



## Variación temporal de visitantes florales en dos especies simpátricas de *Salvia* con floración simultánea y síndrome de polinización contrastante

### Temporal variation of floral visitors in two sympatric co-flowering *Salvia* species with contrasting pollination syndromes

Judith Espino-Espino<sup>1</sup>, Fernando Rosas<sup>2</sup> y Eduardo Cuevas-García<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Av. Francisco J. Mújica S/N, Ciudad Universitaria, 58000, Morelia, Michoacán, México.

<sup>2</sup>Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Km. 4.5 carretera Pachuca-Tulancingo S/N. Col. Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

✉ eduardocuevas5@gmail.com

**Resumen.** Las especies del género *Salvia* tienen sistemas de polinización especializados con flores que se clasifican principalmente como melitófilas, visitadas por abejas y ornitófilas, visitadas por aves; con frecuencia se presentan en simpatria y florecen de manera simultánea. Este escenario permite evaluar el nivel de correspondencia entre morfologías florales contrastantes, sus gremios de visitantes y el papel de dicha asociación en la coexistencia de especies de plantas emparentadas. Estudiamos el grado de traslape floral y su efecto en la diversidad de visitantes florales en 2 especies simpátricas: *Salvia plurispicata*, especie melitófila y *Salvia elegans*, especie ornitófila. Ambas especies florecieron de manera simultánea durante los 3 años de estudio, pero *S. plurispicata* produjo consistentemente de 3 a 7 veces más flores que *S. elegans*. Tres especies de colibríes y 3 de abejas contribuyeron con 93 y 6.7% de las visitas a *S. elegans*, respectivamente. En *S. plurispicata* 4 especies de abejas contribuyeron con 77.5%, mientras que 22.5% fueron por colibríes. Encontramos una fuerte asociación entre los síndromes de polinización y los gremios de visitantes de cada especie, lo cual podría explicar la coexistencia y floración simultánea de las especies de *Salvia*.

Palabras clave: caracteres florales, fenología floral, melitofilia, ornitofilia.

**Abstract.** Pollination systems in *Salvia* are specialized, and species have been mainly classified as melittophilic (visited by bees) or ornithophilic, visited by birds. Both systems often occur in sympatry and species bloom simultaneously. This scenario allowed us to evaluate the correspondence between contrasting floral morphologies and functional groups of flower visitors, and their role in the coexistence of related plant species. We studied the degree of flowering overlap and its consequences on the diversity of flower visitors in *S. plurispicata*, a melittophilic species, and *S. elegans*, an ornithophilic species. During the 3 years of study, both species flowered simultaneously and *S. plurispicata* consistently produced from 3 to 7 times more flowers than *S. elegans*. Three hummingbird species and 3 bee species contributed to 93 and 6.7% of the visits to *S. elegans*, respectively. In *S. plurispicata*, 4 bee species contributed to 77.5% of the visits, while 22.5% of the visits were by hummingbirds. We found a strong association between flower pollination syndromes and functional groups of floral visitors to each plant species, which could explain the coexistence and co-flowering of *Salvia* species.

Key words: floral characters, flower phenology, melittophily, ornithophily.

### Introducción

Se estima que alrededor del 90% de las especies de angiospermas depende para su reproducción de la polinización por animales (Ollerton et al., 2011). Esta dependencia reproductiva es la base para suponer que los polinizadores han moldeado la forma, el color, el tamaño

de las flores y sus recompensas, lo que ha contribuido a la evolución de la diversidad floral que caracteriza a este grupo de plantas (Kay y Sargent, 2009).

En el caso de las especies cercanamente relacionadas, se han propuesto varios factores que pueden contribuir a la coexistencia de dichas especies. Por ejemplo, separando la producción de flores en el tiempo (Mayr, 1942; Rocha et al., 2004) o atrayendo a distintos grupos de polinizadores (Schemske y Bradshaw, 1999). Una forma de simplificar la relación entre las flores y sus polinizadores ha sido la

