

46
20j



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ANALISIS COMPARATIVO DE LA BIOLOGIA
FLORAL DE CINCO ESPECIES DE COMPUESTAS
DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL, D. F. (MEXICO)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A

DULCE MARIA FIGUEROA CASTRO

DIR. TESIS: DR. ZENON CANO SANTANA



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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


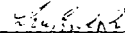
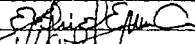
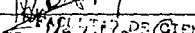



VNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
"Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies
de compuestas del Pedregal de San Angel, D.F. (México)"
realizado por Dulce María Figueroa Castro
con número de cuenta 8927396-8 , pasante de la carrera de Biología
Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Dr. Zenón Cano Santana 
Director de Tesis
Propietario
Dr. Luis Enrique Equiarte Fruns 
Propietario
Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa 
Propietario
Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa 
Suplente
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga 
Suplente

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Alejandro Martínez Mesa

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS

*A mi padre,
donde quiera que se encuentre.*

*A mi madre,
a quien tanto amo.*

*A Pepito y Alejandra,
por sus sonrisas y mucho más.*

AGRADECIMIENTOS

Detrás de la formación de un estudiante existen muchas personas que de una u otra forma siempre contribuyen a su superación. Por ello es que quiero agradecer a todos aquéllos que han hecho posible mi formación como Bióloga.

A mis sinodales: Dr. Luis Eguiarte, Dr. Exequiel Ezcurra, Dr. Ken Oyama y Dra. Coro Arizmendi, quienes con sus valiosos comentarios me ayudaron a mejorar este trabajo.

A mi asesor: Dr. Zenón Cano Santana, a quien le agradezco enormemente el haber dirigido esta tesis, ya que gracias a ello aprendí muchas cosas. Mil gracias por todo el tiempo que le dedicaste a nuestras charlas y también a nuestras discusiones. Gracias por haberme brindado más que tus conocimientos, una amistad, que luego de tantos problemas, me parece que es más hermosa y sincera.

A los doctores Rodolfo Dirzo y Peter Kevan, por la revisión del manuscrito y por sus acertados comentarios que en gran medida enriquecieron este trabajo.

Al CONACYT, porque a través del proyecto 400302-5-0202PN obtuve los recursos necesarios para todos los materiales que utilicé durante la elaboración de este trabajo.

A la Fundación UNAM, por haberme otorgado una beca a través de su programa de "Becas-tesis en proyectos de investigación".

Al Dr. Carlos Beutelspacher, Biól. Alejandro Pérez, Ricardo Ayala y al señor Ibarra, por la determinación oportuna de los insectos colectados durante este trabajo.

A José Luis Villaseñor, Juan Nuñez Farfán y Adelaida Ocampo, por sus comentarios, que siempre fueron útiles para la continuación de este trabajo.

A mis padres y hermanos quienes siempre confiaron en mí y de quienes siempre he tenido el mejor ejemplo de continuar hasta lograr lo que ambiciono. Gracias por todo su cariño y comprensión a lo largo de toda mi vida y gracias por estar conmigo cuando más los he necesitado.

A todos mis profesores, quienes en mucho han contribuido en mi formación. Especialmente a Zenón Cano, por contagiarme tu pasión por la ecología y a Oscar Sánchez, por enseñarme a ver la biología desde otra perspectiva.

A los "pedregaleros": José Luis, Efraín, Raymundo (rayo), Claudia, Carlos (el titino), Edgar (el cangrejo) y Silvia; así como a Antonio Gómez, Ricardo (Valence), Oswaldo, Luz, Gaby, Miguel y Agustín (Tin), por haberme ayudado en las colectas.

A Ricardo (el dt) porque siempre estuviste dispuesto a tomar las fotografías, tanto en el campo como en el laboratorio.

A todos mis amigos y compañeros de la carrera: Carmen, Adriana, Camilo, Rogelio (el gen), Ivonne, Agustín, Luz, Gaby, Miguel, Edgar, Claudia Sánchez y Nélida. A todos ustedes les agradezco su amistad incondicional durante todo este tiempo, ya que eso ha sido un aliciente para continuar trabajando y superándome.

A Edgar, a quien le debo mucho de lo que es esta tesis. Tu bien sabes que este logro mío, es en mucho, también tuyo. Gracias por haber estado siempre dispuesto a ayudarme en el trabajo de campo, así como a motivarme a seguir en todas esas ocasiones en que el panorama se tornaba oscuro. Tu sabes que son tantas las cosas que te agradezco, que sería imposible mencionarlas aquí.

A Herón Huerta, por haberme apoyado todo este tiempo y por la gran ayuda que me brindaste cuando más la necesite.

A Jorge León, quien despertó en mí, la pasión por el maravilloso mundo de los insectos. Gracias por estar siempre a mi lado, a pesar de la distancia.

A Sergio por enseñarme a manejar el programa estadístico y a Marco por tu ayuda para realizar una búsqueda en los momentos finales de esta tesis.

A Norma, Penélope y Jaime, por su valiosa amistad durante todos estos años.

A los vigilantes del jardín botánico, especialmente a Narciso y a Miguel, ya que siempre me permitieron el acceso e hicieron más seguro el trabajo de campo.

Al Pedregal de San Ángel, por brindarme toda esa magia que lo constituye y que en mucho me ayudó a terminar este trabajo.

ÍNDICE

RESUMEN	I
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Biología floral	1
1.2. Polinización	1
1.3. Fenología floral y polinización	10
1.4. Las compuestas y sus polinizadores	10
1.5. Las compuestas en el Pedregal de San Ángel	14
II. OBJETIVOS	16
III. SITIO DE ESTUDIO	18
IV. SISTEMA DE ESTUDIO	20
V. MÉTODOS	26
5.1. Fenología reproductiva	26
5.2. Ontogenia de las estructuras reproductivas	27
5.3. Visitadores florales	28
5.4. Movimientos ligulares en <i>Dahlia coccinea</i>	31
5.5. Experimentos de polinización	31
VI. RESULTADOS	34
6.1. Observaciones fenológicas	34
6.2. Ontogenia de las estructuras reproductivas	41
6.3. Visitadores florales	43
6.4. Apertura ligular en <i>Dahlia coccinea</i>	68
6.5. Experimentos de polinización	71
VII. DISCUSIÓN	74
7.1. Fenología reproductiva	74
7.2. Ontogenia reproductiva	75
7.3. Visitadores florales y su papel en la producción de semillas	76
7.4. Condiciones ambientales y actividad de los insectos	78
7.5. Biología reproductiva de <i>Eupatorium petiolare</i>	78
7.6. Biología reproductiva de <i>Senecio praecox</i>	79
7.7. Biología reproductiva de <i>Dahlia coccinea</i>	82
7.8. Biología reproductiva de <i>Tagetes lunulata</i>	84
7.9. Biología reproductiva de <i>Verbesina virgata</i>	84
7.10. Biología reproductiva y variabilidad espacial	86
7.11. Conservación y ecología de la polinización	87
7.12. Perspectivas	88
VIII. LITERATURA CITADA	90
APÉNDICE 1	98
APÉNDICE 2	99

RESUMEN

En el presente trabajo se estudió la biología floral de cinco especies de compuestas muy abundantes en la Reserva del Pedregal de San Ángel: *Eupatorium petiolare*, *Senecio praecox*, *Dahlia coccinea*, *Tagetes lunulata* y *Verbesina virgata*.

Para ello: (a) se estudió la fenología de cada una de las especies durante su periodo de floración, (b) se hicieron observaciones de la duración de cada uno de los estadios de desarrollo por los que pasan las estructuras reproductivas, (c) se realizaron colectas de sus visitantes florales a lo largo de 24 h, (d) se determinó la relación entre la temperatura y la humedad relativa ambientales con la abundancia de insectos antófilos, (e) se determinó experimentalmente la eficiencia de distintos vectores de polen (viento, polinizadores diurnos, polinizadores nocturnos y autofertilización) en la producción de semillas de *E. petiolare*, *T. lunulata*, *D. coccinea* y *V. virgata*, (f) se determinó experimentalmente el éxito reproductivo de *D. coccinea* y *V. virgata* en ambientes abiertos y cerrados y (g) se determinó la variación nocturna en el grado de apertura ligular de *D. coccinea*.

La fenología de las cinco especies fue distinta: dos especies florecieron en secas, dos en plena temporada de lluvias y una a principios de secas. Se encontró que la disponibilidad de recursos, determinada por la heterogeneidad ambiental, tiene un efecto determinante en la producción de estructuras reproductivas. En los sitios abiertos la producción de éstas fue mayor que en los sitios sombreados. La variación ambiental influyó en los patrones fenológicos de las compuestas. De manera general, se observó una mayor duración de las estructuras reproductivas en los sitios cerrados que en los sitios abiertos. La influencia de la variación ambiental en la producción de semillas se observó sólo en *Verbesina virgata*, donde en los sitios abiertos la producción fue significativamente mayor que en los sitios cerrados (sol: 87.8 ± 1.9 ; sombra: 70.9 ± 1.6 semillas). Esto no ocurrió en *D. coccinea*.

Las cinco especies de estudio fueron visitadas por una gran variedad de insectos antófilos, entre los que destacaron algunos muy especializados como los Hymenoptera y los Lepidoptera y otros tan generalistas como los Diptera y los Coleoptera; sin embargo, los gremios de visitantes para cada una de las compuestas fueron muy diferentes.

Los miembros de los órdenes Diptera y Lepidoptera fueron los más diversos (46 y 54 especies, respectivamente), mientras que los himenópteros constituyeron los más abundantes durante el periodo diurno. Los coleópteros fueron poco diversos y abundantes.

En general, las compuestas de estudio son auto-compatibles y no dependen de vectores bióticos y/o abióticos para su polinización, excepto en el caso de *D. coccinea*, especie que depende por completo de sus visitantes diurnos (*Bombus*, *Apis mellifera* y *Cheilosia*); mientras que los coleópteros, a pesar de ser tan abundantes en *D. coccinea*, no juegan un papel importante en su polinización.

La actividad de los insectos antófilos se encuentra determinada por factores físicos como la temperatura y la humedad. Así pues, a mayor temperatura y menor humedad, la actividad se ve incrementada. Las hormigas encontradas sobre *Senecio praecox* mostraron una conducta diferente, ya que a temperaturas más bajas experimentaron una mayor actividad.

Las inflorescencias de *Dahlia coccinea* cierran sus lígulas durante la noche posiblemente como un mecanismo para evitar la pérdida de polen por vectores no eficientes.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Biología floral

La biología floral estudia la producción de flores, el desarrollo de los gametos, los mecanismos de polinización y los patrones de cruce que determinan la calidad y la cantidad de semillas de una especie vegetal dada (Eguiarte, 1983). La biología floral aborda el análisis de: (i) la producción de flores a nivel poblacional, (ii) cuántos y cuáles individuos producen flores, (iii) en qué proporción son producidas en el tiempo, (iv) cuándo y cómo se ofrece el polen, (v) durante qué periodo se encuentra receptivo el estigma, (vi) cuáles son y cuál es el comportamiento (en el caso de vectores bióticos) de los vectores de polinización y (vii) la existencia de auto-compatibilidad y auto-polinización (Eguiarte, 1983).

La evolución de la biología floral de una especie vegetal mantiene una estrecha relación interdependiente con el comportamiento de forrajeo de sus visitantes florales (Heinrich, 1975).

1.2. Polinización

La polinización es la transferencia de polen desde las estructuras reproductivas masculinas de las flores (las anteras) a las partes femeninas (los estigmas) de la misma u otra flor (Eguiarte, 1983; Bertin, 1989; Begon *et al.* 1990). En este proceso pueden intervenir factores bióticos y abióticos que permiten el transporte exitoso del polen y, por tanto, la fecundación de los óvulos. Entre los elementos bióticos, se encuentran animales tales como insectos, aves y murciélagos que han desarrollado una relación mutualista con las plantas, las cuales les pueden proporcionar los nutrientes necesarios para su subsistencia; mientras que se favorecen con dicho transporte de polen que hace posible su reproducción sexual (Bertin, 1989).

Las relaciones entre las plantas y los insectos acarreadores de polen constituyen el resultado de un proceso evolutivo que inició desde el Devónico (Kevan y Baker, 1983) y que ha perdurado por alrededor de 225 millones de años (Price, 1984). El registro fósil muestra que durante el Carbonífero se desarrollaron los primeros insectos alados, pero no fue sino hasta el Triásico cuando surgieron las primeras plantas con flores explotables como recurso alimenticio (Price, 1984). En ese entonces, los coleópteros experimentaron una alta tasa de especiación constituyéndose como el primer gran grupo de polinizadores (Price, 1984; Jones, 1988).

1.2.1. Síndromes de polinización. En el momento en que los insectos se convirtieron en los principales vectores de polen de las plantas con flores, éstas respondieron evolutivamente mediante el desarrollo de características que funcionaran como atrayentes, tales como la producción de néctar, la presentación secundaria de polen, el desarrollo de un perianto grande y vistoso y periodos de anthesis sincronizados con la actividad de los polinizadores (Faegri y van der Pijl, 1971; Harder y Wilson, 1994), asegurando así, las visitas de los animales polinizadores y obteniendo mayor éxito reproductivo que si la polinización fuese sólo por la acción del viento (Bertin, 1989).

La composición de gremios de visitantes florales que puede recibir una planta, dependen de su morfología floral (Bertin, 1989; Brown y Hopkins, 1995), por lo que la forma, el color y el aroma de las flores son características que permiten el acceso sólo a ciertos polinizadores (Price, 1984). De acuerdo con esto, se ha hecho una clasificación de los tipos florales característicos de los principales grupos de visitantes conocidos como polinizadores (Tabla 1). Sin embargo, esta clasificación no incluye a grupos de insectos que pueden posarse sobre las flores y ocasionar polinización accidental, como es el caso de chinches y cucarachas (Faegri y van der Pijl, 1971).

Tabla 1. Características florales de los síndromes de polinización por insectos más frecuentes. Tomado de Faegri y van der Pijl (1971), Proctor y Yeo (1973), Kevan y Baker (1983), Richards (1986), Jones (1988), Bertin (1989) y Parra *et al.* (1993).

Síndrome	Características Florales			
	Color	Aroma	Forma	Recompensa
Melitofilia (Hymenoptera)	Colores brillantes (azul, púrpura, amarillo y malva) y a veces blanco; con guías de néctar.	Aromas suaves y frescos, no muy fuertes.	Flores profundamente zigomórficas; semi-cerradas; con plataforma de aterrizaje, mecánicamente fuertes. Organos sexuales ocultos	Polen y/o néctar que pueden o no estar ocultos. Con altas concentraciones de néctar, pero en cantidades moderadas.
Miofilia (Diptera)	Brillantes (amarillo) a opacos. Guías de néctar frecuentemente presentes.	Aromas imperceptibles o totalmente ausentes.	Con forma regular, simple, de plato o disco. Los órganos sexuales se encuentran expuestos	Polen y néctar expuestos.
Sapromiofilia (Diptera)	Colores opacos, oscuros; verde, morado o café. Sin guías de néctar.	De carroña, almizcleros y/o fúngicos, o de sustancias en descomposición	Con forma de disco o plato, radial; desarrolladas a manera de trampas, con ventanas transparentes y tricomas o apéndices móviles. Organos sexuales ubicados dentro de la flor	Generalmente sin atrayentes primarios
Psicofilia (Lepidoptera Rhopalocera)	Vividis, principalmente rosa y rojo, algunas veces azul. Con guías de néctar.	Aromas ligeros, generalmente frescos y agradables	De antesis diurna, las flores presentan tubos largos y estrechos, de márgenes lisos, con o sin plataforma de aterrizaje. Flores dispuestas de manera vertical, radiales, anteras fijas. Con guías mecánicas para la proboscis.	Néctar abundante en tubos largos y estrechos, o en espolones
Falaenofilia (Lepidoptera Heterocera)	Principalmente blancas, palo de rosa, de colores pálidos o amarillentos; algunas veces rojas. Guías de néctar generalmente ausentes.	Aromas fuertes, muy dulces durante la noche	Flores zigomorfas de antesis nocturna. Sin plataforma de aterrizaje. Márgenes profundamente disectados. Flores dispuestas horizontalmente o pendientes.	Néctar más abundante que en las flores de mariposas, ubicado en tubos largos y estrechos o en espolones
Cantarofilia (Coleoptera)	Colores opacos, generalmente verdes o blancos. Sin guías de néctar	Fuertes, generalmente aminoides, de frutas en fermentación, o espermáticos	Flores amórficas o hapliomórficas, solitarias y largas, pequeñas y agregadas o en forma de disco. Abiertas y de fácil acceso. Con los órganos sexuales expuestos.	Atrayentes fácilmente accesibles. Néctar, polen y partes florales

La clasificación de las flores bajo ciertos síndromes no excluye la posibilidad de que las flores morfológicamente características de un cierto grupo de visitantes, sean frecuentadas por una amplia gama de polinizadores (Waser *et al.*, 1996), o bien, que su polinización sea efectuada por la acción de agentes tanto bióticos como abióticos (Richards, 1986; Waser *et al.*, 1996).

La polinización abiótica, sobre todo la anemófila (por viento), a pesar de ser más azarosa que la entomófila (Faegri y van der Pijl, 1971), también juega un papel importante en la producción de semillas, sobre todo de pastos, juncos y árboles que se desarrollan en comunidades con pocas especies y en sitios abiertos con vegetación esparcida (Whitehead, 1969; Faegri y van der Pijl, 1971; Richards, 1986).

En las plantas anemófilas, las funciones de producción y recepción de polen son independientes y los órganos involucrados pueden encontrarse separados (Faegri y van der Pijl, 1971). Las plantas que son polinizadas por viento, generalmente presentan flores con las siguientes características (Whitehead, 1969; Faegri y van der Pijl, 1971; Richards, 1986; Arroyo y Herrera, 1988; Bertin, 1989): (i) pequeñas, (ii) poco atractivas, (iii) estigmas exertos, largos, plumosos y pinados y con una gran superficie para la captura del polen, (iv) estambres exertos, largos, de filamentos delgados, (v) anteras largas, expuestas, que producen gran cantidad de polen, (vi) granos de polen secos y que dehiscen rápidamente, (vii) pétalos reducidos o ausentes, (viii) no producen néctar, ni aroma, y (ix) las brácteas y el perianto, cuando están presentes, suelen ser de colores verdes, café oscuro o rojizo.

La prevalencia de la anemofilia se ha dado gracias a la cercanía que puede existir entre individuos de la misma especie, lo que reduce las probabilidades de que el polen sea interceptado por vegetación ajena; además, este vector de polen es más frecuente entre plantas que se desarrollan en sitios con poca precipitación y donde la vegetación es abierta o con una temporada de secas muy marcada, y donde la diversidad vegetal y de polinizadores son bajas (Whitehead, 1969).

