 2007) y el suroeste de Illinois, Estados Unidos (1 885 especies; en Memmott y Waser, 2002), que quizá reflejan las zonas mejor estudiadas. En estas redes, el mayor tamaño está dado principalmente por un gran número de polinizadores. El Mediterráneo es conocido por su alta diversidad de abejas (Michener, 2007). De hecho las abejas, el grupo más importante de polinizadores, muestra mayor diversidad en zonas áridas templadas (Michener, 2007), por lo que en términos de número de especies de polinizadores quizá los trópicos no sean más diversos. Otro aspecto relacionado, evidente en las redes tropicales mostradas en el cuadro III.2, es que la asimetría de red no es tan marcada como la reportada (en promedio las redes presentan 3.6 más especies de animales que especies de plantas; Blütghen *et al.*, 2007), pues tiene un número similar o no tan dispar de animales y plantas interactuantes. En conclusión, a pesar de todo el conocimiento generado sobre sistemas de polinización en los trópicos y sobre estructura de redes mutualistas, se necesitan más estudios para evaluar la generalidad incluso de aspectos básicos como tamaño y asimetría de redes tropicales, que afectan las propiedades que las redes exhiben (Blütghen *et al.*, 2007; Vázquez *et al.*, 2009a).

El estudio de redes tiene el potencial de revelar la importancia de procesos ecológicos, evolutivos y estocásticos en la estructuración de las comunidades de plantas y polinizadores (Vázquez *et al.*, 2009a). Entre los atributos biológicos que se ha propuesto que pueden explicar el establecimiento de interacciones y por lo tanto la estructura de redes se han sugerido el traslape en las fenologías o en la distribución espacial de plantas y animales, el acoplamiento en caracteres morfológicos (p. ej. corolas largas excluyen visitantes

con probóscides cortas) y relaciones filogenéticas (Jordano *et al.*, 2003). En contraparte, la interacción aleatoria entre individuos (neutralidad en las interacciones) de plantas y polinizadores también puede contribuir a explicar la estructura de las redes (Vázquez *et al.*, 2007). Por ejemplo, Stang y colaboradores (2006, 2007) muestran que la morfología floral impone restricciones al tamaño de los polinizadores que pueden acceder a los recursos florales, de forma que el número de visitantes florales de las especies de plantas disminuye con el aumento de la longitud del tubo floral donde se obtiene el néctar. Estas restricciones, junto con la abundancia de las especies, pueden dar origen a la asimetría de grado (cuadro III.1) observada en la red. Vázquez y colaboradores (2009b) proponen un marco metodológico y conceptual para evaluar la contribución relativa de distintos mecanismos que estructuran las redes mutualistas. Esta aproximación al estudio de redes abre la oportunidad de estudiar diferencias y similitudes en los procesos ecológicos y evolutivos que estructuran las redes de polinización en distintas regiones. Vázquez y colaboradores (2009b) sugieren concentrar los esfuerzos de investigación en una muestra de sistemas de estudio representativos con condiciones ecológicas contrastantes para una evaluación general de la contribución de los mecanismos de ensamblaje de redes mutualistas.

Mucho de lo que se conoce sobre polinización en el trópico a nivel de comunidad está sesgado por lo que ocurre en el trópico húmedo. El estudio de otros ecosistemas tropicales contribuirá a generar una muestra representativa de redes de los distintos biomas y regiones biogeográficas, que permitirá conocer tendencias latitudinales, comparar ambientes similares de distintas latitudes y avanzar en el entendimiento de los procesos que estructuran las redes de interacciones. Las características de las comunidades conocidas de bosques tropicales sugieren notables diferencias en estructura con otras comunidades. Es en los bosques tropicales donde la proporción de plantas con polinización biótica es mayor (Janzen, 1975; Bawa, 1990); la polinización cruzada cobra gran importancia debido a la alta proporción de especies monoicas, dioicas y hermafroditas autoincompatibles (Quesada *et al.*, 2011), ya que la limitación por polen es más marcada (Vamosi *et al.*, 2006). Además, es donde se presenta el mayor número de sistemas de polinización (Ollerton *et al.*, 2006), con grupos de polinizadores ausentes en otros lugares, como murciélagos y abejas euglosinas. También es en los trópicos donde muchas de las especies