propuesta de los síndromes de polinización, según la cual, ciertas características florales (i. e., tamaño, color y forma) y tipos de recompensas (i. e., cantidad y concentración de néctar) permiten inferir quién o quiénes pueden ser los polinizadores (Faegri y Van Der Pijl, 1966). Este concepto ha sido criticado, principalmente, debido a que las flores suelen atraer mayor diversidad de visitantes florales de la que se espera, con base en su síndrome (Waser et al., 1996; Ollerton, 1998; Gómez y Zamora, 2006; Ollerton et al., 2009). Una propuesta que ha relajado el concepto “clásico” de los síndromes de polinización es la de Fenster et al. (2004), quienes plantearon que las plantas pueden adaptarse a lo que llamaron grupos funcionales de polinizadores (i. e. moscas de lengua larga) de acuerdo con la semejanza en las presiones selectivas que ejercen. El género *Salvia* (Lamiaceae) (Ramamoorthy y Elliot, 1998) es considerado un ejemplo de polinización especialista (Grant, 1994; Armbruster et al., 2009) y de las 602 especies registradas en el nuevo mundo, 58% se han clasificado como melitófilas y el 31% como ornitófilas (Wester y Claßen-Bockhoff, 2011). El 11% restante de las especies no muestra una morfología floral que pueda ser claramente relacionada con alguno de esos 2 grupos o algún otro. Además, es común observar poblaciones de 2 o más especies de *Salvia* coexistiendo en el mismo sitio (Dieringer et al., 1991), lo que representa un escenario ideal para explorar el grado de traslape floral entre especies simpátricas, la fidelidad de los polinizadores y su papel en el aislamiento reproductivo, así como el mantenimiento de la diversidad morfológica floral en grupos emparentados. Aquí, nosotros estudiamos a *Salvia plurispicata* Epling, una especie con caracteres florales que corresponden con el síndrome de polinización por abejas, y a *Salvia elegans* Vahl, cuyas flores concuerdan con el síndrome de polinización por aves (Fig. 1), y nos planteamos las siguientes preguntas: 1, ¿en qué grado se traslapa la floración de *S. elegans* y *S. plurispicata*?; 2, ¿en qué grado predice el síndrome floral de cada especie a los visitantes

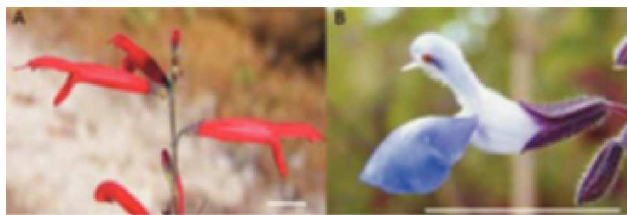
florales?; 3, ¿las visitas florales que no corresponden con su síndrome de polinización, son equivalentes en ambas especies?; es decir, ¿la especie melitófila recibe el mismo porcentaje de visitas de colibríes que la especie ornitófila visitas de abejas?

## Materiales y métodos

**Sitio de estudio.** Las poblaciones estudiadas se ubican en el Parque Nacional Cerro Garnica situado a 50 km al este de la ciudad de Morelia (19°38'44" - 19°41'30" N, 100°48'17" - 100°50'26" O, altitud entre 2 900 y 3 028 m) (Romero, 1991). La vegetación corresponde a un bosque de pino-encino, algunas de las especies arbóreas dominantes son: *Quercus laurina*, *Q. crassipes*, *Pinus pseudostrubus*, *P. teocote* y *Abies religiosa*. En el estrato arbustivo es común observar géneros como: *Bacharis*, *Fuchsia*, *Cestrum*, *Lupinus* y *Salvia*. En este elemento de la vegetación son muy abundantes tanto *S. plurispicata* como *S. elegans*, que cohabitan con frecuencia en algunos sitios con una densidad de 0.54 y de 0.18 individuos m<sup>2</sup>, respectivamente, y que florecen de manera simultánea (Espino, 2012).