La acción simultánea de agentes polinizadores bióticos y abióticos resulta frecuente (Richards, 1986; Waser *et al.*, 1996). En estos casos se reconoce que la anemofilia y la entomofilia tienen diferente importancia relativa para la polinización de las plantas que las presentan (Grashoff y Beaman, 1970; Meeuse, 1978; Stelleman, 1978; Faegri y van der Pijl, 1971).

Se ha sugerido que el desarrollo evolutivo de la anemofilia y la autogamia (transferencia de polen dentro de la misma flor) ha ocurrido de manera gradual y como una respuesta a la falta de polinizadores, resultado del estrés ambiental al que se encuentran sometidas las especies vegetales (Grashoff y Beaman, 1970). La auto-compatibilidad es un mecanismo que puede verse incrementado conforme envejece la flor, de tal manera que si la polinización cruzada no llega a efectuarse, entonces se produce la auto-fertilización (Faegri y van der Pijl, 1971). Sin embargo, el desarrollo de la autopolinización o autogamia no siempre conduce a la producción de semillas viables, ya que éstas sólo se producen en plantas auto-compatibles (Bertin, 1989).

1.2.2. Factores que afectan la actividad de forrajeo de los polinizadores.

Generalmente, el mutualismo planta-polinizador es una interacción poco específica, ya que se puede encontrar a una gran diversidad de animales interactuando con una especie de planta, o bien, a una gran diversidad de plantas interrelacionándose con una especie de polinizador (Faegri y van der Pijl, 1971; Richards, 1986; Bertin, 1989; Eguiarte *et al.*, 1994; Waser *et al.*, 1996). Sin embargo, las plantas tienden a estrechar su ámbito de visitantes florales mediante el desarrollo no sólo de mecanismos de atracción para sus polinizadores sino también de mecanismos que les permitan competir por ellos (Kevan y Baker, 1983; Rathcke, 1983; Price, 1984; Richards, 1986). Esto ocurre con la finalidad de tener una polinización más eficiente, encaminada al éxito en la fertilización (Rathcke, 1983), que se refleja en un incremento en la producción de semillas (Keys *et al.*, 1995). Para atraer y competir exitosamente por los polinizadores, las plantas han desarrollado formas, colores y aromas particulares (Price, 1984), o bien, han diversificado e incrementado los atrayentes florales (Leppik, 1977; Kevan y Baker, 1983). En otros casos, han desarrollado grandes y vistosas

inflorescencias que multiplican el efecto que podría proporcionar una flor individual (Kevan y Baker, 1983; Richards, 1986). Todas estas características tienen como función atraer y permitir el acceso sólo a los visitantes florales especializados para la polinización (Richards, 1986). El desarrollo de tales características puede conducir al establecimiento de una constancia floral, la cual se define como la tendencia de un polinizador a forrajear sólo en una especie vegetal aún en presencia de otras especies en floración (Levin y Anderson, 1970).

Poco se sabe acerca de la efectividad relativa que cada especie de polinizador tiene en la producción de frutos (Motten *et al.*, 1981). Sin embargo, se sabe que la efectividad en la polinización depende de los siguientes factores: (i) la selectividad y la constancia floral, (ii) la disponibilidad y eficiencia de polinizadores, (iii) los patrones de actividad diurna en relación a la dehiscencia floral y la receptividad estigmática, (iv) los patrones de vuelo y las distancias recorridas, (v) la estructura y densidad floral, (vi) la diversidad de especies en floración, (vii) el volumen, concentración, constitución y distribución del néctar entre las flores, (viii) el daño sobre las estructuras florales causado por herbívoros y (ix) la correcta transferencia del polen (Heithaus *et al.*, 1982; Kevan y Baker, 1983; Rathcke, 1983; Domínguez y Nuñez-Farfán, 1994; Willmer *et al.*, 1994). Todos estos factores pueden determinar la disponibilidad de polinizadores de una planta, lo cual se puede reflejar en la producción de semillas (Rathcke, 1983). Fishbein y Venable (1996) sugieren que la efectividad en la polinización puede depender de la composición y abundancia relativa de los taxa que constituyen la fauna visitadora de flores.

La eficiencia en la producción de frutos y semillas también depende de los vectores de polen de cada planta así como del comportamiento de los vectores bióticos. Como consecuencia, se puede ver afectado el flujo génico, así como la estructura genética de las poblaciones de plantas. De este modo, si el polinizador visita flores de una planta individual, la fertilización se dará por auto-polinización y no habrá flujo génico; mientras que si el polinizador visita a muchas plantas y en cada una de ellas visita pocas flores, entonces el resultado será un flujo génico mucho mayor (Eguiarte, 1983).

La actividad forrajeadora se puede ver afectada por factores ambientales como luz, temperatura, humedad y viento (Kevan y Baker, 1983; Willmer *et al.*, 1994), ya que bajo ciertas condiciones la proporción de polinizadores puede llegar a disminuir considerablemente (Schmitt, 1980). La luz determina las horas de mayor actividad de los insectos (Kevan y Baker, 1983). Las bajas temperaturas pueden inhibir la actividad de los visitantes, sobre todo de los nocturnos (Keys, *et al.*, 1995), aunque su efecto puede resultar insignificante para aquellos capaces de termorregular (May, 1979). Por su parte, el viento también puede disminuir la actividad de los insectos, pero puede producir polinización abiótica (por viento) o auto-polinización. La humedad puede afectar sobre la concentración del néctar ofrecido (Kevan y Baker, 1983). Se ha sugerido que la actividad forrajeadora es favorecida en climas secos y soleados, así como en sitios abiertos o con vegetación caducifolia, donde las flores resultan mucho más visibles (Krebs, 1985).

Los sistemas de polinización pueden ser modificados por los ambientes extremos, los cuales determinan la presencia o ausencia de los polinizadores (Kevan y Baker, 1983). Así, los periodos de floración y de actividad de los polinizadores pueden modificarse para coincidir en las temporadas más favorables (Linsley *et al.*, 1963; Eisikowitch y Galil, 1971) o bien, las plantas pueden adoptar un mecanismo abiótico de polinización, incluyendo la auto-polinización (Whitehead, 1969; Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983).

1.2.3. Atrayentes florales. Los insectos antófilos se han adaptado a su hábitat mediante la visión, el olfato, el gusto y el tacto (Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989). Como una consecuencia de ello y con el fin de ser más atractivas a sus polinizadores, las plantas han desarrollado características florales muy peculiares, siendo la principal de ellas, la producción de néctar, que junto con el polen, constituye una de las dietas alimenticias más ricas y buscadas por los insectos antófilos (Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989; Begon *et al.*, 1990). El néctar, por su alto contenido energético, es de gran importancia para los insectos (Kevan y Baker, 1983; Price, 1984), ya que los azúcares contenidos en el néctar permiten a los polinizadores

llevar a cabo sus actividades, proveyéndoles además, nutrientes que permiten incrementar su sobrevivencia y fecundidad (Kevan y Baker, 1983; Rathcke, 1983). Por su parte, el polen constituye uno de los alimentos principales de las larvas de Apidae, moscas, escarabajos, trips y algunos ortópteros y mariposas (Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983).

En la relación polinizador-planta, la coloración, el aroma y la forma y tamaño de la flor también juegan un papel primordial en la atracción de los insectos antófilos (Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989). Algunas flores, por ejemplo, tienen la capacidad de reflejar los rayos UV del sol (Kevan y Baker, 1983; Richards, 1986), lo cual puede funcionar como una clave que indica a los insectos el volumen y calidad de la recompensa ofrecida por la flor, ya que conforme una flor envejece, su color y reflejo de UV cambia (Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983; Richards, 1986; Bertin, 1989), de igual manera que disminuye la disposición de polen y néctar producidos (Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983; Willmer *et al.*, 1994) así como la receptividad del estigma (Richards, 1986).

Las guías de néctar son líneas de colores contrastantes con la tonalidad de los pétalos o en patrones de ultravioleta que radian desde el centro de la flor (Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989) y son éstas, las que dirigen los movimientos de los visitantes, conduciéndolos hacia el néctar y a las partes reproductivas de la flor de manera más fácil (Bertin, 1989).

La coloración de las flores también es importante en cuanto al contraste que debe tener con el entorno, ya que debe sobresalir de éste (Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989), de manera que la atracción de sus polinizadores sea más fácil (Faegri y van der Pijl, 1971). Así, en sitios sombreados u oscuros, las flores tienden a ser de colores pálidos o blanquecinos, mientras que las plantas que se desarrollan en sitios abiertos tienden a desarrollar colores más bien brillantes (Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989).

La estructura floral también es importante para el éxito de la polinización (Price, 1984). Por ejemplo, las flores con bordes más irregulares y de mayor tamaño, resultan más atractivas para los insectos (Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983).

Los aromas producidos por las flores pueden actuar a larga distancia, aunque generalmente lo hacen a distancias cortas. Los atrayentes aromáticos pueden ser miméticos de aromas particulares que son preferidos por ciertos grupos de polinizadores (Kevan y Baker, 1983).

Además de los atrayentes florales ya mencionados, las flores también resultan atractivas a sus visitantes al ofrecerles otros beneficios, tales como sitios de depredación, de cópula y oviposición, perfumes, protección, aceites, calor, resinas, gomas y las propias partes florales como alimento (Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983; Richards, 1986; Bertin, 1989).

El desarrollo de inflorescencias por parte de una gran variedad de especies de plantas es un atrayente más que ha proporcionado ciertas ventajas tanto a las plantas que las desarrollan como a los insectos que las visitan. Estos se benefician con una mayor recompensa por cada vuelo que hacen, mientras que las plantas pueden obtener visitas más frecuentes si la receptividad de las flores es alternada; además, dentro de la propia inflorescencia puede existir cierta especialización funcional, donde diferentes grupos de flores son dirigidas hacia la atracción, las funciones sexuales y la producción de recompensas (Richards, 1986).

La densidad floral puede ser un factor que determine la actividad forrajeadora de los insectos antófilos y por tanto, la producción de frutos y semillas viables (House, 1993). En sitios con bajas densidades florales se han observado bajas frecuencias de visitas, o bien, poca fidelidad y/o especialización por parte de los visitantes (Levin y Anderson, 1970; Rathcke, 1983; Búrquez *et al.*, 1994); mientras que en sitios con altas densidades se ha observado que la producción de frutos es mucho mayor y que los polinizadores se vuelven más sedentarios y territoriales (Linhart, 1973; Feisinger, 1976; Stephenson, 1982; Búrquez *et al.*, 1994). La frecuencia de visitas por parte de algunos polinizadores como abejorros y colibríes, depende de la densidad de las inflorescencias, así como del tamaño y la forma de los parches florales (Levin y Anderson, 1970; Rathcke, 1983).

De igual manera que las flores han desarrollado una gran variedad de características y mecanismos de engaño en búsqueda de más y mejores polinizadores,

también los insectos han desarrollado habilidades que les han permitido obtener recompensas sin llegar a polinizar a las plantas. Se sabe que no todos los insectos que se posan sobre las flores son polinizadores eficientes (Kevan y Baker, 1983). Existen grupos considerados como robadores y que incluyen a algunos halictidos (Hymenoptera), hormigas, trips, coleópteros y dípteros (Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989). Estos insectos visitan la flor, remueven los recursos pero jamás o rara vez la polinizan (Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989). Por su parte, los verdaderos robadores de néctar, como algunas hormigas, abejorros y algunas aves, sí pueden llegar a polinizar a la flor, pero generalmente producen algún daño en el tejido floral (Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989).

1.3. Fenología floral y polinización

La fenología es el estudio de los fenómenos rítmicos de las plantas y de la vegetación (Eguiarte, 1983). La fenología floral es un factor que ha determinado el éxito reproductivo de las angiospermas, ya que los patrones de floración de algunas especies vegetales están íntimamente relacionados con las épocas en que los polinizadores son más abundantes, por lo que se puede considerar que dichos patrones de floración de las plantas se encuentran determinados por la propia fenología de los polinizadores (Bertin, 1989); sin embargo, aún se desconoce cuál de éstos factores se ha desarrollado en respuesta al otro (Rathcke y Lacey, 1985).

1.4. Las compuestas y sus polinizadores

Leppik (1977) hizo una revisión de las características morfológicas de las flores de las compuestas y el papel que éstas tienen en la atracción a los polinizadores. Las cabezuelas de las compuestas juegan un papel primordial en la atracción de los polinizadores, ya que por agrupar a un gran número de flores dentro de un involucre, semejan una flor individual, tanto biológica como funcionalmente; donde las brácteas funcionan como sépalos, las flores marginales como pétalos y las flores del disco, por estar estrechamente agregadas, semejan la parte central de una flor individual; pero que resulta más conspicua y por lo tanto, más atractiva para los polinizadores. El

arreglo diferencial entre las flores del disco y las marginales (éstas últimas dirigidas hacia afuera mediante una elongación de las flores liguladas), aunado a las diferencias de coloración entre los dos tipos florales, proporciona tanto atracción como una superficie plana constituida de muchos órganos reproductivos sobresalientes, que funcionan como una plataforma de aterrizaje sobre la que los insectos visitantes pueden caminar lentamente (Sullivan, 1975; Jeffrey, 1977; Leppik, 1977). Todo esto tiene como consecuencia una fertilización más rápida y sobre una gran cantidad de flores en comparación con la que se puede producir en flores solitarias.

Los capítulos de las compuestas generalmente tienen un patrón numérico de flores marginales bien definido (8, 6, 5, 4, 3, 2, y muy rara vez 1); el cual se ve expresado en el tamaño, forma, aroma y color definidos que imitan las características y arreglo de los pétalos de flores solitarias, pudiendo llegarlas a sobrepasar en atracción y apariencia. Dichos patrones numéricos sirven como marcadores para los polinizadores, ayudándolos a localizar a las plantas que les proporcionan mayores y mejores beneficios, sobre todo, en cuanto a calidad y cantidad de néctar se refiere (Leppik, 1977).

Se ha sugerido que las flores marginales, por ser conspicuas, están asociadas con la polinización cruzada (Leppik, 1977). Sin embargo, Burt (1977) sostiene que no debe considerarse que las cabezuelas sin flores marginales son necesariamente auto-polinizables, ya que estas flores pueden resultar atractivas a los polinizadores, por su tamaño, color o aroma.

En algunas compuestas, sobre todo dentro de las pertenecientes a la Subfamilia Tubuliflorae, las cabezuelas pueden reagruparse en capítulos compuestos, estrechamente agregados que resultan más atrayentes a los polinizadores (Heywood *et al.*, 1977; Leppik, 1977).

Las evidencias fósiles muestran que las compuestas aparecieron en el Paleoceno, presentando ya sus características inflorescencias con plataforma de aterrizaje (Price, 1984), las cuales eran visitadas por algunos miembros del Orden Coleoptera (Leppik, 1977).

Las cabezuelas de las compuestas son visitadas por un amplio conjunto de polinizadores, dentro de los que se incluyen principalmente a las aves y a los insectos; siendo éstos últimos los más frecuentes (Grashoff y Beaman, 1970; Heywood *et al.*, 1977; Leppik, 1977; Domínguez y Nuñez-Farfán, 1994). Los animales antófilos que visitan las cabezuelas de las compuestas presentan diferentes grados de especialización, pudiendo ser tan generalistas como escarabajos, chinches, avispas y moscas o tan especializados como abejas, abejorros, mariposas y algunas palomillas, las cuales visitan especies de compuestas con un mayor grado evolutivo en sus cabezuelas (Leppik, 1977). El viento es otro de los principales vectores de polen de las compuestas (Grashoff y Beaman, 1970). En la Tabla 2 se muestran algunos de los visitadores florales que han sido reportados sobre las cabezuelas de plantas de la Familia Compositae.

Las mariposas constituyen un vector de polen de gran importancia para las compuestas, ya que por su capacidad de vuelo pueden transportarlo de un individuo a otro de la misma especie a distancias relativamente grandes (Schmitt, 1980; Domínguez y Nuñez-Farfán, 1994; Carrillo, 1995), lo que produce un alto grado de entrecruzamiento; por otro lado, también resultan importantes por el hecho de que al posarse sobre las cabezuelas pueden producir un gran número de auto-polinizaciones (Domínguez y Nuñez-Farfán, 1994). Sin embargo, aún se desconoce su grado de efectividad y especificidad como polinizadores, llegando a considerárseles como oportunistas que sólo emplean los recursos de acuerdo a su abundancia, aprovechando el fácil acceso que tienen al néctar y al polen (Domínguez y Nuñez-Farfán, 1994).

Por otro lado, se sabe que existen algunos géneros de compuestas como *Eupatorium*, así como miembros de las Tribus Anthemideae y Ambrosiae, en donde el polen es liberado gradualmente, favoreciendo entonces, la polinización por viento (Whitehead, 1969; Grashoff y Beaman, 1970; Leppik, 1977; Arroyo y Herrera, 1988). Las especies del género *Eupatorium*, por presentar polen con ornamentaciones reducidas, son polinizadas por viento (Grashoff y Beaman, 1970; Sullivan, 1975), aunque no se excluye la posibilidad de que sean visitadas ocasionalmente por

Tabla 2. Lista de algunos de los polinizadores que han sido reportados como visitantes de las compuestas

Polinizador	Planta	Referencia
Coleoptera		
<i>Ancybocera bicolor</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Chaulognathus pennsylvanicus</i>	<i>Solidago</i> spp.	Gross y Werner (1983) ¹
<i>Isotriphoxus erratica</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Stator pruninus</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Tragidion coquus</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
Diptera		
<i>Bibio pomonae</i>	<i>Senecio jacobaea</i>	Proctor y Yeo (1973) ²
Ceratopogonidae	<i>Senecio jacobaea</i>	Proctor y Yeo (1973) ²
<i>Copestylum melibaeum</i>	Compositae	Butze y Sampedro (1979) ³
Nematocera	<i>Senecio</i> sp.	Proctor y Yeo (1973) ²
<i>Paragus haemorrhous</i>	Compositae	Butze y Sampedro (1979) ³
<i>Platycheirus chaetopoda</i>	<i>Senecio praecox</i>	Butze y Sampedro (1979) ³
<i>Plecia nearctica</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Sarcodexia rufiventris</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Senopterina caerulescens</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
Stratiomyidae	<i>Senecio jacobaea</i>	Proctor y Yeo (1973) ²
Syrphidae	<i>Solidago</i> spp.	Gross y Werner (1983) ¹
<i>Tomoplagia obliqua</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Toxomerus mutuus</i>	Compositae	Butze y Sampedro (1979) ³
<i>Trupanea acinobola</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
Hymenoptera		
<i>Andrena</i> sp.	Compositae	Proctor y Yeo (1973) ²
<i>Apis mellifera</i>	Compositae	Schmitt (1980) ⁴ ; Domínguez y Nuñez-Farfán (1994) ³
<i>Apis</i> spp.	<i>Solidago</i> spp.	Gross y Werner (1983) ¹
<i>Bombus</i> sp.	Compositae	Schmitt (1980) ⁴ ; Domínguez y Nuñez-Farfán (1994) ³
<i>Colletes</i> sp.	Compositae	Proctor y Yeo (1973) ²
<i>Halictus</i> sp.	Compositae	Proctor y Yeo (1973) ²
<i>Pepsis</i> sp.	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Polistes</i> sp.	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Scolia</i> sp.	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Sphex</i> sp.	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
Lepidoptera		
<i>Aelops clavipes</i>	<i>Dahlia coccinea</i>	Beutelspacher (1972) ¹
<i>Atides halosus</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
Danaidae	<i>Senecio</i> spp.	Hegnauer (1977) ²
Danaidae	<i>Eupatorium</i> spp.	Hegnauer (1977) ²
<i>Danaus gilippus</i>	<i>Helianthus annuus</i>	Beutelspacher (1980) ⁴
<i>Danaus plexippus</i>	<i>Helianthus annuus</i>	Beutelspacher (1980) ⁴
<i>Euphydryas</i> sp.	<i>Senecio integerrimus</i>	Schmitt (1983) ⁴
<i>Heliothis virescens</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
Hesperiidae	<i>Helianthus annuus</i>	Beutelspacher (1980) ⁴
<i>Lybthea bachmani</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Nymphalis antiopa</i>	Compositae	Beutelspacher (1980) ⁴
<i>Spragueia guttata</i>	<i>Bacharis neglecta</i>	Boldt y Robbins (1987) ¹
<i>Vanessa</i> spp.	<i>Senecio integerrimus</i>	Schmitt (1983) ⁴

¹Reportado para Estados Unidos.