de abejas sociales se originaron y, como consecuencia, donde ocurre la mayor diversidad de este grupo (Michener, 2007). Finalmente, en este ecosistema es común encontrar recompensas florales diferentes del néctar y polen (p. ej. aceites, fragancias y resinas; Buchmann, 1987; Armbruster, 2006). Por otro lado, en los trópicos la diferenciación de nicho parece jugar un papel importante. Es ahí donde existen los mejores ejemplos de especialización extrema, y donde los patrones de fenología floral son más complejos (Sakai, 2001). La repartición de recursos para los polinizadores a lo largo del año no se restringe a una temporada de pocos meses (esto es, durante la antesis, el periodo de floración; Bawa *et al.*, 2003); puede darse en secuencia a lo largo del día (p. ej. la antesis en Acacias; Stone *et al.*, 1998), y la polinización nocturna puede ser un componente importante (p. ej. Lobo *et al.*, 2003). En algunos sitios se presenta una floración masiva supraanual sincronizada entre varias especies (Sakai *et al.*, 2005). Seguramente futuros estudios de redes en el trópico contribuirán a nuestro entendimiento sobre las interacciones planta-polinizador, sus patrones de generalización, los procesos ecológicos y evolutivos que los originan y su estabilidad y susceptibilidad a disturbios.

PATRONES FENOLÓGICOS

La fenología o los cambios estacionales en la producción de hojas, flores y frutos es un importante fenómeno que determina el ciclo de vida de las plantas. Factores próximos (ecológicos) y últimos (evolutivos) regulan la expresión de la fenología de las plantas (Janzen, 1967; Frankie *et al.*, 1974; Van Schaik *et al.*, 1993; Borchert, 1994; Wright y Cornejo, 1990; Wright y Calderón, 1995). Los polinizadores dependen del periodo en el que se expresen las flores en las plantas y por consiguiente los patrones fenológicos florales son fenómenos clave en la interacción planta-polinizador. Las causas próximas incluyen eventos ambientales de corta duración que estimulan cambios fenológicos, mientras que las causas últimas incluyen la historia evolutiva que determina los patrones fenológicos. Los factores ambientales relacionados con cambios en el almacenamiento de agua por las plantas, variaciones temporales en la precipitación, la temperatura, el fotoperiodo, la radiación solar y los sucesos climáticos impredecibles se han propuesto como causas proximales que disparan

eventos fenológicos en las plantas tropicales. En bosques con temporadas secas bien marcadas se ha propuesto que la causa fundamental que moldea los patrones fenológicos de la vegetación es la disponibilidad de agua, determinada a su vez por cambios en el régimen de precipitación y humedad del suelo (Frankie *et al.*, 1974; Borchert, 1994).

En contraste, los factores bióticos, como la atracción o la competencia por polinizadores y dispersores de semillas, así como el escape de herbívoros, han sido propuestos como causas últimas responsables de los patrones fenológicos en especies de plantas tropicales. Estudios clásicos de los bosques tropicales secos de Costa Rica sugieren que los factores bióticos afectan directamente la sincronización fenológica entre especies dentro del mismo gremio (Janzen, 1967; Lobo *et al.*, 2003).

Finalmente, algunos estudios han sugerido que las restricciones filogenéticas y la forma de vida determinan la fenología de las plantas. Esta hipótesis plantea que las restricciones filogenéticas son más fuertes que las presiones selectivas locales, de tal forma que los miembros del mismo taxón deberían tener patrones fenológicos similares independientemente de su distribución geográfica y presiones bióticas (Kochmer y Handel, 1986; Wright y Calderón, 1995; Lobo *et al.*, 2003).

Relativamente pocos estudios han evaluado las causas próximas y últimas de los patrones fenológicos en diferentes ambientes o regiones geográficas, y en su mayoría dichos estudios comparan comunidades. Los primeros estudios realizados en Costa Rica indican que el pico de abscisión foliar corresponde a los periodos más secos tanto en los bosques húmedos (La Selva) como en los bosques secos (Comelco) (Frankie *et al.*, 1974). Estos estudios concluyen que la sincronización de la floración durante temporadas particulares depende de las condiciones climáticas. Sin embargo, también sugieren que factores bióticos como la competencia por el servicio de polinizadores podrían tener una ligera pero relevante influencia en la fenología floral. Otro estudio en el que se compararon dos sitios de bosques tropicales secos con diferencias en la precipitación anual en el sureste de la India concluyó que los patrones fenológicos dependen esencialmente de la precipitación (Murali y Sukumar, 1994). Sin embargo, al mismo tiempo se reconoce la importancia de las causas últimas y se sugiere que en algunas especies la fenología floral puede estar determinada por competencia por polinizadores.