**Especies de estudio.** Se estima que en México hay alrededor de 300 especies de *Salvia* que con frecuencia coinciden no sólo en su distribución geográfica, sino que además, florecen en sincronía (Dieringer et al., 1991). *Salvia elegans* y *S. plurispicata* son un ejemplo de la situación mencionada anteriormente. *Salvia elegans* es una planta perenne herbácea o arbustiva de 0.8 a 2 m de alto, ampliamente distribuida en las partes montañosas del Eje Neovolcánico Transversal, desde Jalisco hasta Veracruz. *Salvia elegans* tiene flores rojas, estrechas, de corola tubular de 2.2 a 4 cm de largo (Fig. 1A; Rzedowski y Rzedowski, 2005). El periodo de antesis es de 4 días en promedio, el volumen de néctar acumulado por flor y su concentración de azúcares es de 3.94 µl (±0.53, media ±1 error estándar, de aquí en adelante) y 33% ±1 (Hernández, 2009), respectivamente. *Salvia plurispicata* es una hierba perenne, endémica de México que se distribuye principalmente en Michoacán y ocasionalmente, en el estado de México. Esta especie tiene flores azul-morado, con guías de néctar y un labio inferior amplio (4 a 8 mm), que sirve de plataforma de aterrizaje a las abejas (Fig. 1B). Cada flor permanece abierta por 3 días en promedio (Rzedowski y Rzedowski, 2005; Espino, 2012).

**Fenología floral.** Con el propósito de evaluar el despliegue floral y el traslape fenológico, se etiquetaron 30 plantas por especie a lo largo de un transecto lineal de 200 m. Para cada planta marcada se registró la producción de flores/día, cada 15-20 días, durante 4 temporadas reproductivas consecutivas (Fig. 2). En enero de 2010



**Figura 1.** Flores de *Salvia elegans*; A, que corresponden con el síndrome de polinización ornitófilo, flores rojas, tubulares y estrechas. Flores de *Salvia plurispicata*; B, que corresponden a melitófilia, flores pequeñas con un labio inferior amplio y guías de néctar. Escala= 1 cm.

una helada interrumpió la floración de las 2 especies, por lo que no se incluyen datos de la temporada octubre-abril 2009-2010. El índice de traslape de floración se determinó utilizando el programa EcoSim700 que calcula el Índice de Pianka (I. P.) (1973) como estimador del grado de traslape temporal de 2 eventos. Los intervalos de confianza del índice se estimaron, con base en una rutina de remuestreo que el mismo programa calcula, en este caso de 1 000 simulaciones. Los índices de traslape de floración de 2 poblaciones son significativamente diferentes si  $p > 0.05$ . Finalmente, el despliegue floral se estimó comparando la producción de flores durante los picos de floración de cada especie durante los 3 años de estudio utilizando la prueba *t*-student; todos los análisis fueron realizados

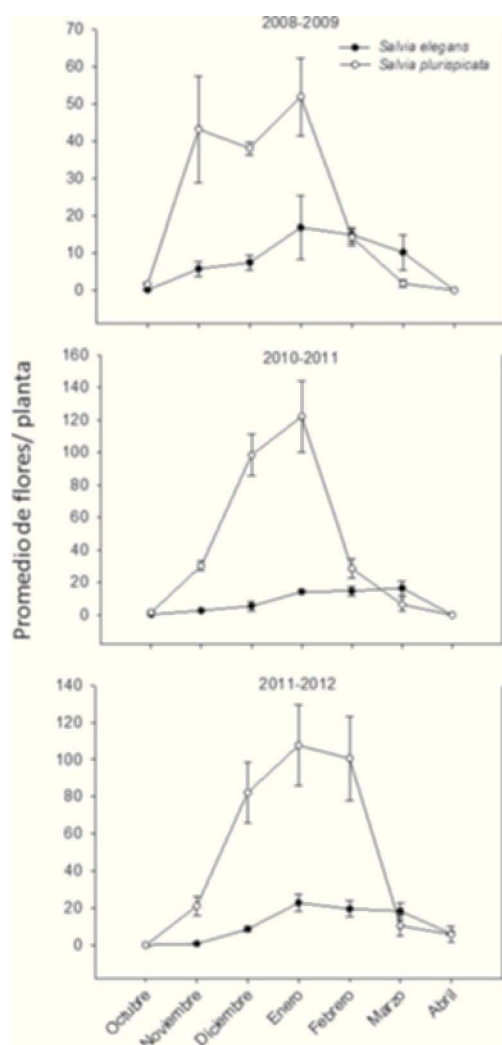
con el programa estadístico JMP, version 7, SAS Institute.