²Reportado sin localidad específica.

³Reportado para el Pedregal de San Angel.

⁴Reportado para el Valle de México.

insectos, ya que *Eupatorium* spp. presentan nectarios bien desarrollados (Grashoff y Beaman, 1970). Estudios realizados en dos especies de *Eupatorium* muestran que de acuerdo a la morfología floral y al tipo de fruto, dichas especies son polinizadas por insectos, aunque el polen que no es removido por éstos, puede ser llevado por el viento (Grashoff y Beaman, 1970). Por otra parte, Grashoff y Beaman (1970) consideran que la adaptabilidad a la polinización por viento no es sino el resultado de un decremento de insectos polinizadores, consecuencia del estrés ambiental. Burt (1977) considera que las compuestas son básicamente auto-incompatibles, pero también menciona que el conocimiento existente a este respecto, dentro de la familia, es aún muy reducido.

1.5. Las compuestas en el Pedregal de San Ángel.

La flora total que habita en la Reserva del Pedregal de San Ángel es de 301 especies agrupadas en 61 familias de fanerógamas (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). De acuerdo con Valiente-Banuet y De Luna (1990) las familias más importantes son: Compositae, con 59 especies, conformando el 20% de la flora total; Gramineae, con 34 especies, constituyendo el 11%; Orchidaceae, con 21 especies, conforma el 7% del total y Leguminosae con 15 especies que constituyen el 5%.

Los miembros de la Familia Compositae también son importantes por la producción de biomasa y energía que aportan al ecosistema del Pedregal, lo cual las hace ser elementos fisonómicos y estructurales muy evidentes de la Reserva. Las compuestas contribuyen con poco más del 32.6% de la productividad primaria neta aérea (PPNA) del ecosistema, en particular, *Verbesina. virgata* contribuye con el 15.1% de la PPNA, *Dahlia coccinea*, con 9.6%), *Senecio praecox* 4.8%, *Eupatorium petiolare* 2.5%, *Stevia salicifolia* 1.3%, *Montanoa tomentosa* 0.7%, *Baccharis ramulosa* 0.6%, y *Brickellia veronicaefolia* 0.5% (Cano-Santana, 1994a). Otras especies que pueden tener una contribución significativa son *Tagetes lunulata*, *T. micrantha* y *Stevia ovata* (Z. Cano-Santana, com. pers.). De acuerdo con lo anterior, los miembros de esta

familia de plantas son importantes en el funcionamiento del ecosistema, ya que representan una parte fundamental del almacenamiento de energía disponible para los demás elementos de los siguientes niveles tróficos. Las compuestas dentro de la Reserva constituyen un recurso básico para animales folívoros, nectarívoros y polinívoros (Cano-Santana, 1994a). Un ejemplo de esto, lo constituye *D. coccinea*, ya que de acuerdo con Soberón *et al.* (1991) esta compuesta recibe en sus inflorescencias a más de 25 especies de insectos.

Se conoce poco sobre la ecología básica de las especies más importantes dentro del Pedregal de San Ángel (Cano-Santana, 1994a), por lo que resultaría importante y necesario conocer tales aspectos de las compuestas. De ahí que el presente estudio pretende abundar en el conocimiento de aspectos ecológicos y reproductivos básicos de cinco de las especies más importantes dentro de la Reserva.

II. OBJETIVOS

El presente trabajo pretende conocer y comparar la biología reproductiva de cinco especies de compuestas características de la Reserva del Pedregal de San Ángel: *Eupatorium petiolare*, *Senecio praecox*, *Dahlia coccinea*, *Tagetes lunulata* y *Verbesina virgata*.

Los objetivos particulares de este estudio son los siguientes:

1. Explorar la existencia de evidencias de que la fenología floral pueda estar determinada por exclusión competitiva por polinizadores.
2. Conocer y comparar los gremios de insectos visitantes de las cinco especies de estudio.
3. Explorar la existencia de auto-compatibilidad en las cabezuelas de las compuestas de estudio.
4. Determinar la relación entre la abundancia de visitantes florales respecto de la temperatura y humedad ambientales.
5. Determinar el efecto de diferentes vectores de polinización en la producción de semillas de *E. petiolare*, *D. coccinea*, *T. lunulata* y *V. virgata*.
6. Determinar el efecto de la variación ambiental (vegetación abierta y vegetación cerrada) sobre la polinización y la producción de semillas de *Dahlia coccinea* y *Verbesina virgata*.
7. Conocer la efectividad de dos especies de coleópteros de familia no identificada en la producción de frutos de *Dahlia coccinea*.
8. Determinar la variación nocturna de los movimientos ligulares que se presentan en las inflorescencias de *D. coccinea*.

Las hipótesis que se plantean en el marco de este trabajo, son las siguientes:

1. Las especies de estudio presentan una biología reproductiva diferencial que puede estar determinada por variaciones temporales en su fenología reproductiva, producto de la competencia por polinizadores.
2. Las compuestas de estudio, por ser básicamente auto-incompatibles (Burt, 1977; L. Venable, com. pers.), necesitan de los insectos para ser polinizadas, excepto en el caso de *Eupatorium petiolare*, que posiblemente sea polinizada por viento, lo cual ha sido registrado para otras especies del género (Grashoff y Beaman, 1970).
3. La biología floral (morfología, fisiología y fenología) diferencial de las compuestas de estudio puede estar determinando que éstas sean visitadas por distintos gremios de insectos polinizadores.
4. Las compuestas más relacionadas filogenéticamente, como *D. coccinea* y *V. virgata*, que pertenecen a la Tribu Heliantheae; o aquéllas con características morfológicas similares, como *S. praecox*, *T. lunulata* y *V. virgata*, las cuales presentan ligulas amarillas, posiblemente comparten a un mayor número de insectos visitantes que aquellas que tienen una morfología diferente.
5. Los coleópteros de dos especies no identificadas, por ser muy abundantes sobre los capítulos de *Dahlia coccinea*, pueden ser polinizadores altamente eficientes en la producción de semillas.
6. Dado que los insectos dependen de la temperatura para sus actividades de forrajeo, es de suponerse que existe una correlación directa entre la frecuencia de visitas y la temperatura.
7. Dado que las compuestas son plantas con flores generalmente no especializadas para la polinización, y que los coleópteros son considerados polinizadores primitivos (Price, 1984; Jones, 1988), se espera que la abundancia, frecuencia y diversidad de coleópteros sea mayor, en relación a las que pueden presentar grupos de visitantes más especializados como Hymenoptera y Lepidoptera.

III. SITIO DE ESTUDIO

El Pedregal de San Ángel tiene su origen en la erupción del volcán Xitle y conos adyacentes, ocurrida hace aproximadamente 2500 años (Maldonado, 1954; Enciso, 1979; Alvarez *et al.*, 1982), aunque datos recientes sugieren que ésta ocurrió hace 2000 años (Carrillo, 1995; Cano-Santana y Meave, 1996). Se encuentra enclavado en el sur del Valle de México, entre los 2500 y los 3100 m.s.n.m. (Alvarez *et al.*, 1982). presenta un clima templado subhúmedo, con régimen de lluvias en verano (García, 1964); su temperatura media anual es de 15.5°C, con variaciones extremas que van desde los -6°C hasta los 34.6°C (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). La precipitación a lo largo del año es desigual, dividiéndolo en una temporada lluviosa, que abarca de junio a octubre y una de secas, que se extiende de noviembre a mayo (Rzedowski, 1954; Soberón *et al.*, 1991), siendo la precipitación promedio de 879 mm anuales (Valiente-Banuet y De Luna, 1990; Soberón *et al.*, 1991).

La vegetación del Pedregal de San Ángel ha sido considerada como un matorral xerófilo (Rzedowski, 1954), ya que este sitio se caracteriza por una gran aridez debida a la poca cantidad de suelo desarrollado (Rzedowski, 1954; Enciso, 1979; Alvarez *et al.*, 1982). Este lugar tiene una gran heterogeneidad espacial debida a (Rzedowski, 1954; Alvarez *et al.*, 1982; Valiente-Banuet y De Luna, 1990; Cano-Santana y Meave, 1996): (1) la existencia de numerosas hondonadas, hoyos, grietas, cuevas y promontorios rocosos, (2) la variación altitudinal, (3) la exposición diferencial a la luz y al viento, (4) la forma, superficie, grosor y textura de la roca, y (5) la cantidad de suelo acumulado. Todo lo anterior evidentemente ha favorecido la presencia de una gran diversidad de macro y microambientes (Rzedowski, 1954; Valiente-Banuet y De Luna, 1990). Estas características y la posición biogeográfica en que se encuentra el Pedregal, entre las zonas Neártica y Neotropical, han permitido el establecimiento de una gran cantidad de especies con diferentes requerimientos ambientales (Rzedowski, 1954; Alvarez *et al.*, 1982).

El presente trabajo de investigación se realizó dentro de la actual Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, ubicada dentro de los terrenos de Ciudad Universitaria. La Reserva está constituida por una asociación denominada por Rzedowski (1954) como *Senecionetum praecosis*, la cual se caracteriza por una gran heterogeneidad en su composición, donde el elemento dominante es *Senecio praecox*.

Otros elementos de gran importancia por su aportación a la productividad primaria neta aérea a la comunidad *Senecionetum praecosis*, son (Cano-Santana, 1994a): *Verbesina virgata*, *Muhlenbergia robusta*, *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Echeveria gibbiflora*, *Manfreda brachystachya*, *Cissus sicyoides*, *Buddleia parviflora*, *Eupatorium petiolare*, *Eysenhardtia polystachya*, *Dodonea viscosa*, *Stevia salicifolia*, *Dioscorea galeottiana*, *Opuntia tomentosa*, *Montanoa tomentosa*, *Baccharis ramulosa*, *Brickellia veronicaefolia*, *Wigandia urens*, *Bouvardia ternifolia*, *Tagetes lunulata*, *Salvia mexicana* y *Piqueria trinervia*, entre otros.

A pesar de lo reducido de su extensión, se calcula que la diversidad biológica del Pedregal incluye entre 1500 y 3000 especies (Soberón *et al.*, 1991). Actualmente, la flora fanerógamica está constituida por 301 especies agrupadas en 61 familias (Valiente-Banuet y De Luna, 1990), siendo las familias más importantes: Compositae, con 41 géneros; Gramineae, con 25; Leguminosae, con 15 y Orchidaceae con 11 (Herrera y Almeida, 1994). En cuanto a fauna se refiere, los datos más recientes indican la existencia de 22 especies de mamíferos, 106 de aves, 10 de reptiles y 3 de anfibios (Alvarez *et al.*, 1982; Arizmendi *et al.*, 1994; Negrete y Soberón, 1994). Alvarez *et al.* (1982) mencionan que dentro de la Reserva también se pueden encontrar endemismos y especies en peligro de extinción, como es el caso de *Mammillaria sanangelensis*.

El *Senecionetum praecosis* es una comunidad biológica única en el mundo, con una gran diversidad biológica y que es además la última muestra de vegetación natural dentro de la Cuenca de México, lo que la convierte, virtualmente, en el único refugio de muchas especies características del Valle de México (Rojo, 1994).

IV. SISTEMA DE ESTUDIO

4.1. Generalidades de la Familia Compositae.

La Familia Compositae o Asteraceae constituye una de las más amplias y diversificadas, comprendiendo cerca de 20000 especies agrupadas en más de 950 géneros, cuya distribución es cosmopolita (Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985)

A continuación se hace una descripción de la Familia Compositae con base en los trabajos de Leppik (1977), Sánchez (1980), Rzedowski y Rzedowski (1985) y Jones (1988). Los miembros de esta familia son en su mayoría hierbas y arbustos, raramente árboles o enredaderas. Presentan hojas alternas, opuestas, generalmente simples y sin estípulas. Las flores generalmente son pequeñas y se encuentran agrupadas en cabezuelas o capítulos; constituyendo inflorescencias racemosas con desarrollo centripeto (Burt, 1977), dispuestas sobre un receptáculo y en muchos casos, acompañadas cada una por una bráctea individual o pálea. Las páleas en conjunto constituyen el involucre. Las flores son hermafroditas, la corola puede ser tubular, radial, labial o ligulada; los estambres son 5 o 4; el ovario es ínfero, el fruto es un aquenio (Cronquist, 1968). Las cabezuelas pueden llevar un solo tipo de flores, pero generalmente las flores del disco son tubulares, generalmente hermafroditas o masculinas, mientras que las marginales son liguladas, ya sea femeninas o estériles (Burt, 1977).

4.2. Especies de estudio.

A continuación se da una breve descripción de los sistemas de estudio.

a) *Eupatorium petiolare*

El género *Eupatorium* pertenece a la Tribu Eupatorieae (Robinson y King, 1977; Jones, 1988) y a la Subtribu Eupatoriinae (Robinson y King, 1977). Éste es uno de los más diversificados dentro de la familia de las compuestas, pues agrupa aproximadamente 1200 especies (Grasshoff y Beaman, 1970).

La descripción de la especie está basada en Paray (1956), Sánchez (1980) y Rzedowski y Rzedowski (1985). *Eupatorium petiolare* Moc. ex D.C. es un arbusto que mide de 90 cm hasta 2 m de altura; con tallos leñosos y gruesos. Presenta hojas opuestas con el envés pubescente. Sus inflorescencias suelen ser panículas corimbosas compuestas, densas, laterales y terminales, a manera de domo (Robinson y King, 1977); las cabezuelas miden de 7-11 mm de largo; cada cabezuela presenta entre 35-42 flores, corola de 4-5 mm de largo, blanca, glabra, con glóbulos resinosa en los lóbulos; aquenio de 2-3 mm de largo, muy pubescente, vilano casi del largo de la corola, cerdas blanco-rosadas (Fig. 1a). Las flores despiden un aroma dulce por las noches (D.M. Figueroa, obs. pers.).

Eupatorium petiolare florece en la época de secas, de enero a abril (Meave *et al.*, 1994). Se le puede encontrar desde los 2350 hasta los 3000 m.s.n.m., en sitios con pastizal, matorral xerófilo y bosque de pino, encino y *Juniperus*; crece frecuentemente en sitios de disturbio, especialmente a lo largo de caminos y carreteras. Se distribuye de Coahuila y Tamaulipas hasta Oaxaca (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

(a) *E. petiolare*



(b) *S. praecox*



(c) *D. coccinea*



(d) *T. lunulata*



(e) *V. virgata*



Figura 1. Características morfológicas de las especies de estudio: *Eupatorium petiolare* (a) *Senecio praecox* (b), *Dahlia coccinea* (c), *Tagetes lunulata* (d) y *Verbesina virgata* (e). Tomado de Sánchez (1980).

b) *Senecio praecox*

El género *Senecio* pertenece a la Tribu Senecioneae (Nordenstam, 1977; Jones, 1988), comprende alrededor de 1500 especies y tiene una distribución cosmopolita (Nordenstam, 1977).

La descripción de esta especie, se basa en Paray (1949), Sánchez (1980) y Rzedowski y Rzedowski (1985). *Senecio praecox* (Cav.) D.C. es un arbusto o planta arborecente, caducifolia, candelabriforme, que mide de 1-5 m de altura; las hojas se encuentran dispuestas en fascículos y aglomeradas en el extremo de las ramas; las láminas son generalmente ovadas, subpalmatinerves. Las inflorescencias están dispuestas en forma de cimbras corimbiformes; las cabezuelas son radiadas, numerosas, miden de 10-15 mm de alto, con 5 o 6 flores liguladas, amarillas, de 6-15 mm de largo y 13-22 flores del disco, tubulosas, amarillas, de 9-12 mm de largo; los aquenios son glabros y estriados, de 3-4 mm de largo, de color café; las cerdas del vilano blancas, de 6-8 mm de largo (Fig. 1b). Las flores presentan un aroma semejante al que tiene el chocolate (D.M. Figueroa, obs. pers.).

Senecio praecox se localiza en la parte baja del Pedregal de San Ángel, viviendo en sitios donde existe suelo somero, aunque también se le encuentra en grietas (Lechuga, 1971). Su distribución abarca desde Zacatecas, San Luis Potosí y Jalisco, hasta Puebla y Oaxaca; preferentemente en matorrales xerófilos de lugares rocosos y/o basálticos; a una altitud entre 2250 y 2850 m.s.n.m. (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

La planta permanece sin hojas durante la temporada seca y de floración, las cuales aparecen cuando las flores se marchitan y empiezan a caer. La floración se presenta en la época de secas, durante marzo y abril (Paray, 1949; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985; Meave *et al.*, 1994).

De acuerdo con Cano-Santana (1994b), las flores de *Senecio praecox* son visitadas por mutilidos (Hymenoptera).

c) *Dahlia coccinea*

Dahlia coccinea Cav. pertenece a la Tribu Heliantheae (Stuessy, 1977; Jones, 1988) y a la Subtribu Coreopsidinae (Stuessy, 1977). Es una planta herbácea que mide entre 0.4-2 m de altura; sus hojas son pinnadas a tripinnado-compuestas. Las cabezuelas pueden ser erectas o inclinadas, solitarias o en grupos de 2 y 3, con un diámetro de 5-6 cm; generalmente con 8 flores liguladas, con las corolas ovado-elípticas, que van desde el color amarillo hasta un color escarlata-negruzco, de 1.6-4 cm de largo; con 70-160 flores del disco, amarillas, de 0.8-1.3 cm de largo. Los aquenios miden de 0.8-1.3 cm de largo y de 0.2-0.6 cm de ancho y son de color café grisáceo a negro; el vilano está compuesto por dos rudimentos diminutos y filiformes (Fig. 1c; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Se distribuye en el sur y centro del Valle de México, así como en Chihuahua, Tamaulipas y Guatemala; principalmente en pastizales, matorrales y bosques de *Pinus* y *Quercus* (Rzedowski y Rzedowski, 1985), a altitudes que van de los 1000 a los 3000 m.s.n.m. (Sánchez, 1980).