Estudios fenológicos comparativos de plantas del mismo taxón en diferentes localidades geográficas que varíen en condiciones climáticas o ensambles de polinizadores pueden ayudar a establecer la importancia relativa de diferentes hipótesis para explicar los patrones fenológicos florales. Estas comparaciones deberían enfocarse en determinar si la variación en la fenología se debe a cambios en las condiciones climáticas entre sitios o si se trata de una respuesta a factores biológicos tales como la competencia por los polinizadores dentro de cada sitio.

CONSERVACIÓN BIOLÓGICA, POLINIZACIÓN Y REPRODUCCIÓN DE PLANTAS TROPICALES

La reducción y la fragmentación de los bosques tropicales como producto de la deforestación es una de las principales amenazas de extinción de los polinizadores naturales y de las poblaciones de plantas cuya reproducción depende en esencia de éstos (Aizen y Feinsinger, 1994; Quesada *et al.*, 2004; Aguilar *et al.*, 2006; Winfree *et al.*, 2009; Quesada *et al.*, 2011). Actualmente, en regiones templadas se ha empezado a documentar una disminución de polinizadores (Maes y Van Dick, 2001; Biesmeijer *et al.*, 2006) y cambios en la composición y estructura de las comunidades de abejas debidos a la fragmentación de hábitat (Donaldson *et al.*, 2002; Cane *et al.*, 2006), pero muy pocos estudios han intentado documentar este mismo fenómeno en ecosistemas tropicales (Becker *et al.*, 1991; Brosi *et al.*, 2008; Ashworth *et al.*, 2009). Por otro lado, se ha documentado que la proximidad a bosques naturales promueve la abundancia y la diversidad de polinizadores en sistemas agrícolas (Ricketts *et al.*, 2008), lo que sugiere una dependencia de los polinizadores en dichos sistemas.

Se predice que la reducción del hábitat natural con el subsiguiente aislamiento y contracción del tamaño de las poblaciones tendrá consecuencias negativas en los polinizadores, en la reproducción de las plantas y en la estructura y diversidad genética de las especies de árboles tropicales (Cascante *et al.*, 2002; Fuchs *et al.*, 2003). Una revisión preliminar de la bibliografía indica que la mayoría de los estudios enfocan su atención en especies arbóreas, y que acorde con las predicciones generales de la teoría, la fragmentación del bosque afecta negativamente el proceso de polinización y la reproducción sexual

de las especies tropicales (Aguilar *et al.*, 2006; Quesada *et al.*, 2011). De manera similar, la fragmentación del bosque afecta negativamente la diversidad genética de diversas especies de árboles (Aguilar *et al.*, 2008; Quesada *et al.*, 2011). Por ejemplo, se ha mostrado que la fragmentación del bosque tropical seco reduce la variación genética y el vigor de la progenie de árboles de *Samanea saman*, una especie ampliamente distribuida en el neotrópico (Cascante *et al.*, 2002). Sin embargo, a pesar de la condición de su hábitat los árboles aislados presentaron una alta capacidad reproductiva, recibieron cargas similares de polen en los estigmas y produjeron un número similar de semillas por fruto y de semillas sin daño (potencialmente viables). Los resultados de este estudio enfatizan la importancia de cuantificar y entender los efectos que la fragmentación del hábitat pueden tener en la actividad de los polinizadores, el éxito reproductivo y la diversidad genética de las especies de árboles tropicales.