*Visitantes florales.* Con la finalidad de registrar la diversidad de visitantes florales y su contribución relativa al total de visitas florales en cada una de las 2 especies de *Salvia*, se realizaron observaciones directas y video grabaciones *in situ*. El registro de visitantes se realizó de las 08:00 a 14:00 h debido a que se estableció previamente que en este periodo ocurre la mayor actividad de polinizadores. Las observaciones se realizaron durante 2 días por mes entre octubre y abril de 2008-2009, 2010-2011 y 2011-2012. Con este fin, se colocó una cámara de video (Sony, HDR-CX 1900) por planta, en un trípode a una distancia de 3 m, la cual se enfocó directamente a una inflorescencia. El número de flores por inflorescencia y la edad de las flores observadas podían variar, ya que no se realizó ningún control para homogeneizar estas variables. El número promedio de flores observadas por planta en *S. elegans* fue de 10 y de 15 en *S. plurispicata*, debido a las marcadas diferencias de tamaño entre estas especies (Figs. 1A, B). El registro de visitantes florales se realizó a lo largo de las 3 temporadas reproductivas mencionadas y en total se acumularon 155 h de registros, tanto de observaciones directas como de filmaciones. Las especies de insectos fueron identificadas utilizando la guía de Sheffield (1994) y las de colibríes, utilizando las imágenes de video y guías de campo (Peterson y Chalif, 1998; Howell y Webb, 2010). Con base en las filmaciones se logró identificar a todas las especies, así como el porcentaje de visitas a ambas especies de *Salvia*, con excepción de 2 abejas de las cuales sólo se conoce el género.

## Resultados

*Fenología floral.* *Salvia plurispicata* y *S. elegans* florecieron de manera simultánea por un periodo de 6 meses, octubre/noviembre-marzo/abril, en cada una de las 3 temporadas reproductivas documentadas. Por tanto, estas 2 especies simpátricas no sólo coinciden en la duración de sus eventos reproductivos, sino que, además, florecen de manera sincrónica (Fig. 2) sin que se detectaran diferencias significativas entre la floración de las 2 especies en los 3 años de estudio (Cuadro 1). Con respecto al despliegue floral, *S. plurispicata* produjo de 3 a 7 veces más flores por planta que *S. elengans* durante las 3 temporadas reproductivas (Cuadro 1; Fig. 2).

*Visitantes florales.* En los 3 años de estudio se registraron 5 especies de colibríes (*Selasphorus platycercus*, *Hylocharis leucotis*, *Archilocus colubris*, *Atthis heloisa* y *Lampornis clemenciae*) y 4 especies de abejas (*Deltoptila* sp., *Apis mellifera*, *Tetraloniella* sp. y *Bombus ephippiatus*). *Salvia elegans* fue visitada durante los 3 años por 3 especies de



**Figura 2.** Fenología floral de *Salvia elegans* y *Salvia plurispicata* durante los 3 años de estudio. El eje Y muestra el número de flores promedio por planta, aunque las escalas varían entre años.

**Cuadro 1.** Promedios del despliegue floral por planta de *Salvia elegans* y *Salvia plurispicata* durante los 3 años de estudio. Entre paréntesis se muestra el error estándar. Se muestran los valores del índice de Pianka y los valores de  $p$  asociados a dichos índices (última columna). Valores mayores de  $p=0.05$  indican diferencias entre los eventos fenológicos de ambas especies

	<i>S. elegans</i>	<i>S. plurispicata</i>	<i>t</i>	<i>g.l</i>	<i>p</i>	Índice de Pianka	<i>p</i>
Despliegue floral/planta							
2008-09	24.5 (2.87)	63.8 (7.2)	4.79	80	0.0001	0.72	0.018
2010-11	22.3 (4.81)	143.7 (25.3)	5.15	49	0.0001	0.63	0.021
2011-12	52 (25.56)	129.3 (28.8)	3.03	49	0.01	0.92	0.009