Florece en los meses de agosto y septiembre (Sánchez, 1980).

d) *Tagetes lunulata*

El género *Tagetes* comprende aproximadamente 50 especies y pertenece a la Tribu Tageteae (Strother, 1977). *Tagetes lunulata* Ort. es una hierba anual, erecta o algo extendida, de 20-80 cm de altura, muy aromática, con los tallos a menudo rojizos o morados; con las hojas opuestas, pinatisectas. Presenta 5 flores liguladas, amarillas o anaranjadas, con una marca más oscura en forma de V o de W en la base, sus láminas son anchas, ovadas a ovovadas, de 7-10 mm de longitud; flores del disco 20 a 40, con corolas amarillas, de 6-8 mm de largo; los aquenios son lineares, negros, puberulentos, de 7-9 mm de largo; el vilano con 1-2 escamas aristiformes, de 5-6 mm de largo y de 3-4 escamas romas de 2-3 mm de largo (Fig. 1d; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Se encuentra ampliamente distribuida desde el norte de México hasta Centroamérica y quizás el norte de Sudamérica; es muy abundante en las partes bajas y de mediana altitud, entre los 2250 y los 3000 m.s.n.m. Se le encuentra en pastizales, matorrales, bosques de *Quercus* y de *Juniperus*, preferentemente en condiciones de disturbio, a veces como maleza ruderal (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Esta especie florece en septiembre y octubre (Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

e) *Verbesina virgata*

Verbesina virgata Cav. pertenece a la Tribu Heliantheae y a la Subtribu Verbesininae (Stuessy, 1977). *V. virgata* es un arbusto que mide de 1-2.5 m de altura, erecto, más o menos resinoso, con hojas alternas. Las cabezuelas son numerosas y se presentan en conjuntos corimbiformes terminales densos; presentan de 10 a 18 flores liguladas, fértiles, de láminas amarillas, oblongas o elípticas, de 4-10 mm de largo; flores del disco 30 a 60, sus corolas amarillas, de 3-4 mm de largo, pubescentes; los aquenios son obovados u oblanceolados, de 3-4 mm de largo, negruzcos, pubérulos o glabros, angosta o anchamente alados, aristas del vilano de 1-2 mm de largo, delgadas (Fig. 1e; Paray, 1958; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Se distribuye de Zacatecas a Oaxaca (Paray, 1958; Rzedowski y Rzedowski, 1985); es muy abundante en las partes inferiores y de mediana altitud del Valle de México, entre los 2250 y los 3000 m.s.n.m.; en matorrales, pastizales, claros en medio de bosques y sitios de fuerte disturbio (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Florece de agosto a diciembre (Paray, 1958; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985) y, de acuerdo con Meave *et al.* (1994), es una especie entomófila y anemócora.

V. MÉTODOS

5.1. Fenología reproductiva

La fenología reproductiva se registró semanalmente mediante la realización de conteos de las estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) de diferente edad (jóvenes y maduras), a lo largo de todo el periodo reproductivo de las especies de estudio. Cuando los frutos llegaban a su madurez, la fenología reproductiva fue registrada quincenalmente. Los registros de fenología se tomaron a partir de individuos sanos y en edad reproductiva de cada especie de estudio. Los individuos de *T. lunulata* fueron marcados en sitios carentes de estrato arbóreo, considerados como "ambientes abiertos" o bajo "condiciones de sol". Los individuos de *E. petiolare* fueron marcados en sitios caracterizados por la presencia de árboles con gran cobertura, considerados como "ambientes cerrados" o bajo "condiciones de sombra". Los individuos de *S. praecox*, *D. coccinea* y *V. virgata*, fueron marcados en ambos tipos de ambientes. Esto se realizó debido a las restricciones de distribución que tienen las primeras dos especies. El número de plantas marcadas fue diferente para cada especie, dependiendo de su forma de crecimiento y tamaño. Se tomaron datos de 20 individuos de *E. petiolare*, 30 de *T. lunulata*, 40 individuos de *D. coccinea* en sitios abiertos y 40 en sitios cerrados y 20 individuos de *V. virgata* y *S. praecox* en sitios abiertos y 20 en sitios cerrados. Los individuos de cada especie fueron seleccionados al azar.

De acuerdo a la forma de vida y dimensiones de las especies de estudio, los datos fenológicos se tomaron como sigue:

- (a) Contando las estructuras reproductivas de diferente etapa de dos ramas elegidas al azar en cada individuo marcado de *E. petiolare*, *S. praecox* y *V. virgata*.
- (b) Contando las estructuras reproductivas de diferente etapa de desarrollo de todo el individuo. Este método se utilizó en *T. lunulata* y *D. coccinea*.

Los registros fenológicos se tomaron de febrero de 1996 a junio de 1997 dependiendo de las épocas de floración y fructificación de cada una de las especies de estudio (Tabla 3).

Tabla 3. Periodos de observaciones fenológicas de las cinco especies de estudio (1996 -1997).

Especie	Periodo reproductivo
<i>Eupatorium petiolare</i>	12 febrero 1996 - 02 mayo 1996
<i>Senecio praecox</i>	07 marzo 1996 - 25 abril 1996
<i>Dahlia coccinea</i>	16 julio 1996 - 04 junio 1997
<i>Tagetes lunulata</i>	26 septiembre 1996 - 04 junio 1997
<i>Verbescina virgata</i>	14 octubre 1996 - 04 junio 1997

5.2. Ontogenia de las estructuras reproductivas

Para cada especie se marcaron de 10 a 15 cabezuelas de cinco individuos diferentes, todos seleccionados al azar. Se registró la duración de cada uno de los estadios reproductivos de la cabezuela mediante observaciones realizadas tres veces por semana en los periodos registrados en la Tabla 3. En el caso de *S. praecox*, *D. coccinea* y *V. virgata*, por distribuirse tanto en sitios abiertos como cerrados, el seguimiento se realizó en 10 cabezuelas para cada condición. Las observaciones de *S. praecox* sólo se pudieron efectuar sobre un número muy pequeño de cabezuelas (entre uno y siete, dependiendo del estadio de desarrollo), ya que la producción de capítulos durante el año de estudio, se vio drásticamente disminuida.

Cuando las estructuras marcadas eran depredadas o sufrían algún daño, eran sustituidas por otras aparentemente sanas y aproximadamente del mismo estadio, para realizar el seguimiento de las etapas de desarrollo posteriores.

Los seis estadios reproductivos de las cabezuelas fueron determinados cualitativamente de acuerdo a las características morfológicas que presentaban conforme avanzaba su desarrollo. En general, los botones jóvenes abarcaban, desde su aparición hasta el instante en que empezaban a abrir, momento en el que eran considerados como botones maduros, los cuales al abrirse por completo y empezar a desarrollar las ligulas, eran tomados como flores jóvenes; éstas, al iniciar la funcionalidad de las partes femeninas y/o masculinas de la flor, eran consideradas como flores maduras sexualmente activas. Los frutos jóvenes se consideraron desde el momento en que aparentemente no

se observaba funcionalidad en las partes reproductivas de las cabezuelas hasta que se secaban por completo para dar paso a los frutos maduros, que iniciaban en tal momento y eran considerados hasta la dispersión de todas las semillas. En el caso de *S. praecox*, sólo se consideraron cinco estadios, ya que se excluyó la división de botones jóvenes y maduros, debido a que no se observaron grandes diferencias morfológicas durante el desarrollo de los mismos.

Se compararon las longevidades de cada estadio reproductivo entre ambientes mediante una prueba de *t* para muestras independientes (Zar, 1984).

5.3. Visitadores florales

Durante el periodo de mayor floración de las cinco especies de estudio, se realizaron colectas de los insectos visitadores, tanto diurnos como nocturnos, durante las 24 h del día; para lo cual se efectuaron dos colectas de 12 h, una durante el día y la otra a lo largo de la noche. En ambas ocasiones la colecta de los visitadores se realizó con redes entomológicas, aunque en las colectas nocturnas se utilizaron lámparas. Todos los insectos colectados fueron sacrificados en cámaras de cianuro y colocados en bolsas de papel glasé, para su posterior montaje y determinación.

Dado que la presencia del sol es lo que determina en gran medida los niveles de humedad y la temperatura de un sitio dado y ésto a su vez, tiene gran influencia en la actividad de los insectos, se obtuvieron las horas de salida y puesta del sol de acuerdo con el Observatorio Astronómico Nacional, correspondientes a los días en los que se realizaron las colectas. Para conocer la influencia que pueden tener los factores ambientales sobre la frecuencia de visitas a los capítulos de las compuestas de estudio, se realizaron entre dos y cinco registros de temperatura y humedad cada hora, durante las 24 h de colecta, empleando un termohigrómetro marca Oakton.

Se hicieron observaciones y conteos de los insectos posados sobre las cabezuelas de la especie concerniente en cada caso (Gross y Werner, 1983), durante 10 min cada hora, cubriendo las 24 h. Las colectas se realizaron sobre manchones de plantas de la especie de interés que presentaban gran abundancia de cabezuelas en etapa de flor madura.

El tamaño de los sitios de colecta varió de acuerdo a la disponibilidad de cada especie. Las colectas realizadas en *E. petiolare* se efectuaron sobre tres manchones, de aproximadamente 20, 32 y 375 m². En *S. praecox*, la colecta diurna se efectuó sobre un manchón de aproximadamente 300 m², mientras que para la nocturna se consideraron 4 manchones de 16, 45, 102 y 120 m². En el caso de *D. coccinea* sólo se consideró un gran manchón cuya área era de 750 m² aproximadamente. La colecta de visitantes de *T. lunulata* se efectuó sobre dos transectos de 151 y 174 m, a la orilla del camino donde se distribuía la especie. Finalmente, la colecta de insectos antófilos que visitaban las cabezuelas de *V. virgata* se realizó en un área de aproximadamente 300 m².

Las colectas se realizaron durante 1996 en las fechas señaladas en la Tabla 4.

Debido a que en las cabezuelas de *D. coccinea* presentan una entomofauna "residente", se realizó una colecta aleatoria de cabezuelas de esta compuesta cada 90 min a lo largo de 24 h (10 cabezuelas durante el día y 8 durante la noche, cada vez), en las mismas fechas de las colectas de visitantes, con el fin de determinar la variación diurna de la abundancia de coleópteros y trips residentes. Las inflorescencias colectadas fueron transportadas al laboratorio en bolsas de plástico individualmente, donde los insectos fueron separados y contados.

Tabla 4. Fechas de las colectas de insectos diurnos y nocturnos visitantes de las cabezuelas de las cinco especies de estudio (1996).

Especie	Colecta	
	Diurna	Nocturna
<i>Eupatorium petiolare</i>	Marzo 14	Marzo 15 - 18
<i>Senecio praecox</i>	Abril 9	Abril 12 - 13
<i>Dahlia coccinea</i>	Agosto 22	Septiembre 6 - 7
<i>Tagetes lunulata</i>	Octubre 16	Octubre 18 - 19
<i>Verbesina virgata</i>	Noviembre 15	Noviembre 22 - 23

Durante la colecta de visitantes *T. lunulata* también se registró la variación diurna de la abundancia de una especie no identificada de coleópteros, considerados como "residentes". Para ello, se seleccionaron 20 cabezuelas al azar que presentaban coleópteros. Se registró cada hora el número de coleópteros presentes en cada una de estas cabezuelas.

Para cada una de las especies de estudio, se realizaron correlaciones entre el promedio de la temperatura de cada hora y la raíz cuadrada del número de visitantes observados sobre las cabezuelas más 0.5, y entre éstos y el arcoseno de la raíz cuadrada del promedio de la humedad relativa de cada hora (Zar, 1984). Los datos de número de visitantes y de humedad relativa fueron transformados debido a que los conteos y los porcentajes no se distribuyen normalmente (Zar, 1984).

Una vez que se determinaron las especies de los insectos colectados se comparó la composición de los gremios visitantes de cada especie vegetal, para lo cual sólo fueron considerados los cuatro órdenes de visitantes más importantes (Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera). Para ello se calculó el índice de similitud de Sorensen (S):

$$S = \frac{2C}{A+B} * 100$$

donde: C= Número de especies compartidas por las dos especies de compuestas, A= Número total de especies de insectos anfífilos colectados sobre la especie de compuesta A, B= Número total de especies de insectos anfífilos colectados sobre la especie de compuesta B.

Una vez obtenidos los índices de similitud de Sorensen, se realizaron los dendrogramas correspondientes, de acuerdo al método descrito por Southwood (1978) y a través de los cuales se muestra de una manera gráfica la similitud y/o disimilitud entre las comunidades de estudio.

5.4. Movimientos ligulares en *Dahlia coccinea*

Durante la misma noche en que se realizó la colecta de visitantes florales de *D. coccinea* (6 y 7 de septiembre) se tomaron registros del porcentaje de apertura ligular de 35 cabezuelas elegidas al azar. Los datos fueron tomados cada 2 h, iniciando a las 20:00 h del día 6 de septiembre y terminando a las 8:00 h del día 7 de septiembre.

Para la toma de datos, la apertura ligular fue clasificada dentro de 9 categorías, tal y como se muestra en la Tabla 5.

Tabla 5. Clasificación de la apertura ligular de *Dahlia coccinea* en categorías.

Categoría	Porcentaje de apertura ligular
0	0 (cerrada)
1	16
2	20
3	25
4	33
5	50
6	66
7	75
8	100

5.5. Experimentos de polinización

Para conocer el efecto de distintos vectores de polinización sobre *E. petiolare*, *D. coccinea*, *T. lunulata* y *V. virgata*, se aplicaron los siguientes tratamientos:

- Control. Con acceso a todos los polinizadores.
- Acción de polinizadores diurnos. Con acceso sólo a insectos diurnos durante 12 h.
- Acción de polinizadores nocturnos. Con acceso sólo a insectos nocturnos durante 12 h.
- Acción del viento. Sin acceso a insectos.
- Autofertilización. Sin acceso a insectos ni a la acción del viento.

Para ello, se seleccionaron aleatoriamente suficientes botones florales. Antes de aplicar los tratamientos los botones fueron encapuchados con bolsas de tul de 1 mm de apertura (Eguiarte y Búrquez, 1987; Islas, 1995; Fishbein y Venable, 1996) y con bolsas de papel para el último tratamiento (Arroyo y Herrera, 1988). Los botones fueron mantenidos así hasta la floración, que era cuando se efectuaba el desencapuchamiento y encapuchamiento según el tratamiento (Eguiarte y Búrquez, 1987).

Los experimentos de polinización se realizaron a lo largo de cinco días y cuatro noches, excepto en el de *E. petiolare*, el cual se realizó durante cinco días y cinco noches.

En el experimento de *E. petiolare* sólo se aplicaron los primeros cuatro tratamientos, encapuchando de tres a cuatro botones por tratamiento por planta, para completar un total de entre 30 y 60 botones por tratamiento.

En el experimento de *T. lunulata*, se encapucharon 35 botones por tratamiento, al igual que en los de *D. coccinea* y *V. virgata* bajo condiciones de sol; mientras que en el de *D. coccinea* en sitios cerrados sólo se aplicaron los tratamientos control y acción del viento, encapuchando 20 botones para cada tratamiento. De igual manera, se encapucharon 20 botones para cada uno de los cinco tratamientos aplicados a *V. virgata* bajo condiciones de sombra.

En el experimento de *D. coccinea* se implementaron dos tratamientos control en ambientes abiertos; el primero de ellos fue aplicado durante una semana con lluvias constantes (del 15 al 19 de agosto) y el segundo durante una semana sin lluvias constantes (del 22 al 26 de agosto). Además, se aplicó un tratamiento adicional, el cual consistió en la introducción artificial de tres coleópteros de dos especies no identificadas (28 de agosto) a 30 botones que fueron encapuchados con bolsas de papel antes y después de la introducción de los escarabajos, para evitar la polinización por otros vectores. A su vez, este experimento contó con un control, en el que se encapucharon 30 botones con bolsas de papel, no permitiendo la acción de ningún vector.

Una vez terminado el periodo experimental, las cabezuelas eran nuevamente encapuchadas con bolsas de tul, de manera que el acceso a cualquier insecto visitador se veía impedido, tal y como lo hicieron Gross y Werner (1983).

El desarrollo de los tratamientos experimentales, se llevó a cabo durante los periodos señalados en la Tabla 6.

Durante el año de estudio (1996), la floración de *S. praecox* se vio sumamente disminuida en el Pedregal de San Ángel, por lo que con esta especie no se pudo realizar la parte experimental.

Al final de la época de floración se colectaron los frutos y se contabilizaron las semillas por fruto, tal y como lo llevó a cabo Herrera (1988). De esta manera se estimó la efectividad de los distintos vectores de polinización, así como el grado de auto-compatibilidad que presentan las compuestas de estudio.

Una vez obtenidos los datos, se realizó una prueba de normalidad. Independientemente del resultado de la prueba se realizó un ANDEVA de una vía para los datos de cada especie, excepto para los de *Verbesina virgata*, donde el ANDEVA fue de dos vías. Cuando los resultados de la prueba mostraron que sí existían diferencias significativas, se aplicó la prueba de Scheffé para determinar las diferencias entre celdas (Zar, 1984). De igual manera, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis. Todas las pruebas se aplicaron con el programa Statistica, versión 5.0.

Tabla 6. Periodos durante los que se realizaron los experimentos de polinización por distintos vectores.

Especie	Periodo experimental
<i>Eupatorium petiolare</i>	Marzo 11 - 15
<i>Dahlia coccinea</i> (ambiente abierto)	Agosto 12 -15
<i>Dahlia coccinea</i> (ambiente cerrado)	Septiembre 5 - 9
<i>Tagetes lunulata</i>	Octubre 21 - 25
<i>Verbesina virgata</i>	Noviembre 18 - 22

VI. RESULTADOS

6.1. Observaciones fenológicas

En general, las cinco especies de estudio presentaron diferentes patrones fenológicos a lo largo del año (Tabla 7). Los periodos de mayor floración de cada especie nunca se traslaparon entre sí (cf. Figs. 2, 3a, b, 4a, b, 5, 6a, b). Así por ejemplo, cuando *T. lunulata* empezó a florecer, *D. coccinea* ya se encontraba en periodo de fructificación. Lo mismo sucedió entre *V. virgata* y *T. lunulata*, así como entre *E. petiolare* y *S. praecox*. No obstante, los periodos reproductivos sí se llegaron a traslapar, tal y como se muestra en la Tabla 7.