La posibilidad de proteger los recursos biológicos y manejar los bosques tropicales depende en gran medida de la reproducción de las especies de árboles bajo diferentes condiciones ecológicas. Muchos árboles tropicales pueden encontrarse tanto en bosques conservados como en fragmentos de bosque o como individuos aislados rodeados de pastizales o campos agrícolas. En este contexto es importante entender el papel de los árboles en ambientes modificados y potencialmente aislados en el mantenimiento de polinizadores naturales. Por otro lado, estos árboles pueden jugar un papel importante para el flujo génico entre poblaciones en bosques continuos, así como tener implicaciones en la regeneración de los ecosistemas tropicales. El uso de métodos moleculares y de redes complejas puede contribuir de manera importante para este fin. Un mejor entendimiento de estos aspectos es indispensable antes de implementar programas destinados al manejo y la manipulación de las poblaciones naturales de árboles tropicales.

CONCLUSIONES

Las angiospermas son el grupo más diversificado de plantas, y es principalmente en las regiones tropicales donde la asombrosa diversidad de órganos reproductivos —es decir, las flores—, así como la variedad sin paralelo de sis-

temas reproductivos y de polinización, han evolucionado. Asimismo, la diversificación de muchos grupos de polinizadores como abejas, mariposas, moscas, avispa, colibríes y murciélagos ha ocurrido también en los bosques tropicales. De hecho, la polinización de las plantas con flores mediada por animales constituye uno de los mejores ejemplos de coevolución o evolución paralela por selección natural. Aunada a la diversidad de sistemas de polinización, existe una compleja variedad de sistemas reproductivos de angiospermas tropicales que involucra una alta incidencia de especies que se entrecruzan, así como de árboles dioicos. Esta situación determina una alta dependencia reproductiva mutua entre las especies de plantas tropicales y sus polinizadores. En consecuencia, la reducción y la fragmentación de los bosques tropicales son una de las mayores amenazas de extinción de las poblaciones de polinizadores, lo que a su vez compromete la persistencia de las plantas. Además de las consecuencias negativas sobre los polinizadores y la reproducción de las plantas, se predice que la reducción del tamaño de las poblaciones y el incremento del aislamiento reproductivo afectará negativamente la diversidad y la estructura genética de las poblaciones de plantas y árboles tropicales. La viabilidad y el mantenimiento de los bosques tropicales dependen primordialmente de la capacidad reproductiva y del establecimiento de los árboles tropicales en condiciones naturales. Por ello, es crítico diseñar y emprender estudios con el fin de conocer la reproducción de las plantas tropicales. La generación de conocimiento básico en ecología y evolución a diferentes escalas y utilizando métodos analíticos actualizados es fundamental para entender el origen y el mantenimiento de la diversidad biológica. En el caso que nos ocupa, el estudio de los sistemas de polinización y de los mecanismos de diversificación de las interacciones planta-animal permitirá contar con herramientas y conocimiento para emprender estrategias enfocadas a la conservación de las comunidades tropicales y su funcionamiento.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar, R., L. Ashworth, L. Galetto y M. A. Aizen (2006), "Plant Reproductive Susceptibility to Habitat Fragmentation: Review and Synthesis through a Meta-Analysis", *Ecology Letters*, 9(8): 968-980.

- Aguilar, R., M. Quesada, L. Ashworth, Y. Herrerías-Diego y J. Lobo (2008), "Genetic Consequences of Habitat Fragmentation in Plant Populations: Susceptible Signals in Plant Traits and Methodological Approaches", *Molecular Ecology*, 17(24): 5177-5188.
- Aizen, M. A. y P. Feinsinger (1994), "Habitat Fragmentation, Native Insect Pollinators, and Feral Honey Bees in Argentine Chaco Serrano", *Ecological Applications*, 4: 378-392.
- Armbruster, W. S. (2006), "Evolutionary and Ecological Aspects of Specialized Pollination: Views from the Arctic to the Tropics", en N. M. Waser y J. Ollerton (eds.), *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 260-282.
- Ashworth, L., M. Quesada, A. Casas, R. Aguilar y K. Oyama (2009), "Pollinator-Dependent Food Production in Mexico", *Biological Conservation*, 142: 1050-1057.
- Bascompte, J. y P. Jordano (2007), "Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38: 567-593.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián y J. M. Olesen (2003), "The Nested Assembly of Plant-Animal Mutualistic Networks", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16): 9383-9387.
- Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen (2006), "Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance", *Science*, 312(5772): 431-433.
- Bawa, K. S. (1990), "Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 399-422.
- Bawa, K. S., H. S. Kang y M. H. Grayum (2003), "Relationships among Time, Frequency, and Duration of Flowering in Tropical Rain Forest Trees", *American Journal of Botany*, 90(6): 877-887.
- Becker, P., J. S. Moure y F. J. A. Peralta (1991), "More about Euglossine Bees in Amazonian Forest Fragments", *Biotropica*, 23(4): 586-591.
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemuller, M. Edwards, T. Peeters, A. T. Schaffers, S. G. Potts, R. Kleukers, C. D. Thomas, J. Settele y W. E. Kunin (2006), "Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands", *Science*, 313(5785): 351-354.
- Blüthgen, N., F. Menzel, T. Hovestadt y B. Fiala (2007), "Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks", *Current Biology*, 17(4): 341-346.
- Borchert, R. (1994), "Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees", *Ecology*, 75(5): 1437-1449.
- Brosi, B. J., G. C. Daily, T. M. Shih, F. Oviedo y G. Durán (2008), "The Effects of For-