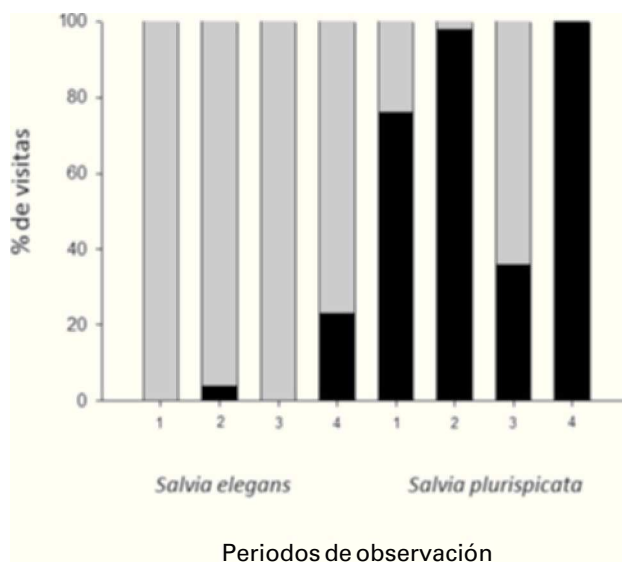
colibríes (*Selasphorus platycercus*, *Hylocharis leucotis* y *L. clemenciae*) que contribuyeron con 93% de las visitas y por 3 especies de abejas (*A. mellifera*, *Tetraloniella* sp. y *B. ephippiatus*) que representaron 6.7% de las visitas (Fig. 3). En *S. plurispicata* se observó un patrón inverso en la contribución de las visitas por abejas (77.5%) y colibríes (22.5%) en los 3 años de estudio (Fig. 3). De acuerdo con la propuesta de Fenster et al. (2004), las especies de abejas pueden agruparse en un gremio de polinizadores, abejas de lengua larga, y los colibríes en otro gremio. La contribución relativa de los 2 gremios de visitantes varió entre las temporadas reproductivas registradas para las 2 especies de *Salvia*. En el caso de *S. elegans*, los ámbitos mínimo y máximo de la contribución de visitas por abejas fue de 0 a 23%, mientras que los de los colibríes fue de 77 a 100%. En *S. plurispicata* se observó una mayor variación de las visitas por tipo de visitante. La contribución de las abejas fluctuó entre el 36 y 100%, mientras que la contribución de las visitas registradas de colibríes varió de 0 a 64%.

## Discusión

Respecto a la primera pregunta que nos planteamos al inicio de este trabajo, los resultados muestran que existe un traslape total en la floración de *S. elegans* y *S. plurispicata* durante los 3 años de estudio. En relación con el despliegue floral, *S. plurispicata* produjo consistentemente un mayor número de flores durante los 3 periodos de floración evaluados. Sin embargo, se observaron variaciones importantes entre años en el número promedio de flores por planta, principalmente, en *S. plurispicata* (Fig. 2).

Respecto a la segunda pregunta que nos planteamos, las observaciones realizadas sugieren que las flores de *S. elegans* y de *S. plurispicata* tienen una fuerte asociación con un gremio particular de visitantes florales. El gremio de colibríes visitó, principalmente, las flores ornitófilas de *S. elegans*, mientras que el gremio de abejas, visitó casi exclusivamente las flores melitófilas de *S. plurispicata* (Fig. 3). Esta asociación ocurre a pesar de que las 2 especies estudiadas coexisten y florecen de manera sincrónica. Con

la excepción de las visitas registradas en diciembre 2010 (ver más adelante), la correspondencia entre síndrome de polinización y visitantes florales específicos fue consistente durante las 3 temporadas reproductivas para las 2 especies de *Salvia*. Los análisis filogenéticos realizados en *Salvia* proponen que la transición evolutiva de melitofilia a ornitofilia ha ocurrido en repetidas ocasiones de manera independiente (Walker y Systma, 2007), semejante a las que han ocurrido en otros géneros como *Costus*, *Mimulus* y *Penstemon* (Beardsley et al., 2003; Castellanos et al., 2004; Kay et al., 2005; Wilson et al., 2006). En este escenario, nuestros resultados concuerdan con el planteamiento de que los fenotipos florales divergentes pueden favorecer el aislamiento reproductivo mediante la atracción diferencial de polinizadores (Kay y Sargent, 2009), mientras que los polinizadores pueden expresar una constancia floral



**Figura 3.** Porcentajes de visitas totales que realizó el gremio de abejas, en negro 4 especies y el gremio de colibríes, en gris 5 especies; en *Salvia plurispicata* y *Salvia elegans*. Los números del 1 al 4 son las distintas fechas de observación durante los 3 años de estudio.



visitando preferentemente un tipo particular de flores (Chittka et al., 1999).