El periodo reproductivo de menor duración fue observado en *E. petiolare* y *S. praecox*, cuyas etapas reproductivas sólo abarcaron tres meses (del 12 de febrero al 2 de mayo) y dos meses (del 7 de marzo al 25 de abril), respectivamente. En contraste, la fenología reproductiva de *D. coccinea* abarcó poco más de 10 meses (de mediados de julio a principios de junio del siguiente año). *Verbessina virgata*, por su parte, presentó un periodo reproductivo de aproximadamente seis meses (de octubre a junio del siguiente año). El periodo reproductivo de *T. lunulata* abarcó de septiembre a junio del siguiente año, cubriendo un periodo de ocho meses (Tabla 7).

En general, la estructura reproductiva de mayor permanencia fue el fruto maduro, excepto en el caso de *S. praecox* en ambiente abierto, en donde la presencia de frutos maduros se vio reducida a sólo una semana (Tabla 7). Por otro lado, las flores jóvenes fueron las que se observaron durante un menor periodo de tiempo, abarcando desde 15 días (en *S. praecox*) hasta alrededor de dos meses (en *D. coccinea* en ambientes abiertos).

En general, la duración de todas las estructuras fue mayor en los sitios abiertos que en los sitios cerrados, excepto en *S. praecox*, donde se observó lo contrario (Tabla 7). De igual manera, la producción de todas las estructuras reproductivas se dio en mayor número en las plantas que se desarrollaban en sitios abiertos, excepto en *S. praecox* y en flores y frutos de *V. virgata* (cf. Figs. 3 y 6).

Tabla 7. Fenología reproductiva de las especies de estudio. Ambiente abierto (___); ambiente cerrado (. . . .). Durante 1997 no se registraron los datos fenológicos de *E. petiolare* y *S. praecox*.

Estructura reproductiva	F	1	8	9	9	8	-	1	9	9	7						
	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J
<i>Eupatorium petiolare</i>																	
Botón joven																
Botón maduro																
Fior joven																
Fior madura																
Fruto joven																
Fruto maduro																
<i>Senecio praecox</i>																	
Botón																
Fior joven																
Fior madura																
Fruto joven																
Fruto maduro																
<i>Dahlia coccinea</i>																	
Botón joven																
Botón maduro																
Fior joven																
Fior madura																
Fruto joven																
Fruto maduro																
<i>Tagetes lunulata</i>																	
Botón joven																	
Botón maduro																	
Fior joven																	
Fior madura																	
Fruto joven																	
Fruto maduro																	
<i>Verbena virgata</i>																	
Botón joven																	
Botón maduro																	
Fior joven																	
Fior madura																	
Fruto joven																	
Fruto maduro																	

Eupatorium petiolare presentó su máxima floración durante la primera semana de marzo (7 de marzo; Fig. 2). Los frutos jóvenes de *E. petiolare* tuvieron su mayor abundancia durante la semana del 20 de marzo; mientras que los maduros la presentaron durante la semana del 10 de abril. Se registró una disminución drástica en el número de estructuras reproductivas entre el 20 de marzo y el 10 de abril, esto es, de 2062 a menos de 620 (Fig. 2). Los botones y las flores de *E. petiolare* fueron observados durante cinco semanas (Tabla 7), los frutos jóvenes siete semanas, y los frutos maduros seis semanas.

La producción de estructuras reproductivas de *S. praecox* fue en general muy baja durante el año de estudio. Bajo condiciones de sol la producción de estructuras reproductivas fue más baja que en los sitios de sombra. En ambiente abierto se registró un valor máximo de 35 estructuras reproductivas mientras que en ambiente cerrado se registró cerca de siete veces más (239; Figs. 3a, b). Sin embargo, la tasa de desaparición de las estructuras reproductivas fue mayor en los sitios de sombra que en los sitios abiertos (Fig. 3c).

La producción de estructuras reproductivas de *Dahlia coccinea* fue menor en sitios cerrados que en sitios abiertos (Figs. 4a, b). Así mismo, la producción de flores maduras en sitios abiertos fue mucho mayor que en los sitios de sombra; el

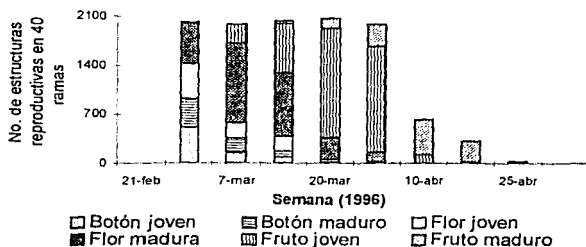


Figura 2. Fenología reproductiva de *Eupatorium petiolare*.

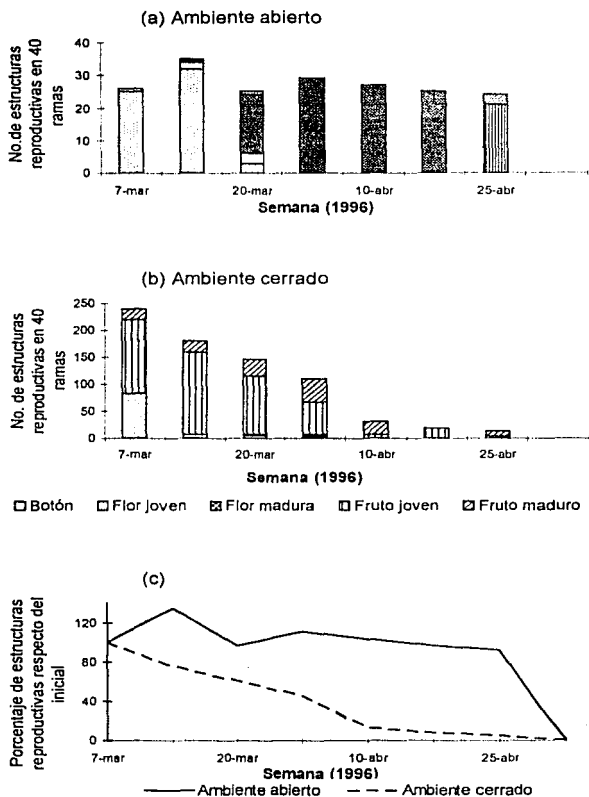


Figura 3. Fenología reproductiva de *Senecio praecox*, bajo condiciones de sol (a) y de sombra (b) y porcentaje de estructuras reproductivas respecto del inicial (c).

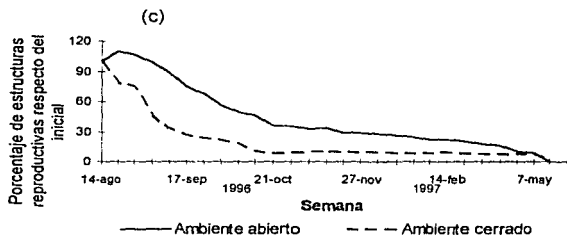
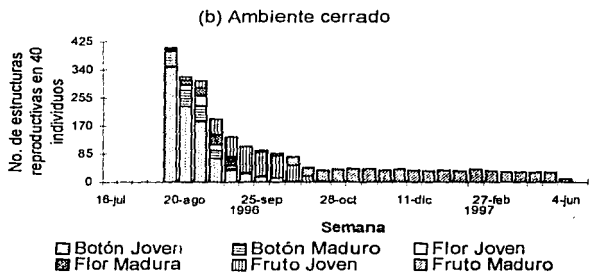
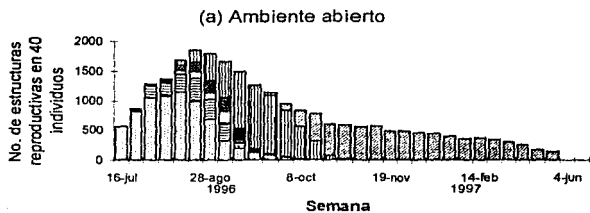


Figura 4. Fenología reproductiva de *Dahlia coccinea*, bajo condiciones de sol (a) y de sombra (b) y porcentaje de estructuras reproductivas respecto del inicial (c). Nótese la diferencia de escalas entre (a) y (b).

número máximo de inflorescencias maduras en sitios de sol fue de 227, mientras que en los sitios cerrados, sólo se registraron 31. La mortalidad de las estructuras reproductivas fue más pronunciada bajo condiciones de sombra (Fig. 4c).

Durante el periodo reproductivo de *T. lunulata*, la mayor producción de flores maduras se observó el 30 de octubre, mientras que los aquenios maduros se presentaron de manera más abundante el 11 de diciembre (Fig. 5).

Dahlia coccinea y *T. lunulata* presentan patrones fenológicos muy similares, ya que ambas sus estructuras reproductivas de mayor duración, que son los frutos maduros, permanecieron por más de 5 meses antes de que las semillas se dispersaran por completo (Figs. 4 y 5).

Bajo las dos condiciones ambientales, *Verbena virgata* inició su periodo reproductivo en el mes de octubre de 1996 (Tabla 7; Fig. 6). La máxima producción de flores maduras en ambos sitios se observó el 19 de noviembre, y de igual forma, la mayor producción de aquenios maduros se presentó en fechas similares (ambiente abierto: 7 de febrero; ambiente cerrado: 31 de enero). La producción de estructuras reproductivas no difirió entre ambientes (Fig. 6). Se observó una mayor mortalidad de estructuras reproductivas en los sitios abiertos (Fig. 6c).

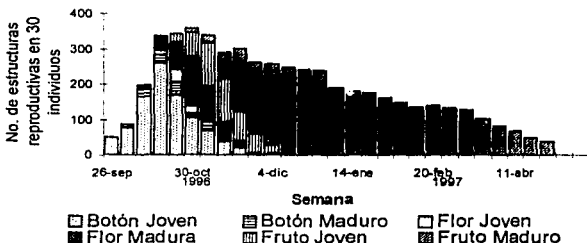


Figura 5. Fenología reproductiva de *Tagetes lunulata*.

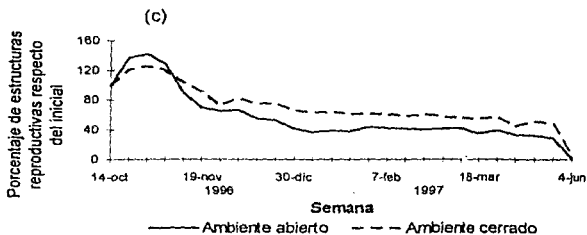
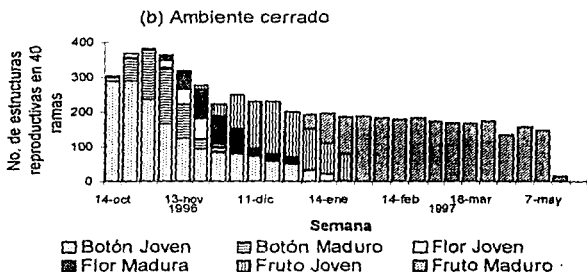
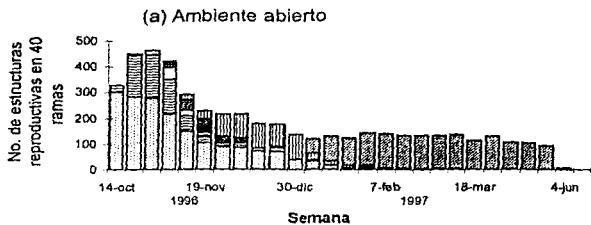


Figura 6. Fenología reproductiva de *Verbesina virgata*, bajo condiciones de sol (a) y de sombra (b) y porcentaje de estructuras reproductivas respecto del inicial (c).

6.2. Ontogenia de las estructuras reproductivas

La ontogenia de las cabezuelas de las compuestas resultó ser muy similar entre especies de estudio (Tabla 8), ya que aunque la duración en días de cada estadio reproductivo no es igual entre las especies, los estadios de mayor, menor, así como de duración intermedia, generalmente sí coinciden para las cinco especies de estudio, incluyendo además, aquéllas en que se realizaron observaciones bajo diferentes condiciones lumínicas. En general, la estructura reproductiva con mayor duración en las cinco especies de estudio, fueron los frutos, tanto jóvenes como maduros (frutos jóvenes: 16.4-45.4 días; frutos maduros: 42.7-118.0 días), mientras que las flores jóvenes y botones maduros fueron las de menor duración (flores jóvenes: 2-7 días; botones maduros: 2.2-18.5 días), excepto en *E. petiolare*, donde la menor longevidad la presentaron los frutos maduros (3.2 días) y *S. praecox*, donde la menor longevidad la presentaron las flores maduras (2.5-3.7 días). Los botones jóvenes y las flores maduras, generalmente tuvieron una duración intermedia en todas las especies (botones jóvenes: 8.5-19.6 días; flores maduras: 4.2-15.0 días), excepto en *S. praecox*.

Las cabezuelas de *V. virgata* presentaron la mayor longevidad (sombra: 215.1 ± 8.2 días; sol: 187 días), seguidas por las cabezuelas de *D. coccinea* (sol: 108 ± 1.3 días; sombra: 170.6 ± 22.8 días), mientras que las de *E. petiolare* fueron las de menor longevidad (46.4 días). En general, no se encontraron diferencias significativas entre ambientes en la ontogenia de las estructuras reproductivas de *D. coccinea* (prueba de t), excepto para el caso de los frutos maduros, donde en el ambiente cerrado la longevidad de este estadio fue significativamente mayor que en el abierto ($t=3.0$, $gl=16$, $P<0.05$). De igual manera, también se encontró que la longevidad total fue significativamente mayor en el ambiente cerrado que en el abierto ($t=2.4$, $gl=14$, $P<0.05$). Finalmente, se encontró que *D. coccinea* presentó una alta tasa de mortalidad de frutos jóvenes a maduros en los sitios cerrados, no así en los abiertos (Figs. 4a, b).

Tabla 8. Longevidad en días de cada una de las estructuras florales así como el promedio de duración de una cabezuela desde botón joven hasta la dispersión del fruto maduro. Se muestran los datos para las cinco especies de estudio, incluyendo además los resultados bajo diferentes condiciones lumínicas (AA= ambiente abierto; AC = ambiente cerrado; nd= no hay datos; ne= no existen). Letras diferentes dentro de una misma especie y dentro de un mismo estadio denotan diferencias significativas entre ambientes (prueba de t, $P < 0.05$).

Especie	Botón joven	Botón maduro	Flor joven	Flor madura	Fruto joven	Fruto maduro	Total
<i>E. petiolare</i>	8.5 ± 1.0 (10)	5.3 ± 0.6 (10)	6.6 ± 0.6 (10)	6.4 ± 0.4 (10)	16.4 ± 1.3 (10)	3.2 ± 0.6 (10)	46.4 ± 1.1 (10)
<i>S. praecox</i> (AA)	13.0 ± 0.0 (2)	n.e.	7.0 ± 0.0 (2)	3.7 ± 1.7 (7)	9.0 ± 1.5 (3)	n.d.	n.d.
<i>S. praecox</i> (AC)	13.6 ± 1.3 (3)	n.e.	5 (1)	2.5 ± 0.5 (2)	n.d.	n.d.	n.d.
<i>D. coccinea</i> (AA)	19.6 ± 6.5 (9)a	4.5 ± 0.6 (9)a	2.0 ± 0.4 (9)a	4.2 ± 0.3 (8)a	32.2 ± 1.3 (6)a	42.7 ± 9.3 (10)a	108.0 ± 13.3 (8)a
<i>D. coccinea</i> (AC)	17.8 ± 0.9 (13)a	4.0 ± 0.5 (13)a	2.1 ± 0.3 (13)a	4.3 ± 0.4 (13)a	26.7 ± 2.2(13)a	112.7 ± 23.1(8)b	170.6 ± 22.8 (8)b
<i>T. lunulata</i>	13.0 ± 0.8 (11)	2.2 ± 0.1 (11)	2.4 ± 0.3 (11)	8.7 ± 0.5 (10)	22.4 ± 10.7(8)	76.8 ± 20.1(9)	138.5 ± 26.6(4)
<i>V. virgata</i> (AA)	19.5 ± 4.3 (8)a	18 (1)	4.8 ± 1.0 (6)a	10.4 ± 1.4(14)a	25.6 ± 2.3(15)a	104.2 ± 8.8 (9)a	187 (1)
<i>V. virgata</i> (AC)	17.5 ± 3.8 (14)a	18.5 ± 1.5(12)	3.2 ± 0.3(12)a	15.0 ± 1.7 (12)b	45.4 ± 2.1(12)b	118.0 ± 8.5 (12)a	215.1 ± 8.2 (12)

Bajo las diferentes condiciones ambientales *V. virgata* presentó diferencias en su ontogenia reproductiva. Aunque no se encontraron diferencias significativas en la longevidad de los botones jóvenes ($t=0.33$, $gl=20$, $P>0.05$), de los botones maduros ($t=0.09$, $gl=11$, $P>0.05$), de las flores jóvenes ($t=1.8$ $gl=16$, $P>0.05$) y de los frutos maduros ($t=1.1$, $gl=19$, $P>0.05$), se encontró que las flores maduras y los frutos jóvenes tienen mayor duración en ambientes cerrados que en abiertos (flores maduras: $t=2.07$, $gl=24$, $P<0.05$; frutos jóvenes: $t=6.17$, $gl=25$, $P<0.001$).

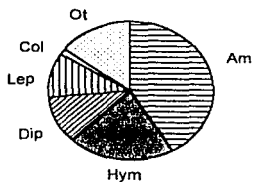
6.3. Visitadores florales

6.3.1. Patrones generales y correlaciones con temperatura y humedad. Las cinco especies de estudio fueron visitadas por 137 especies, pertenecientes a los Órdenes Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera y Coleoptera, repartidos en al menos 46 familias y 106 géneros (Fig. 7, Tabla 9), siendo los dos primeros órdenes los más abundantes y frecuentes sobre los capítulos de las compuestas, sobre todo durante los periodos diurnos.

En general, se encontró una correlación significativa y positiva entre la temperatura y el número de visitantes y una correlación significativa y negativa entre la humedad y la frecuencia de visitas (Figs. 8 y 9), excepto en el caso de *Senecio praecox*. En esta especie no se encontró una correlación significativa entre la temperatura y la abundancia de antófilos aun cuando fueron excluidas las hormigas (Figs. 8b, c). Por otro lado se encontró una correlación significativa y positiva entre la humedad y el número total de visitantes; sin embargo, cuando fueron excluidas las hormigas esta correlación fue negativa pero no significativa (Figs. 9b, c), lo cual denota la importancia de las hormigas en la correlación.

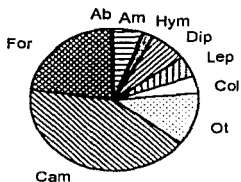
Las horas de salida y puesta del sol (Apéndice 1) durante los días de colecta determinaron los periodos de actividad de algunos grupos de insectos antófilos. Esto es, durante el día, cuando estaba presente el sol, la actividad era mayor que durante la noche, excepto para el caso particular de *S. praecox*, donde también se observó una actividad similar durante el periodo nocturno.