- est Fragmentation on Bee Communities in Tropical Countryside”, *Journal of Applied Ecology*, 45(3): 773-783.
- Buchmann, S. L. (1987), “The Ecology of Oil Flowers and their Bees”, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 343-369.
- Bullock, S. H. (1985), “Breeding Systems in the Flora of a Tropical Deciduous Forest in Mexico”, *Biotropica*, 17: 287-301.
- Cane, J. H., R. L. Minckley, L. J. Kervin, T. H. Roulston y N. M. Williams (2006), “Complex Responses within a Desert Bee Guild (Hymenoptera: Apiformes) to Urban Habitat Fragmentation”, *Ecological Applications*, 16(2): 632-644.
- Cascante, A., M. Quesada, E. Fuchs y J. Lobo (2002), “Effects of Dry Tropical Forest Fragmentation on the Reproductive Success and Genetic Variability of the Tree *Samanea saman* (Mimosaceae)”, *Conservation Biology*, 16(1): 137-147.
- Dicks, L. V., S. A. Corbet y R. F. Pywell (2002), “Compartmentalization in Plant-Insect Flower Visitor Webs”, *Journal of Animal Ecology*, 71(1): 32-43.
- Donaldson, J., I. Nanni, C. Zachariades, J. Kemper y J. D. Thomson (2002), “Effects of Habitat Fragmentation on Pollinator Diversity and Plant Reproductive Success in Renosterveld Shrublands of South Africa”, *Conservation Biology*, 16(5): 1267-1276.
- Endress, P. K. (1994), *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K. y L. Van Der Pijl (1966), *The Principles of Pollination Ecology*, Pergamon Press, Oxford.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash y J. D. Thomson (2004), “Pollination Syndromes and Floral Specialization”, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 375-403.
- Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler (1974), “Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica”, *Journal of Ecology*, 62(3): 881-919.
- Fuchs, E. J., J. A. Lobo y M. Quesada (2003), “Effects of Forest Fragmentation and Flowering Phenology on the Reproductive Success and Mating Patterns on the Tropical Dry Forest Tree, *Pachira quinata* (Bombacaceae)”, *Conservation Biology*, 17(1): 149-157.
- Guimarães, P. R., G. Machado, M. A. M. de Aguiar, P. Jordano, J. Bascompte, A. Pinheiro y S. F. dos Reis (2007), “Build-Up Mechanisms Determining the Topology of Mutualistic Networks”, *Journal of Theoretical Biology*, 249(2): 181-189.
- Ings, T. C., J. M. Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C. F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J. I. Jones, R. B. Lauridsen, M. E. Ledger, H. M. Lewis,