En la temporada reproductiva de diciembre de 2010, las visitas florales registradas en *S. plurispicata* fueron en sentido opuesto a las observaciones generales, pues los colibríes tuvieron una mayor contribución (64%) que las abejas (36%). Esta situación puede deberse a un desfase temporal en los picos de floración de las 2 especies de *Salvia* que resulta en una baja disponibilidad de flores de *S. elegans* y una gran cantidad de flores de *S. plurispicata*. Esta explicación supone que los colibríes son sensibles a la baja disponibilidad de flores ornitófilas y que responden a la floración masiva y disponibilidad de flores melitófilas en el ambiente, utilizando los recursos a los que pueden acceder de manera relativamente fácil. Es probable que en esta situación de baja disponibilidad de flores ornitófilas que producen grandes cantidades de néctar (Stiles, 1981; Rodríguez-Gironés y Santamaría, 2004) se relaje o disminuya la atracción de los colibríes por estas flores.

Finalmente, en relación con la última pregunta planteada, las visitas florales contrarias al síndrome de polinización son asimétricas en las 2 especies, pues las abejas visitaron con menor frecuencia las flores de *S. elegans* (6.7%) que los colibríes las flores de *S. plurispicata* (22.5%). Estudios recientes indican que la transición de polinización de abejas a colibríes incluye la evolución tanto de rasgos atractivos para los colibríes como de atributos que excluyen a las abejas, y que la mayor eficiencia relativa de los colibríes como polinizadores puede ser relevante en esta transición (ver Thomson y Wilson, 2008). En las especies de *Salvia* del nuevo mundo (602 spp.), las especies ornitófilas excluyen casi por completo a las abejas y en contraste las flores polinizadas por abejas no tienen esa capacidad de excluir colibríes (Wester y Claßen-Bockhoff, 2011). Nuestros resultados concuerdan con los de los trabajos realizados con *Mimulus* donde se ha mostrado que los atributos que atraen a los colibríes funcionan igualmente excluyendo a las abejas (Schemske y Bradshaw, 1999).

La fidelidad de los polinizadores y su relevancia en el aislamiento reproductivo es un tema controvertido debido principalmente a estudios empíricos que sugieren que la constancia floral fuerte es poco común (Chittka et al., 1997; Heinrich, 1976). En este contexto Kay y Sargent (2009), han planteado que la fidelidad de los polinizadores y el aislamiento floral son rara vez suficientes para provocar la especiación por sí mismos y que se requieren otros atributos ecológicos y/o con mecanismos de incompatibilidad genética que contribuyan al aislamiento reproductivo. Debido a la alta incidencia de especies de *Salvia* con distribución simpátrica (Dieringer et al., 1991), parece poco probable que en estas especies haya pérdidas significativas de polen y/o semillas relacionadas

con forrajeo indiscriminado por parte de los polinizadores. Por lo tanto, se puede considerar que la fidelidad de los polinizadores que hemos registrado en este estudio es relevante en el mantenimiento de la divergencia floral en especies cercanamente emparentadas de *Salvia*.

Actualmente, estamos evaluando la tasa de remoción de polen de las anteras y su deposición en el estigma, tanto por abejas como por colibríes, de ambas especies de *Salvia*, con la finalidad de evaluar la efectividad de ambos grupos de polinizadores. Por el momento, podemos sugerir que la correspondencia entre morfologías florales y gremios de visitantes, que hemos documentado en este trabajo, puede ser un factor que favorezca la coexistencia y floración simultánea de las especies de *Salvia* con atributos florales divergentes.

### Agradecimientos

A la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH por el financiamiento otorgado para la realización de este trabajo. J. Espino agradece a Conacyt por la beca otorgada durante su maestría. A los 2 revisores anónimos por sus valiosos comentarios, los cuales mejoraron sustancialmente el trabajo.