(a) *Eupatorium petiolare*



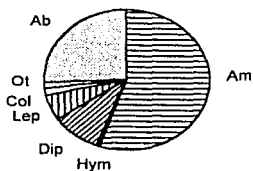
N= 266

(b) *Senecio praecox*



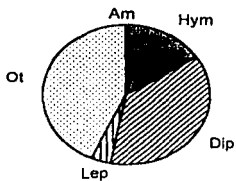
N=378

(c) *Dahlia coccinea*



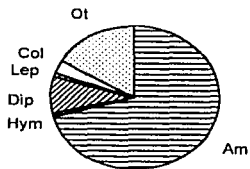
N= 405

(d) *Tagetes lunulata*



N=266

(e) *Verbesina virgata*



N=398

Figura 7. Principales grupos de visitantes florales observados forrajeando sobre las compuestas de estudio. N denota el número total de individuos registrados sobre las cabezuelas florales de las especies de estudio. (Ab= abejorros; Am= *Apis mellifera*; Cam= *Camponotus* sp.; Col= Coleoptera; Dip= Diptera; For= Otros Formicidae; Hym= Otros Hymenoptera; Lep= Lepidoptera; Ot= otros).

Tabla 9. Tabla comparativa que muestra las especies de insectos colectadas sobre las cabezuelas florales de las cinco especies de compuestas de estudio. N.D.= Familia no determinada.

Orden/ Familia	Especie	E. <i>petiolare</i>	S. <i>praecox</i>	D. <i>coccinea</i>	T. <i>lunulata</i>	V. <i>virgata</i>
Coleoptera						
Buprestidae	<i>Acmaeodera flavomarginata</i> (Gray)			x		
Carabidae	<i>Platynus</i> sp.			x		
Cerambycidae	<i>Trichoxys sulphuner</i> Chevrollet					x
Chrysomelidae	Especie 1			x	x	x
Coccinellidae	<i>Hippodamia convergens</i> Guerin		x			
Curculionidae	Especie 1	x				
	Especie 2				x	
Melolonthidae	<i>Diplotaxis</i> sp.		x			
	<i>Euphoria basalis</i> Gory y Percheron			x		
	<i>Phyllophaga</i> sp.			x		
N.D.	Especie 1			x	x	x
	Especie 2		x			
	Especie 3		x			
	Especie 4			x		
	Especie 5	x				
	Especie 6			x	x	
Tenebrionidae	<i>Cyrtomius plicatus</i> Champion					x
	<i>Steriphanus mancus</i> Champion					x
Diptera						
Agromyzidae	Especie 1		x			
Anthomyiidae	Especie 1		x			
Bibionidae	<i>Dilophus</i> sp.	x	x			
Bombyliidae	<i>Aphoebantus</i> sp.				x	
	<i>Bombylius</i> sp.				x	
	<i>Diochanthrax</i> sp.				x	
	<i>Geron (Geron)</i> sp.		x			
	<i>Ligyra</i> sp.				x	
	<i>Paravilla</i> sp.	x			x	
	<i>Phthiria (Poecilognathus)</i> sp.				x	
Calliphoridae	<i>Calliphora terraenovae</i> Macquart	x				
Conopidae	Especie 1				x	
Culicidae	<i>Culiseta particeps</i> (Adams)	x				
Empididae	<i>Rhampomya</i> sp.					x
Lonchaeidae	Especie 1					x
Sarcophagidae	Especie 1	x				
	Especie 2				x	
	<i>Helicobia</i> sp.					x
	<i>Sarcotartaria ravinia</i> Parlier	x				

Tabla 9. Continuación.

Orden/ Familia	Especie	E. <i>petiolare</i>	S. <i>praecox</i>	D. <i>coccinea</i>	T. <i>lunulata</i>	V. <i>virgata</i>	
Syrphidae	<i>Allograpta obliqua</i> Sail					x	
	<i>Cheilosia</i> sp. Meigen			x			
	<i>Copestylum meleum</i> (Jeannicke)		x				
	<i>Copestylum</i> sp.		x	x			
	<i>Eristalis (Esoohstalis) circe</i> (Willston)		x	x		x	
	<i>Eristalis tenax</i> (Linneaus)			x	x		
	Especie 1		x				
	<i>Eupodes</i> sp.	x	x				
	<i>Lejops (Anasimya)</i> sp. 1	x	x	x	x		
	<i>Lejops (Anasimya)</i> sp. 2		x			x	
	<i>Melangyna (Meligramma)</i> sp.				x		
	<i>Palpada</i> sp.				x		
	<i>Paragus (Pandasyophthalmus)</i> <i>haemorrhous</i> Meigen	x	x				
	<i>Platycheirus stegnum</i> (Say)	x				x	
	<i>Toxomerus mutuus</i> (Say)				x		
	Tachinidae	<i>Adejeania vexatrix</i> (Osten Sacken)		x			
		<i>Epalpus</i> sp		x			
Especie 1			x		x		
Especie 2					x		
Especie 3					x		
Especie 4						x	
Especie 5					x	x	
<i>Mochlosoma</i> sp.					x		
<i>Peleteria</i> sp. Robineau-Desvoidy	x						
<i>Xanthophyto</i> sp.					x		
Tephritidae	Especie 1					x	
Tipulidae	<i>Nephrotoma</i> sp.					x	
Hymenoptera							
Andrenidae	<i>Andrena</i> sp.					x	
Apidae	<i>Apis mellifera</i> Linneaus	x	x	x	x	x	
	<i>Bombus ephippiatus</i> Say			x			
	<i>Bombus fervidus sonomae</i> Howard			x			
	<i>Ceratina neomexicana</i> Cockerell	x					
Braconidae	Especie 1				x		
	Especie 2				x		
Colletidae	<i>Colletes</i> sp.					x	
Formicidae	<i>Camponotus</i> sp.		x				
	Especie 1		x				
Halictidae	<i>Mexalictus</i> sp.					x	
Ichenumonidae	Especie 1	x			x		

Tabla 9. Continuación.

Orden/ Familia	Especie	E. <i>petiolare</i>	S. <i>praecox</i>	D. <i>coccinea</i>	T. <i>lunulata</i>	V. <i>virgata</i>
Megachilidae	<i>Paranthidium gabbi</i> Cresson			x	x	
Pompilidae	Especie 1				x	
Scollidae	<i>Capsomeris limosa</i> (Burmeister)			x		x
Sphecidae	<i>Stenolia</i> sp.		x			
	<i>Stigma</i> sp.		x			
Vespidae	<i>Eumenes consobrinus</i> Saussure	x				
	<i>Myschocyttarus pallidipectus</i> (Smith)	x				
Lepidoptera						
Rhopalocera						
Hesperiidae	<i>Atalopedes campestris</i> (Boisduval)	x				
	<i>Autochton cellus</i> (Boisduval y Leconte)			x		
	<i>Calpodus ethlius</i> (Cramer)			x		
	<i>Erynnis funeralis</i> (Scudder y Burgess)			x		
	<i>Hylephila philaeus</i> (Druce)			x	x	
	<i>Ochloides librita</i> (Ploetz)	x				
	<i>Panoquina hecebolus</i> (Scudder)			x	x	
	<i>Paratrytone melane</i> (Edwards)				x	
	<i>Pyrgus communis</i> (Grote)				x	
	<i>Urbanus dorantes calafia</i> Williams				x	
Nymphalidae	<i>Agraulis vanillae incarnat</i> (Riley)	x		x		
	<i>Anemea ehrenbergii</i> (Geyer)			x		
	<i>Athassa texana</i> Edwards	x			x	
	<i>Dione junco huascuma</i> (Reakirt)				x	
Pieridae	<i>Aphrissa statira</i> Cramer			x		
	<i>Catasticta teutila</i> Dobleday			x		
	<i>Colias philodice</i> Godart				x	
	<i>Euraema daira</i> (Godart)			x		
	<i>Nathalis iola</i> Boisduval				x	
	<i>Pieris protodice</i> Boisduval y Leconte	x				
Rhiodinidae	<i>Calephelis perditalis</i> Varnes y MacDunnough	x				
N.D.	Especie 1		x			

Tabla 9. Continuación.

Orden/ Familia	Especie	<i>E. petiolare</i>	<i>S. praecox</i>	<i>D. coccinea</i>	<i>T. lunulata</i>	<i>V. virgata</i>
Heterocera	<i>Alyplodes bimaculata</i> H. Sc.			x		
Agaristidae	Especie 1	x				
Geometridae	Especie 2	x	x			
	Especie 3	x				
	Especie 4		x			
	<i>Eupitlaecia cercina</i>		x			
	<i>Hydromena</i> sp.	x				
	<i>Hygrochroma</i> sp.	x				
	<i>Plataea orsima</i> Druce	x	x			
Noctuidae	Especie 1	x				
	Especie 2			x		
	Especie 3	x				
	Especie 4			x		
	Especie 5			x		
	Especie 6			x		
	<i>Hydroeciodes mendicosa</i> Dyar	x				
	<i>Hydroeciodes</i> sp.	x				
	<i>Lycophotia margaritosa</i> Hew.			x		
	<i>Polia erecta</i> Walker				x	
	<i>Polia eresia</i> Walker	x				
	<i>Polia</i> sp			x		
	<i>Prothortodes pseudochroma</i> (Dyar)	x				
	<i>Pseudaletia unipuncta</i> Harr.			x		
	<i>Zatrephes philobia</i> Druce			x		
Pterophoridae	Especie 1	x				
	Especie 2	x				
	Especie 3		x			
	Especie 4		x			
Tortricidae	Especie 1	x				
N.D.	Especie 1				x	
	Especie 2				x	
	Especie 3					x
Total	137	39	31	37	41	23

Número de visitantes

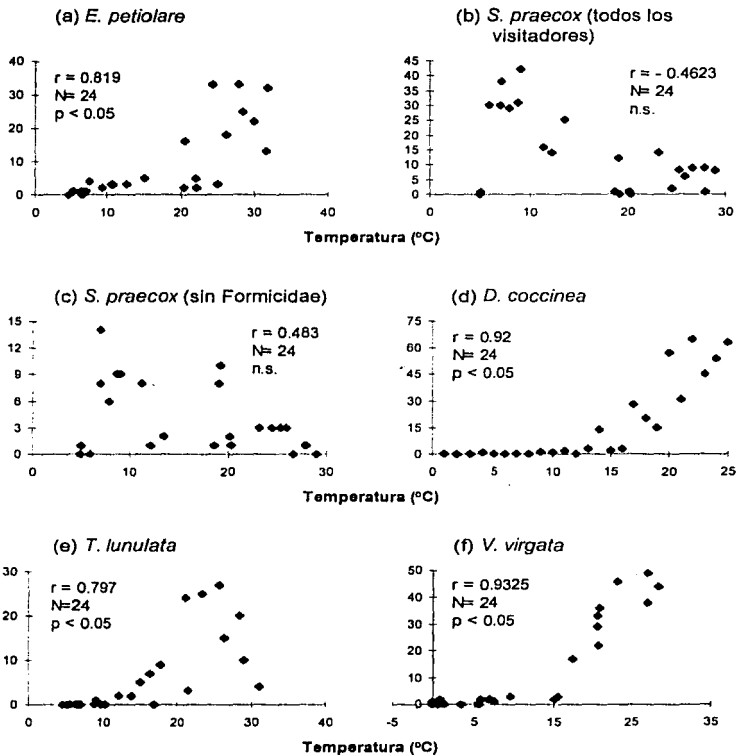


Figura 8. Correlación entre la temperatura y el número de visitantes de *Eupatorium petiolare* (a); *Senecio praecox*, incluyendo Formicidae (b); *Senecio praecox*, excluyendo Formicidae (c); *Dahlia coccinea* (d); *Tagetes lunulata* (e) y *Verbessina virgata* (f) (n.s. = no significativo).

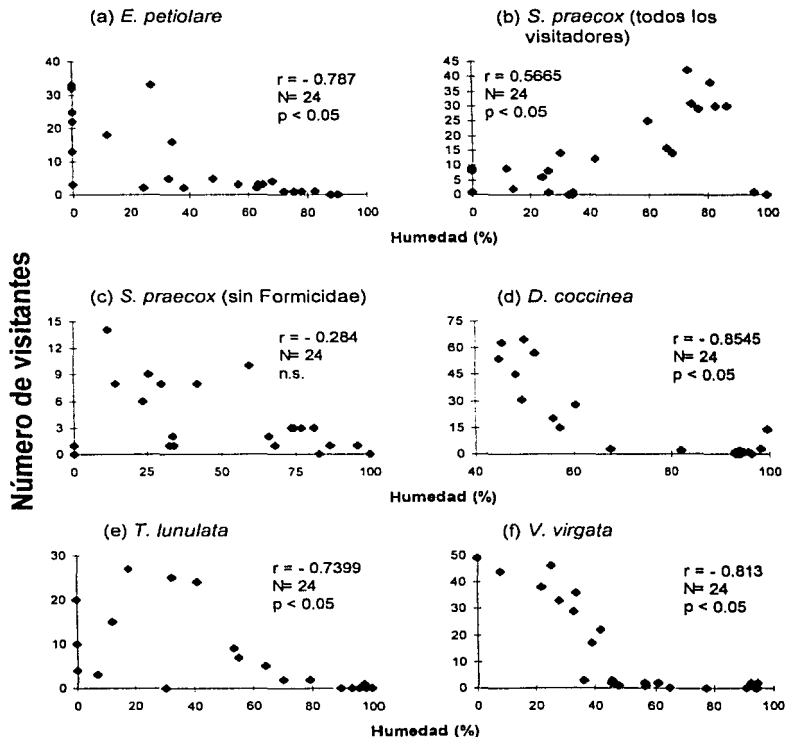


Figura 9. Correlación entre la humedad relativa y el número de visitantes de *Eupali petiolare* (a); *Senecio praecox*, incluyendo Formicidae (b); *Senecio praecox*, excluy Formicidae (c); *Dahlia coccinea* (d); *Tagetes lunulata* (e) y *Verbesina virgata* (f) (n.s. significativo).

Tagetes lunulata y *E. petiolare* fueron las compuestas con mayor riqueza de especies de visitantes florales (41 y 39, respectivamente; Tabla 9); mientras que *V. virgata* resultó ser la compuesta con menor riqueza (23 especies). Se registraron 31 especies de visitantes antófilos de *S. praecox* y 37 en *D. coccinea*.

En general, *Apis mellifera* fue el principal visitador floral diurno de todas las compuestas de estudio (Fig. 10), ya que fue la única especie observada sobre las cabezuelas de las cinco especies de compuestas, aunque su frecuencia y abundancia fue notablemente menor sobre los capítulos de *T. lunulata*. *Apis mellifera* presentó un periodo de actividad que perduró por casi las 12 h del día, iniciando entre las 8:00 y las 9:00 h y finalizando cerca de las 17:00 h. De igual manera, se le observó visitando algunas otras especies vegetales, no sólo de la Familia Compositae, sino de otras familias (ver Apéndice 2).

Los miembros del Orden Lepidoptera, del Suborden Heterocera, fueron los principales visitantes nocturnos de las especies de estudio, excepto para *S. praecox* y *V. virgata*, donde los himenópteros de la Familia Formicidae y los dípteros, respectivamente, resultaron ser los más abundantes y persistentes.

A continuación, se detallan las observaciones de los visitantes florales registrados para cada especie.

a) *Eupatorium petiolare*

Eupatorium petiolare fue visitado por 39 especies, pertenecientes a al menos 34 géneros y 20 familias, tres de las cuales son del Orden Hymenoptera, siete de Diptera, ocho de Lepidoptera y dos de Coleoptera. Se encontraron cinco especies del Orden Hymenoptera, 11 de Diptera, 21 de Lepidoptera y dos de Coleoptera (Tabla 9).

En general, la mayor abundancia de visitantes de esta especie se observó durante el día, entre las 10:00 y las 16:00 h (Fig. 11b), justo en el mismo periodo en que se registraron las temperaturas más altas y los niveles de humedad más bajos (Fig. 11a). Durante ese periodo de tiempo, también se observó la mayor abundancia de los himenópteros (Fig. 11c), principalmente de *Apis mellifera* (Figs. 7a, 10a), quien fue el visitador floral más abundante y persistente durante el día. También se observó

Número de *Apis mellifera*

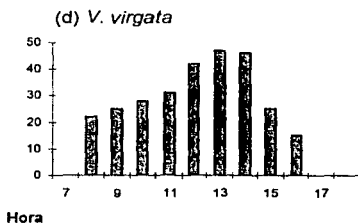
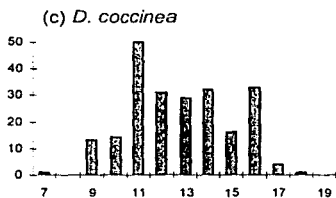
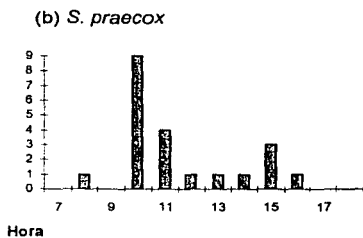
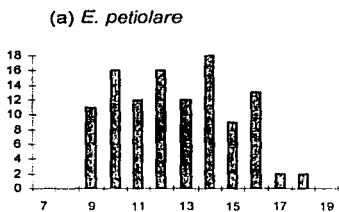


Figura 10. Número de abejas *Apis mellifera* observadas sobre las cabezuelas de (a) *Eupatorium petiolare* (Marzo 14); (b) *Senecio praecox* (Abril 9); (c) *Dahlia coccinea* (Agosto 22) y (d) *Verbena virgata* (Noviembre 15) durante 1996.

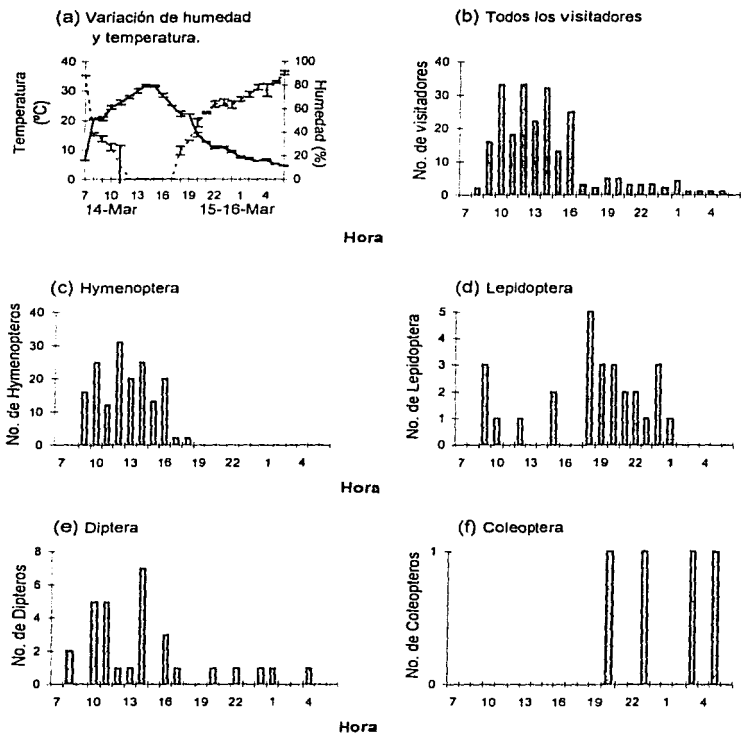


Figura 11. Variación diurna de temperatura (-) y humedad (- -) durante las colectas (Marzo 14, 15 y 16) de visitantes florales de *Eupatorium petiolare* (a) y número de visitantes de los principales órdenes de insectos observados sobre las cabezuelas florales de *E. petiolare*: total de visitantes (b); número de Hymenoptera (c); Lepidoptera (d); Diptera (e) y Coleoptera (f).

la ocurrencia de otros miembros del Orden Hymenoptera, tales como *Ceratina neomexicana*, y *Myschocyttarus pallidipectus* (Fig. 11c).