- J. M. Olesen, F. J. F. van Veen, P. H. Warren y G. Woodward (2009), "Ecological Networks – Beyond Food Webs", *Journal of Animal Ecology*, 78(1): 253-269.
- Ingwersen, T. T. (2006), *Plant-Pollinator Interactions on Jamaica and Dominica*, tesis de maestría, Universidad de Aarhus, Aarhus.
- Janzen, D. H. (1967), "Synchronization of Sexual Reproduction of Trees within the Dry Season in Central America", *Evolution*, 21: 620-637.
- (1975), *Ecology of Plants in the Tropics*, Edward Arnold, Londres.
- Johnson, S. D. y K. E. Steiner (2000), "Generalization versus Specialization in Plant Pollination Systems", *Trends in Ecology and Evolution*, 15(4): 140-143.
- Jordano, P. (1987), "Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution", *American Naturalist*, 129(5): 657-677.
- Jordano, P., J. Bascompte y J. M. Olesen (2003), "Invariant Properties in Coevolutionary Networks of Plant-Animal Interactions", *Ecology Letters*, 6: 69-81.
- Jordano, P., J. Bascompte y J. M. Olesen (2006), "The Ecological Consequences of Complex Topology and Nested Structure in Pollination Webs", en N. M. Waser y J. Ollerton (eds.), *Plant-Pollinator Interactions. From Specialization to Generalization*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 173-199.
- Kanstrup, J. y J. M. Olesen (2000), "Plant-Flower Visitor Interactions in a Neotropical Rain Forest Canopy: Community Structure and Generalisation Level", en Ø. Totland, W. S. Armbruster, C. Fenster, U. Molau, L. A. Nilsson, J. M. Olesen, J. Ollerton, M. Philipp y J. Ågren (eds.), *The Scandinavian Association for Pollination Ecology Honours Knut Fægri*, The Norwegian Academy of Science and Letters, Oslo, pp. 33-41.
- Kochmer, J. P. y S. N. Handel (1986), "Constraints and Competition in the Evolution of Flowering Phenology", *Ecological Monographs*, 56(4): 303-325.
- Lobo, J. A., M. Quesada, K. E. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herreras-Diego, J. Rojas y G. Saborio (2003), "Factors Affecting Phenological Patterns of Bombacaceous Trees in Seasonal Forests in Costa Rica and Mexico", *American Journal of Botany*, 90(7): 1054-1063.
- Machado, I. C., A. V. Lopes y M. Sazima (2006), "Plant Sexual Systems and a Review of the Breeding System Studies in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest", *Annals of Botany*, 97(2): 277-287.
- Maes, D. y H. Van Dick (2001), "Butterfly Diversity Loss in Flanders (North Belgium): Europe's Worst Case Scenario?", *Biological Conservation*, 99(3): 263-276.
- Marten-Rodríguez, S., A. Almarales-Castro y C. B. Fenster (2009), "An Evaluation of Pol-

- ination Syndromes in Antillean Gesneriaceae: Evidence for Bat, Hummingbird and Generalized Flowers”, *Journal of Ecology*, 97(2): 348-359.
- Marten-Rodríguez, S., C. B. Fenster, I. Agnarson, L. E. Skog y L. A. Zimmer (2010), “Evolutionary Breakdown of Pollination Specialization in a Caribbean Plant Radiation”, *New Phytologist*, 188(2): 403-417.
- McMullen, C. K. (1993), “Flower-Visiting Insects of the Galapagos Islands”, *Pan-Pacific Entomologist*, 69(1): 95-106.
- Memmott, J. (1999), “The Structure of a Plant-Pollinator Food Web”, *Ecology Letters*, 2(5): 276-280.
- Memmott, J. y N. M. Waser (2002), “Integration of Alien Plants into a Native Flower-Pollinator Visitation Web”, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1508): 2395-2399.
- Michener, C. D. (2007), *The Bees of the World*, 2a. ed., Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Momose, K., T. Yumoto, T. Nagamitsu, M. Kato, H. Nagamasu, S. Sakai, R. D. Harrison, T. Itioka, A. A. Hamid y T. Inoue (1998), “Pollination Biology in a Lowland Dipterocarp Forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the Plant-Pollinator Community in a Lowland Dipterocarp Forest”, *American Journal of Botany*, 85(10): 1477-1501.
- Murali, K. S. y R. Sukumar (1994), “Reproductive Phenology of a Tropical Dry Forest in Mudumalai, Southern India”, *Journal of Ecology*, 82(4): 759-767.
- Olesen, J. M. y P. Jordano (2002), “Geographic Patterns in Plant-Pollinator Mutualistic Networks”, *Ecology*, 83(9): 2416-2424.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont y P. Jordano (2006), “The Smallest of All Worlds: Pollination Networks”, *Journal of Theoretical Biology*, 240(2): 270-276.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont y P. Jordano (2007), “The Modularity of Pollination Networks”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50): 19891-19896.
- Olesen, J. M., L. I. Eskildsen y S. Venkatasamy (2002), “Invasion of Pollination Networks on Oceanic Islands: Importance of Invader Complexes and Endemic Super Generalists”, *Diversity and Distributions*, 8(3): 181-192.
- Ollerton, J., R. Alarcón, N. M. Waser, M. V. Price, S. Watts, L. Cranmer, A. Hingston, C. I. Peter y J. Rotenberry (2009), “A Global Test of the Pollination Syndrome Hypothesis”, *Annals of Botany*, 103(9): 1471-1480.