### Literatura citada

- Armbruster, A. S., T. F. Hansen, C. Pélabon, R. Pérez-Barrales y J. Maad. 2009. The adaptive accuracy of flowers: measurement and microevolutionary patterns. *Annals of Botany* 103:1529-1545.
- Beardsley, P. M., A. Yen y R. G. Olmstead. 2003. AFLP phylogeny of *Mimulus* section *Erythranthe* and the evolution of hummingbird pollination. *Evolution* 57:1397-1410.
- Castellanos, M. C., P. Wilson y J. D. Thomson. 2004. 'Antibee' and 'pro-bird' changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *Journal of Evolutionary Biology* 17:876-885.
- Chittka, L., A. Gumbert y J. Kunze. 1997. Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movement within and between plant species. *Behavioral Ecology* 8:239-49.
- Chittka, L., J. D. Thomson y M. N. Waser. 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften* 86:361-77.
- Dieringer, G., T. P. Ramamoorthy y P. Tenorio. 1991. Floral visitors and their behavior to sympatric *Salvia* species (Lamiaceae) in Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 13:75-83.
- Espino, J. 2012. Evaluación de barreras reproductivas y mecanismo de palanca en tres especies simpátricas del género *Salvia* (Lamiaceae). Tesis maestría, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 82 p.
- Faegri, K. y L. Van Der Pijl. 1966. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. 244 p.

- 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.
- Gómez, J. M. y R. Zamora. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. *In* Plant-pollinator interactions, N. M. Waser, J. Ollerton (eds.). The University of Chicago Press, Chicago. p. 145-166.
- Grant, V. 1994. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Science* 91:3-10.
- Heinrich, B. 1976. The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological Monographs* 46:105-28.
- Hernández, D. 2009. Biología reproductiva de *Salvia elegans* (Lamiaceae) en una población natural del estado de Michoacán y bajo condiciones de invernadero. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 36 p.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 2010. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, New York. 851 p.
- Kay, K. M., P. A. Reeves, R. G. Olmstead y D. W. Schemske. 2005. Rapid speciation and the evolution of hummingbird pollination in neotropical *Costus* subgenus *Costus* (Costaceae): evidence from nrDNA ITS and ETS sequences. *American Journal of Botany* 92:1899-1910.
- Kay, K. y R. D. Sargent. 2009. The role of animal pollination in plant speciation: integrating ecology, geography, and genetics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:637-656.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York. 334 p.
- Ollerton, J., R. Alarcón, N. M. Waser, M. Price, S. Watts, L. Cranmer, A. Hingston, P. Craig y J. Rotenberry. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103:1471-1480.
- Ollerton, J., R. Winfree y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321-326.
- Ollerton, J. 1998. Sunbird surprise for syndromes. *Nature* 394:726-727.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1998. Aves de México, guía de campo. Editorial Diana, México, D. F. 473 p.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53-74.
- Ramamoorthy, T. P. y M. Elliott. 1998. Lamiaceae de México: diversidad, distribución, endemismo y evolución. *In* Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 501-526.
- Rocha, M., A. Valera y L. Eguiarte. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littae* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany* 92:1330-1341.
- Rodríguez-Gironés, M. A. y L. Santamaría. 2004. Why are so many bird flowers red? *PLoS Biol.* 2:1515-1519.
- Romero, A. A. 1991. Contribución al conocimiento de los macromicetos del Parque Nacional Cerro de Garnic", Queréndaro-Cd. Hidalgo, Michoacán, México. Tesis, Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 75 p.
- Rzedowski, G. y J. Rzedowski. 2005. Flora fanerogámica del valle de México. Conabio, México, D. F. 1406 p.
- Schemske, D. W. y H. D. Bradshaw. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkey flowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Science* 96:11910-11915.
- Sheffield, R. 1994. The bee genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 209 p.
- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:323-351.
- Thomson, J. D. y P. Wilson. 2008. Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International Journal of Plant Sciences* 169:23-38.
- Walker, J. B. y K. Sytsma. 2007. Staminal evolution in the genus *Salvia* (Lamiaceae): Molecular phylogenetic evidence for multiple origins of the staminal lever. *Annals of Botany* 100:375-391.
- Waser, N. M., L. Chittka, V. Price, N. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043-1060.
- Wester, P. y R. Claßen-Bockhoff. 2011. Pollination syndromes of New World *Salvia* species with special reference to bird pollination. *Missouri Botanical Garden* 98:101-155.
- Wilson, P., M. C. Castellanos, A. D. Wolfe y J. D. Thomson. 2006. Shifts between bee and bird pollination in *Penstemon*. *In* Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization, N. M. Waser y J. Ollerton (eds.). University of Chicago Press, Chicago. p. 47-68.