Los miembros del Orden Diptera fueron los que siguieron en frecuencia (Fig. 7a), observándoseles a lo largo de las 24 h (Fig. 11e), pero presentando la mayor abundancia durante el día, siendo su máximo pico de actividad entre las 9:00 y las 15:00 h.

Los lepidópteros fueron los visitantes más persistentes durante la noche (Fig. 11d). Entre los que se colectaron, destacan las palomillas de las Familias Geometridae y Noctuidae (Tabla 9). Su mayor abundancia se observó entre las 17:00 y las 20:00 h.

Los coleópteros fueron los visitantes más esporádicos (Fig. 11f), observándose sólo durante la noche y con una persistencia muy baja.

c) *Senecio praecox*

Senecio praecox fue visitado por 31 especies, pertenecientes a al menos 26 géneros y 15 familias, de las cuales, tres pertenecen al Orden Hymenoptera, seis a Diptera, tres a Lepidoptera y tres a Coleoptera. Se encontraron cinco especies del Orden Hymenoptera, 15 de Diptera, siete de Lepidoptera y cuatro de Coleoptera (Tabla 9).

La mayor frecuencia de visitas a las flores de *S. praecox* se observó durante la noche (Fig. 12b), periodo en el que tuvieron su mayor ocurrencia los miembros de la Familia Formicidae (Fig. 13a), de entre los que destacan las hormigas del género *Camponotus* y de una especie no determinada, cuya mayor abundancia sobre las cabezuelas de *S. praecox* fue entre las 23:00 y las 4:00 h y entre las 3:00 y las 4:00 h de la madrugada, respectivamente (Figs. 12c, 13b, 13c). Estos himenópteros fueron observados en la parte floral de las cabezuelas, pero más frecuentemente se les encontró sobre el involucro, lo que puede ser un indicativo de que son robadores de néctar. El resto de los himenópteros resultaron ser los visitantes más frecuentes durante el día (Fig. 7b), sobre todo alrededor de las 10:00 h, que es cuando presentaron una mayor frecuencia de visitas (Fig. 12c). Entre los principales

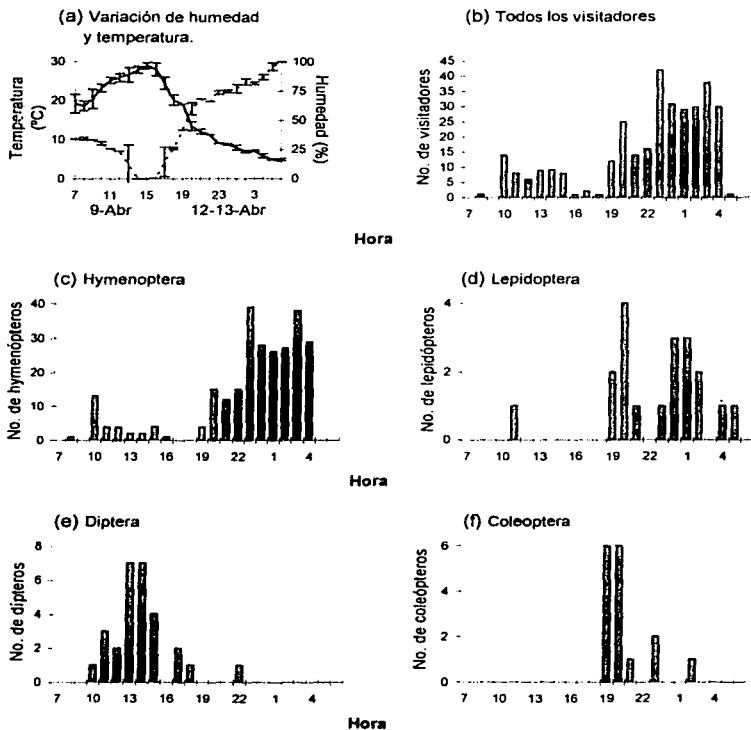


Figura 12. Variación diaria de temperatura (-) y humedad (- -) durante las colectas (Abril 9, 12 y 13) de visitantes florales de *Senecio praecox* (a) y número de visitantes de los principales órdenes de insectos observados sobre las cabezuelas florales de *S. praecox*: total de visitantes (b); Hymenoptera (c); Lepidoptera (d); Diptera (e) y Coleoptera (f).

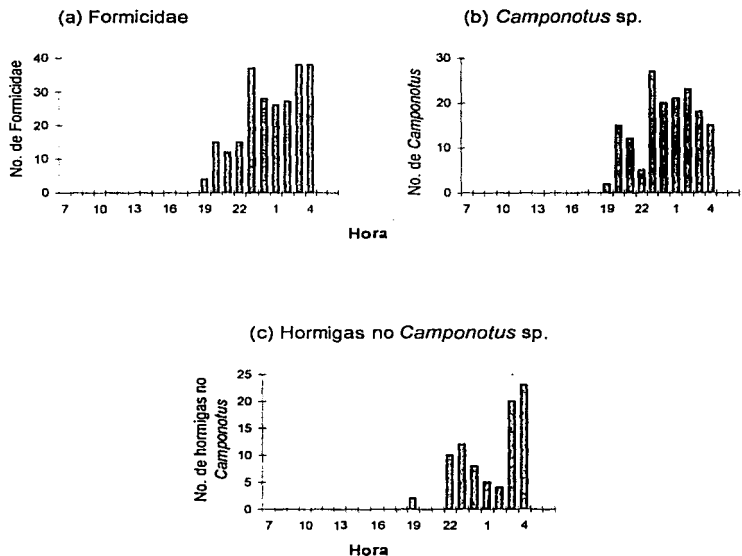


Fig. 13. Grupos de visitantes con mayor abundancia sobre las cabezuelas de *Senecio praecox*. (a) Número de individuos pertenecientes a la Familia Formicidae; (b) número de hormigas *Camponotus* sp. y (c) número de hormigas no *Camponotus* sp.

himenópteros colectados, se pueden mencionar abejas *Apis mellifera* y avispas del género *Steniolia* (Tabla 9).

Los dípteros fueron observados en menor proporción que los Hymenoptera no Formicidae (Fig. 7b), encontrándoseles con mayor abundancia entre las 13:00 y las 15:00 h (Fig. 12e). También se les observó durante la noche, aunque de manera más esporádica.

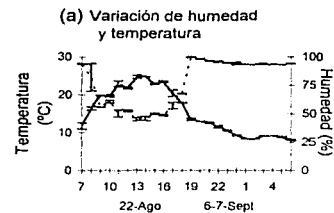
Los lepidópteros fueron poco persistentes a lo largo de las 24 h (Fig. 7b), observándoseles con mayor frecuencia durante la noche (Figs. 12d), teniendo una mayor abundancia entre las 19:00 y las 2:00 h del día siguiente. Destacaron sobre todo, los miembros de la Familia Geometridae (Tabla 9).

Los coleópteros tuvieron una persistencia similar a la de las palomillas (Fig. 7b), encontrándoseles sólo durante la noche, con una mayor abundancia entre las 19:00 y las 20:00 h (Fig. 12f).

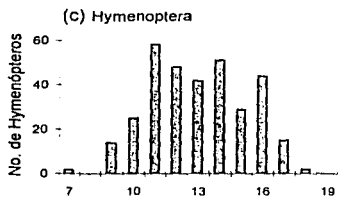
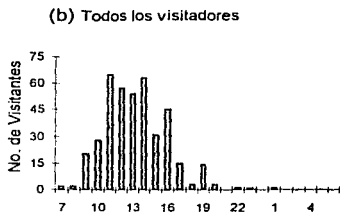
c) *Dahlia coccinea*

Dahlia coccinea fue visitada por 37 especies, pertenecientes a por lo menos 30 géneros y 14 familias, de las cuales, tres son del Orden Hymenoptera, una de Diptera, cinco de Lepidoptera y cinco de Coleoptera. Se encontraron cinco especies del Orden Hymenoptera, cinco de Diptera, 19 de Lepidoptera, y ocho de Coleoptera (Tabla 9).

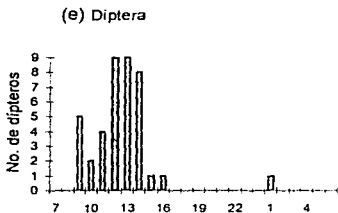
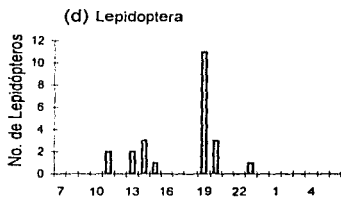
Esta especie fue visitada principalmente durante el día, teniendo una mayor abundancia de visitantes, entre las 11:00 y las 16:00 h (Fig. 14b), mismo periodo en el que fueron registradas las temperaturas más altas y los niveles de humedad más bajos (Fig. 14a) y en el que se observó la mayor abundancia de sus principales visitantes, los himenópteros (Fig. 14c). De entre éstos, las abejas *Apis mellifera* fueron las más abundantes (Fig. 7c), teniendo una mayor ocurrencia sobre las cabezuelas de *D. coccinea* entre las 11:00 y las 16:00 h (Fig. 10c). Los abejorros también fueron muy abundantes (Fig. 7c), sobre todo entre las 12:00 y las 17:00, periodo en el que se observaron con mayor frecuencia (Fig. 15). También se observaron visitas de abejas de las especies *Bombus fervidus sonomae*, *B. ephippiatus*, *Capsomeris limosa* y del género *Paranthidium*.



Hora



Hora



Hora

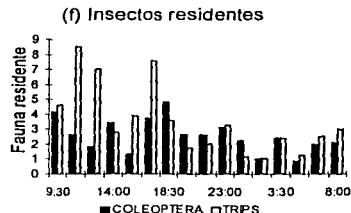


Figura 14. Variación diaria de temperatura (-) y humedad (- -) durante las colectas (Agosto 22, septiembre 6 y 7) de visitantes florales de *Dahlia coccinea* (a) y número de visitantes de los principales órdenes de insectos observados sobre las cabezuelas de *D. coccinea*: total de visitantes (b); Hymenoptera (c); Lepidoptera (d); Diptera (e) y Coleoptera y Trips residentes (f).

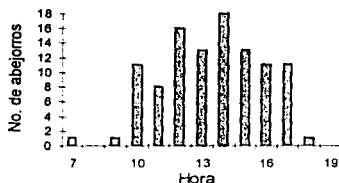


Figura 15. Número de abejorros observados sobre las cabezuelas de *Dahlia coccinea* (22 de agosto de 1996).

Los miembros del Orden Diptera también resultaron ser muy abundantes (Fig. 7c), sobre todo entre las 12:00 h y las 14:00 h (Fig. 14e), siendo los miembros del género *Cheilosia*, los más persistentes sobre los capítulos de esta compuesta.

Los lepidópteros no fueron muy persistentes a lo largo de las 24 h; sin embargo, las palomillas fueron los visitantes más importantes durante la noche, a pesar de sólo haber sido observados con mayor abundancia alrededor de las 19:00 h (Fig. 14d). Los miembros del Suborden Rhopalocera fueron más frecuentes que los del Suborden Heterocera (Tabla 9).

Entre la fauna residente encontrada en las cabezuelas de *D. coccinea*, los trips fueron los más abundantes, presentando dos pequeños picos de mayor abundancia a lo largo del día, el primero a las 9:30 h y el segundo entre las 16:30 y las 19:30 h (Fig. 14f). Por su parte, los pequeños coleópteros residentes, de dos especies no determinadas, presentaron una mayor abundancia entre las 10:30 y las 12:30 h y entre las 15:30 y las 18:30 h (Fig. 14f).

e) *Tagetes lunulata*

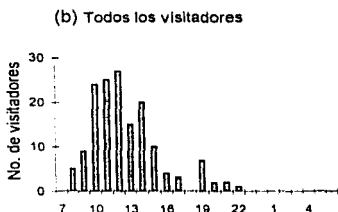
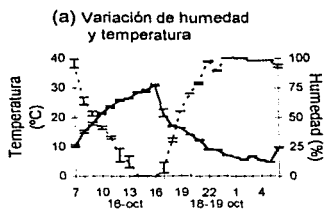
Tagetes lunulata fue visitada por 41 especies pertenecientes a por lo menos 36 géneros y 18 familias, de las cuales, cinco están constituidas por miembros del Orden Hymenoptera, cinco de Diptera, cinco de Lepidoptera y tres de Coleoptera. Se encontraron siete especies del Orden Hymenoptera, 18 de Diptera, 12 de Lepidoptera, y cuatro de Coleoptera (Tabla 9).

Las cabezuelas de esta compuesta presentaron una mayor frecuencia de visitas durante el día, teniendo su mayor abundancia entre las 10:00 y las 14:00 h (Fig. 16b), lo cual concuerda con el periodo de mayor actividad de dípteros e himenópteros, los visitantes más abundantes y persistentes de esta especie (Fig. 7d), y es también el periodo en que se registraron las temperaturas más elevadas y los niveles de humedad relativa más bajos (Fig. 16a).

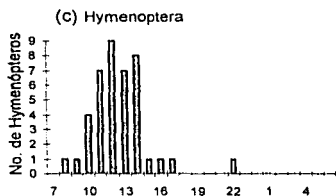
Los miembros del Orden Diptera presentaron una mayor abundancia entre las 10:00 y las 15:00 h (Fig. 16e); mientras que los himenópteros, entre los que destacan *Apis mellifera*, *Ceratina neomexicana*, *Paranthidium* sp. y miembros de las Familias Pompilidae, Braconidae e Ichneumonidae, tuvieron su mayor abundancia entre las 11:00 y las 14:00 h (Fig. 16c).

Los lepidópteros fueron visitantes poco persistentes (Fig. 7d), teniendo una mayor abundancia a las 19:00 h (Fig. 16d); sin embargo, también presentan un pequeño pico a las 12:00 h.

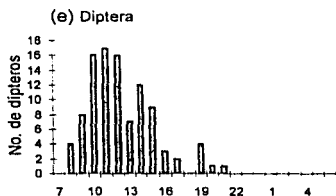
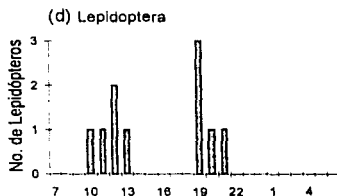
Los coleópteros residentes se encontraron presentes sobre las cabezuelas de *T. lunulata* durante las 24 h; pero su abundancia fue mayor entre las 7:00 y las 11:00 h, así como entre las 19:00 h y la 1:00 de la madrugada del día siguiente. Estos escarabajos tuvieron su menor abundancia durante el periodo que va de las 12:00 h a las 18:00 h (Fig. 16f); mismo periodo en que se registraron las temperaturas más elevadas del día (Fig. 16a).



Hora



Hora



Hora

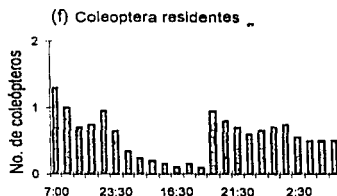


Figura 16. Variación diurna de temperatura (-) y humedad (- -) durante las colectas (Octubre 16, 18 y 19) de visitantes florales de *Tagetes lunulata* (a) y número de visitantes de los principales órdenes de insectos observados sobre las cabezuelas florales de *T. lunulata*: total de visitantes (b); Hymenoptera (c); Lepidoptera (d); Diptera (e) y promedio de Coleoptera residentes (f).

f) *Verbesina virgata*

Verbesina virgata fue visitada por 23 especies pertenecientes a por lo menos 22 géneros y 17 familias, de las cuales se colectaron cinco del Orden Hymenoptera, una de Lepidoptera, siete de Diptera y cuatro de Coleoptera. Se encontraron cinco especies del Orden Hymenoptera, una de Lepidoptera, 12 de Diptera, y cinco de Coleoptera (Tabla 9).

En esta especie la máxima afluencia de insectos visitantes fue observada entre las 9:00 y las 15:00 h (Fig. 17b), periodo en el que los miembros del Orden Hymenoptera, entre los que destacan *Adrena* sp., *Colletes* sp., *Mexalictus* sp y *Capsomeris limosa*, presentaron su máxima ocurrencia (Fig. 17c). Sin embargo, fueron las abejas *Apis mellifera* los visitantes más abundantes de esta compuesta (Fig. 7e), teniendo un pico de actividad que fluctúa entre las 11:00 y las 15:00 h (Fig. 10d), que es justo el periodo en que se registraron las temperaturas más elevadas y los niveles de humedad más bajos (Fig. 17a).

Los dípteros constituyeron los visitantes nocturnos más persistentes para *V. virgata*. Fueron observados a lo largo de las 24 h, presentándose con mayor abundancia alrededor de las 11:00 y de las 15:00 h (Fig. 17e).

Aunque los coleópteros fueron poco persistentes (Fig. 7e), su mayor abundancia se presentó alrededor de las 10:00 h (Fig. 17f).

No se observaron Lepidoptera diurnos sobre las cabezuelas de esta compuesta, en tanto que los nocturnos fueron muy poco abundantes y persistentes, encontrándose sólo entre las 19:00 y las 23:00 h (Fig. 17d).

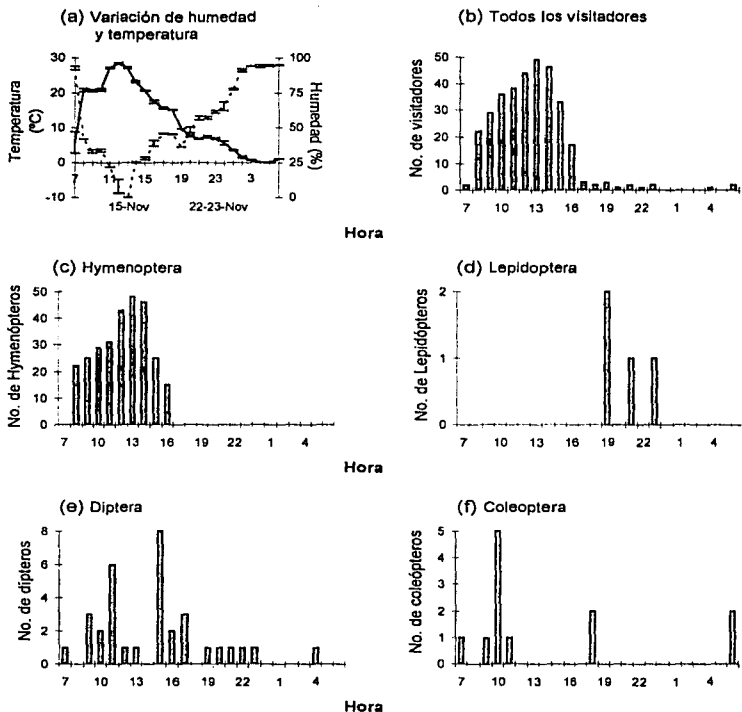


Figura 17. Variación diurna de temperatura (-) y humedad (- -) durante las colectas (Noviembre 15, 22 y 23) de visitantes florales de *Verbescina virgata* (a) y número de visitantes de los principales órdenes de insectos observados sobre las cabezuelas florales de *V. virgata*: total de visitantes (b); Hymenoptera (c); Lepidoptera (d); Diptera (e) y Coleoptera (f).