- Ollerton, J. y L. Cranmer (2002), "Latitudinal Trends in Plant-Pollinator Interactions: Are Tropical Plants More Specialised?", *Oikos*, 98: 340-350.
- Ollerton, J., S. D. Johnson y A. B. Hingston (2006), "Geographical Variation in Diversity and Specificity of Pollination Systems", en N. M. Waser y J. Ollerton (eds.), *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 283-308.
- Percival, M. S. (1974), "Floral Ecology of Coastal Scrub in Southeast Jamaica", *Biotropica*, 6(2): 104-129.
- Philipp, M., J. Bocher, H. R. Siegismund y L. R. Nielsen (2006), "Structure of a Plant-Pollinator Network on a Pahoehoe Lava Desert of the Galapagos Islands", *Ecography*, 29: 531-540.
- Proctor M., P. Yeo y A. Lack (1996), *The Natural History of Pollination*, Timber Press, Oregón.
- Quesada, M., K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. Herrerías-Diego, C. Palacios-Guevara, M. A. Munguía-Rosas, K. A. O. Salazar y V. Rosas-Guerrero (2004), "Effects of Forest Fragmentation on Pollinator Activity and Consequences for Plant Reproductive Success and Mating Patterns in Bat Pollinated Bombacaceous Trees", *Biotropica*, 36(2): 131-138.
- Quesada, M., R. Aguilar, F. Rosas, L. Ashworth, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago, J. A. Lobo y Y. Herrerías-Diego (2011), "Human Impacts on Pollination, Reproduction and Breeding Systems in Tropical Dry Forest Plants", en R. Dirzo, H. Mooney y G. Ceballos (eds.), *Tropical Dry Forests*, Island Press, Washington.
- Ramírez, N. (1989), "Pollination Biology of a Tropical Shrubland in the Venezuelan Guayana Highlands", *Biotropica*, 21(4): 319-330.
- Ramírez, N. y Y. Brito (1992), "Pollination Biology in a Palm Swamp Community in the Venezuelan Central Plains", *Botanical Journal of the Linnean Society*, 110(4): 277-302.
- Rezende, E. L., J. E. Lavabre, P. R. Guimarães, P. Jordano y J. Bascompte (2007), "Non-Random Coextinctions in Phylogenetically Structured Mutualistic Networks", *Nature*, 448(7): 925-928.
- Ricketts, T. H., J. Regetz, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, A. Bogdan-ski, B. Gemmill-Herren, S. S. Greenleaf, A. M. Klein, M. M. Mayfield, L. A. Morandin, A. Ochieng y B. F. Viana (2008), "Landscape Effects on Crop Pollination Services: Are There General Patterns?", *Ecology Letters*, 11(5): 499-515.
- Rosas-Guerrero, V., M. Quesada, W. S. Armbruster, R. Pérez-Barrales y S. D. Smith (2011), "Influence of Pollination Specialization and Breeding System on Floral Integration and Phenotypic Variation in *Ipomoea*", *Evolution*, 65(2): 350-364.

- Roubik, D. W. y P. E. Hanson (2004), *Orchid Bees of Tropical America, Biology and Field Guide*, Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica.
- Roubik, D. W., S. Sakai y A. A. Hamid Karim (eds.) (2005), *Pollination Ecology and the Rain Forest*, Springer, Nueva York.
- Sakai, S. (2001), "Phenological Diversity in Tropical Forests", *Population Ecology*, 43(1): 77-86.
- Sakai, S., K. Momose, T. Yumoto, T. Nagamitsu, H. Nagamasu, A. A. Hamid Karim, T. Nakashizuka y T. Inoue (2005), "Plant Reproductive Phenology and General Flowering in a Mixed Dipterocarp Forest", en D. W. Roubik, S. Sakai y A. A. Hamid Karim (eds.), *Pollination Ecology and Forest Canopy: Sarawak Studies*, Springer, Nueva York, pp. 35-50.
- Santamaría, L. y M. A. Rodríguez-Girones (2007), "Linkage Rules for Plant-Pollinator Networks: Trait Complementarity or Exploitation Barriers?", *PlosBiology*, 5(2): 354-362.
- Stang, M., P. G. L. Klinkhamer y E. van der Meijden (2006), "Size Constraints and Flower Abundance Determine the Number of Interactions in a Plant-Flower Visitation Web", *Oikos*, 112(1): 111-121.
- Stang, M., P. G. L. Klinkhamer y E. van der Meijden (2007), "Asymmetric Specialization and Extinction Risk in Plant-Flower Visitor Webs: A Matter of Morphology or Abundance?", *Oecologia*, 151(3): 442-453.
- Stebbins, G. L. (1970), "Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms. I. Pollination Mechanisms", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 307-326.
- Stone, G. N., P. G. Willmer y J. A. Rowe (1998), "Partitioning of Pollinators during Flowering in an African Acacia Community", *Ecology*, 79(8): 2808-2827.
- Thébault, E. y C. Fontaine (2008), "Does Asymmetric Specialization Differ between Mutualistic and Trophic Networks?", *Oikos*, 117(4): 555-563.
- Vamosi, J. C., T. M. Knight, J. A. Steets, S. J. Mazer, M. Burd y T. L. Ashman (2006), "Pollination Decays in Biodiversity Hotspots", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(4): 956-961.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh y S. J. Wright (1993), "The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 353-377.
- Vázquez, D. P. (2005), "Degree Distribution in Plant-Animal Mutualistic Networks: Forbidden Links or Random Interactions?", *Oikos*, 108(2): 421-426.
- Vázquez, D. P. y D. Simberloff (2002), "Ecological Specialization and Susceptibility to Disturbance: Conjectures and Refutations", *American Naturalist*, 159(6): 606-623.

- Vázquez, D. P. y M. A. Aizen (2004), "Asymmetric Specialization: A Pervasive Feature of Plant-Pollinator Interactions", *Ecology*, 85(5): 1251-1257.
- (2006), "Community-Wide Patterns of Specialization in Plant-Pollinator Interactions Revealed by Null Models", en N. M. Waser y J. Ollerton (eds.), *Plant-Pollinator Interactions. From Specialization to Generalization*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 200-219.
- Vázquez, D. P., C. J. Melián, N. M. Williams, N. Blüthgen, B. R. Krasnov y R. Poulin (2007), "Species Abundance and Asymmetric Interaction Strength in Ecological Networks", *Oikos*, 116(7): 1120-1127.
- Vázquez, D. P., N. Blüthgen, L. Cagnolo y N. P. Chacoff (2009a), "Uniting Pattern and Process in Plant-Animal Mutualistic Networks: A Review", *Annals of Botany*, 103(9): 1445-1457.
- Vázquez, D. P., N. P. Chacoff y L. Cagnolo (2009b), "Evaluating Multiple Determinants of the Structure of Plant-Animal Mutualistic Networks", *Ecology*, 90(8): 2039-2046.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams y J. Ollerton (1996), "Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters", *Ecology*, 77(4): 1043-1060.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens (2003), "Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34(1): 273-309.
- Winfree, R., R. Aguilar, D. P. Vázquez, G. LeBuhn y M. A. Aizen (2009), "A Meta-Analysis of Bees' Responses to Anthropogenic Disturbance", *Ecology*, 90(8): 2068-2076.
- Wright, S. J. y F. H. Cornejo (1990), "Seasonal Drought and Leaf Fall in a Tropical Forest", *Ecology*, 71(3): 1165-1175.
- Wright, S. J. y O. Calderón (1995), "Phylogenetic Patterns among Tropical Flowering Phenologies", *Journal of Ecology*, 83(6): 937-948.