6.3.2. Índices de similitud. En general, las cinco especies de estudio no comparten una gran cantidad de polinizadores, sus porcentajes de similitud van de 6.4 al 23.1%. El índice de similitud más elevado se presentó entre las comunidades de *D. coccinea* y de *T. lunulata*, las cuales compartieron nueve especies y cuyo índice de similitud fue de 23.1. El segundo índice más alto se presentó entre los gremios de insectos antófilos de *E. petiolare* y *S. praecox*, que fue de 20.0. Por su parte, los gremios de *V. virgata* y *E. petiolare*, así como el de ésta última y de *D. coccinea* fueron los más disímiles, presentando un índice de similitud de 6.4 y 7.9, respectivamente (Fig. 18, Tabla 10). Con base en estos índices se observan claramente dos grupos de plantas, el primero, constituido por las especies que florecen completamente en secas (*E. petiolare* y *S. praecox*) y el segundo conformado por aquellas que lo hacen en la época de lluvias o al principio de las secas (*D. coccinea*, *T. lunulata* y *V. virgata*; Fig. 18).

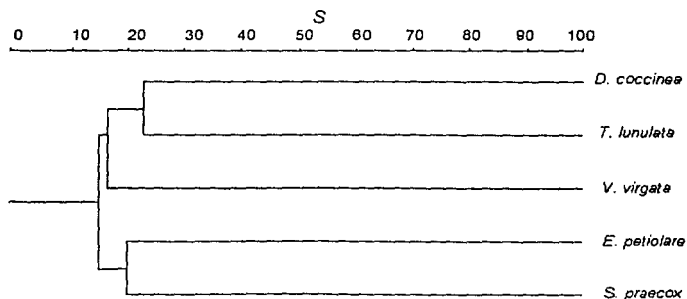


Figura 18. Dendrograma que muestra la semejanza entre las cinco comunidades de estudio de acuerdo a los índices de similitud de Sorensen obtenidos a partir de las especies de visitantes compartidas entre las comunidades.

Tabla 10. Número de especies de insectos antófilos compartidas por las cinco especies de estudio e índices de similitud de Sorensen existentes entre dichas comunidades.

	<i>E. petiolare</i>	<i>S. praecox</i>	<i>D. coccinea</i>	<i>T. lunulata</i>	<i>V. virgata</i>
<i>E. petiolare</i>	\	7	3	6	2
<i>S. praecox</i>	20.0	\	4	3	3
<i>D. coccinea</i>	7.9	11.8	\	9	5
<i>T. lunulata</i>	15.0	8.3	23.1	\	4
<i>V. virgata</i>	6.4	11.1	16.7	12.5	\

A continuación se hace un análisis de los índices de similitud por cada orden de insectos antófilos.

a) Coleoptera

Los coleópteros constituyen un grupo poco compartido por las compuestas de estudio. Sólo las plantas que florecen en la época de lluvias (*D. coccinea*, *T. lunulata* y *V. virgata*) comparten algunas especies de este orden (Tabla 11a). El mayor porcentaje de similitud lo presentan *D. coccinea* y *T. lunulata* (50.0 %), seguidas por la similitud entre *T. lunulata* y *V. virgata* (44.4%) y entre esta última y *D. coccinea* (30.8 %; Fig. 19). Los coleópteros de las especies que florecen en secas (*E. petiolare* y *S. praecox*) son totalmente disímiles entre sí y con el resto de las compuestas.

b) Diptera

Los miembros de este orden son compartidos entre algunas de las compuestas de estudio (p. ej.: *Lejops (Anasimya)* sp. 1 y *Eristalis (Esoohstalis) circe*). Se encontraron más especies compartidas entre *E. petiolare* y *S. praecox* (cuatro especies), con un índice de Sorensen de 30.8%. *S. praecox* y *D. coccinea* presentaron un porcentaje de similitud de 30.0%, compartiendo tres especies de dípteros. Las comunidades más disímiles en cuanto a especies de Diptera se refiere fueron *T. lunulata* y *V. virgata*, quienes presentaron un índice de Sorensen de 6.7% (Tabla 11b; Fig. 20).

Tabla 11. Número de especies de insectos antófilos pertenecientes a los 4 órdenes de visitantes más importantes: Coleoptera (a); Diptera (b); Hymenoptera (c) y Lepidoptera (d), que son compartidas por las cinco especies de estudio e índices de similitud de Sorensen existentes entre dichas comunidades.

(a) Coleoptera

	<i>E. petiolare</i>	<i>S. praecox</i>	<i>D. coccinea</i>	<i>T. lunulata</i>	<i>V. virgata</i>
<i>E. petiolare</i>		0	0	0	0
<i>S. praecox</i>	0		0	0	0
<i>D. coccinea</i>	0	0		3	2
<i>T. lunulata</i>	0	0	50.0		2
<i>V. virgata</i>	0	0	30.8	44.4	

(b) Diptera

	<i>E. petiolare</i>	<i>S. praecox</i>	<i>D. coccinea</i>	<i>T. lunulata</i>	<i>V. virgata</i>
<i>E. petiolare</i>		4	1	2	1
<i>S. praecox</i>	30.8		3	2	2
<i>D. coccinea</i>	12.5	30.0		2	1
<i>T. lunulata</i>	13.8	12.1	17.4		1
<i>V. virgata</i>	8.7	14.8	11.8	6.7	

(c) Hymenoptera

	<i>E. petiolare</i>	<i>S. praecox</i>	<i>D. coccinea</i>	<i>T. lunulata</i>	<i>V. virgata</i>
<i>E. petiolare</i>		1	1	3	1
<i>S. praecox</i>	20.0		1	1	1
<i>D. coccinea</i>	20.0	20.0		2	2
<i>T. lunulata</i>	46.1	16.7	33.3		1
<i>V. virgata</i>	20.0	20.0	40.0	16.7	

(d) Lepidoptera

	<i>E. petiolare</i>	<i>S. praecox</i>	<i>D. coccinea</i>	<i>T. lunulata</i>	<i>V. virgata</i>
<i>E. petiolare</i>		2	1	1	0
<i>S. praecox</i>	14.3		0	0	0
<i>D. coccinea</i>	5.0	0.0		2	0
<i>T. lunulata</i>	6.1	0.0	12.9		0
<i>V. virgata</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	

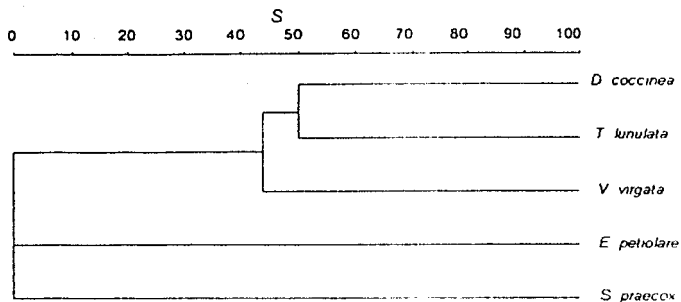


Figura 19. Dendrograma que muestra la semejanza entre las cinco comunidades de estudio de acuerdo a los índices de similitud de Sorensen obtenidos a partir de las especies de Coleoptera compartidas entre las comunidades.

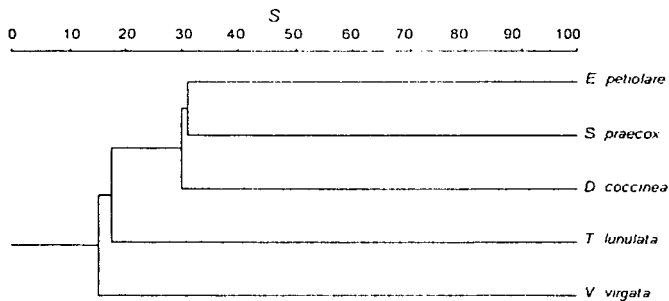


Figura 20 Dendrograma que muestra la semejanza entre las cinco comunidades de estudio de acuerdo a los índices de similitud de Sorensen obtenidos a partir de las especies de Diptera compartidas entre las comunidades.

c) Hymenoptera

Este es el orden que refleja mayores porcentajes de similitud entre las comunidades de estudio (Tabla 11c). *E. petiolare* y *T. lunulata* presentaron el porcentaje más elevado (46.1%) compartiendo tres especies. *V. virgata* y *D. coccinea* presentaron una similitud de 40.0%, mientras que esta última y *T. lunulata* presentaron un 33.3% de similitud. Las especies más disimiles fueron *V. virgata* y *T. lunulata* así como esta última y *S. praecox*, ya que en ambos casos el porcentaje de similitud fue de 16.7% (Fig. 21).

d) Lepidoptera

Los gremios de Lepidoptera fueron poco semejantes entre sí (Tabla 11d). Los porcentajes de similitud más altos se observaron entre *E. petiolare* y *S. praecox* (14.3%), y entre *D. coccinea* y *T. lunulata* (12.9%; Fig. 22). *Verbesina virgata* no comparte ninguna especie de lepidópteros con otra compuesta. Así mismo, *S. praecox* sólo comparte lepidópteros con *E. petiolare*.

6.4. Apertura ligular de *Dahlia coccinea*

En general, las lígulas de *Dahlia coccinea* se encuentran abiertas en el día y cerradas durante la noche; sin embargo, no todas las cabezuelas cierran por completo, y de hecho, muchas de ellas ni siquiera tienen algún movimiento ligular (p. ej. la flor No. 2; Fig. 23). Así mismo, también se observaron cabezuelas donde las lígulas sí llegaron a cerrar por completo (p. ej. la flor No. 30; Fig. 23). El movimiento de apertura ligular se inicia alrededor de las 2:00 h (Fig. 24). Por observaciones de campo, se sabe que las lígulas comienzan a cerrarse alrededor de las 16:00 h, observándose las primeras cabezuelas cerradas por completo aproximadamente a las 18:00 h (D.M. Figueroa y E. Camacho, obs. perss.).

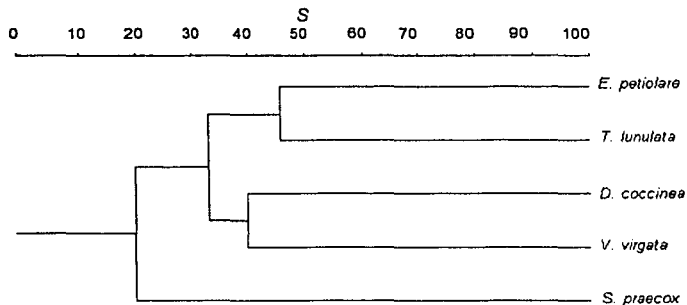


Figura 21. Dendrograma que muestra la semejanza entre las cinco comunidades de estudio de acuerdo a los índices de similitud de Sorensen obtenidos a partir de las especies de Hymenoptera compartidas entre las comunidades.

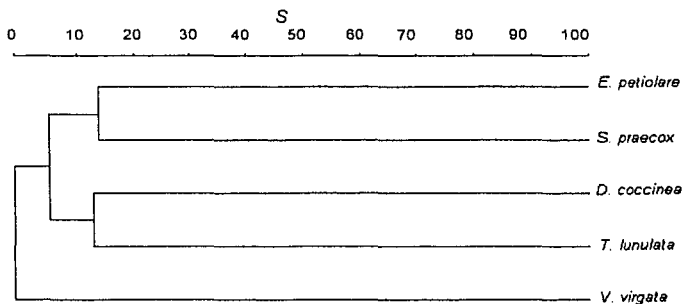


Figura 22. Dendrograma que muestra la semejanza entre las cinco comunidades de estudio de acuerdo a los índices de similitud de Sorensen obtenidos a partir de las especies de Lepidoptera compartidas entre las comunidades.

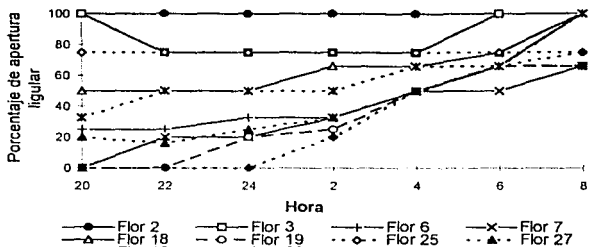


Fig. 23. Variación en la apertura ligular de 10 cabezuelas de *D. coccinea* observadas durante la noche del 6 y la madrugada del 7 de septiembre de 1996.

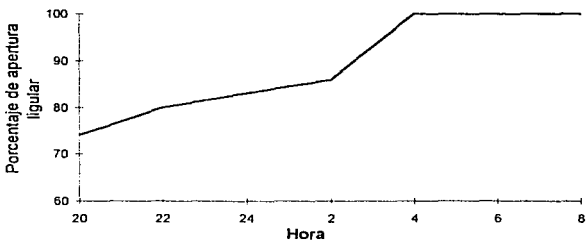


Fig. 24. Variación promedio de la apertura ligular de 35 capítulos de *D. coccinea* durante la noche del 6 y la madrugada del 7 de septiembre de 1996.

6.5. Experimentos de polinización

Los datos de número de semillas por cabezuela de *E. petiolare* sí se comportaron normalmente ($\chi^2=4.00$, $gl=3$, $P>1.00$). Las dos pruebas estadísticas aplicadas a los datos (ANDEVA y Kruskal-Wallis) indicaron que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos aplicados ($F=1.33$; $gl=3$, 151; $P>0.05$; $H=0$, $gl=3$, $P>1.0$; respectivamente; Tabla 12). El promedio de semillas producidas por cabezuela fue de 43.2 ± 0.7 .

Los datos de *T. lunulata* no se comportaron normalmente ($\chi^2=7.05$, $gl=4$, $P<0.13$). En este caso tampoco se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos con las dos pruebas aplicadas (ANDEVA: $F=1.1$; $gl=4$, 146; $P>0.05$; Kruskal-Wallis: $H=5.28$, $gl=4$, $P>0.025$; Tabla 13). El promedio de semillas producidas por cabezuela fue de 22.8 ± 0.7 .

Los resultados de *D. coccinea* tampoco se comportaron normalmente ($\chi^2=172.22$, $gl=9$, $P<0.0001$), pero sí se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos con las dos pruebas aplicadas (ANDEVA: $F=110.5$; $gl=9$, 267; $P<<0.001$; Kruskal-Wallis: $H=208.89$, $gl=9$, $P<0.0001$;). Bajo el tratamiento de polinizadores diurnos en ambiente abierto se produjo el mayor número de semillas (52.8), el cual fue muy similar al obtenido en los tratamientos control (53.7 y 59.7; Tabla 14). En ambiente cerrado la producción de semillas fue significativamente menor (19.7 ± 3.1 semillas), así como bajo el tratamiento de polinizadores nocturnos (4.0 ± 0.9 semillas). Por su parte, bajo el tratamiento de los coleópteros residentes (de dos especies no determinadas) se produjeron muy pocas semillas (2.4), de manera muy similar a la que se obtuvo con el tratamiento de viento (sol: 1.3 semillas; sombra: 1.4 semillas). Esta especie tuvo una muy baja capacidad de auto-fertilización, ya que bajo tal tratamiento se obtuvo el menor número de semillas (0.1).

Tabla 12. Semillas de *Eupatorium petiolare* producidas por la acción de diferentes vectores de polen.

Tratamiento	No. de Semillas \pm e.e.	N
Control	44.1 \pm 1.3	51
Polinizadores diurnos	40.2 \pm 1.8	26
Polinizadores nocturnos	43.9 \pm 1.5	22
Polinización por viento	43.4 \pm 0.9	56

Tabla 13. Producción de semillas de *T. lunulata* bajo la acción de diferentes vectores de polinización.

Tratamiento	No. de Semillas \pm e.e.	N
Control	24.8 \pm 1.3	30
Polinizadores diurnos	23.1 \pm 1.6	30
Polinizadores nocturnos	22.4 \pm 1.5	31
Polinización por viento	20.3 \pm 1.7	30
Autogamia	23.5 \pm 1.6	30

Tabla 14. Producción de semillas de *D. coccinea* bajo la acción de diferentes vectores de polen. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0.001$).

Tratamiento	No. de semillas \pm e.e.	N
Control sol en sitio abierto	53.7 \pm 3.2 (a)	35
Control lluvia en sitio abierto	59.7 \pm 3.7 (a)	26
Polinizadores diurnos en sitio abierto	52.8 \pm 5.1 (a)	27
Polinizadores nocturnos en sitio abierto	4.0 \pm 0.9 (bc)	30
Polinización por viento en sitio abierto	1.3 \pm 0.5 (c)	36
Autogamia en sitio abierto	0.1 \pm 0.1 (c)	29
Control en sitio cerrado	19.7 \pm 3.1 (b)	20
Polinización por viento en sitio cerrado	1.4 \pm 0.7 (c)	20
Experimento con coleópteros	2.4 \pm 1.5 (c)	26
Control coleópteros	0.6 \pm 0.5 (c)	30

Los datos de *V. virgata* no se comportaron normalmente ($\chi^2=33.70$, $gl=9$, $P<0.0001$). Al aplicar la prueba de Kruskal-Wallis se encontró un efecto significativo de los tratamientos sobre la producción de semillas ($H=41.01$, $gl=9$, $P<0.0001$; Tablas 15 y 16). El ANDEVA detectó un efecto significativo del ambiente ($F=33.3$; $gl=1$, 246; $P<0.001$; Tablas 15 y 16), pero no de los tratamientos de vectores de polen ($F=0.6$, $gl=4$, 246; $P>0.05$), ni de la interacción ($F=0.7$, $gl=4$, 246, $P>0.05$) sobre la producción de semillas. La producción de semillas fue mayor en los sitios abiertos que en los sitios cerrados (AA: 87.8 ± 1.9 ; AC: 70.9 ± 1.6).

Tabla 15. Producción de semillas de *V. virgata* bajo la acción de diferentes vectores de polinización. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0.001$).

Tratamiento	Ambiente abierto		Ambiente cerrado	
	No. de semillas \pm e.e.	N	No. de semillas \pm e.e.	N
Control	85.3 \pm 4.3 (a)	33	77.3 \pm 3.8 (b)	19
Polinizadores diurnos	85.9 \pm 4.4 (a)	32	69.8 \pm 3.4 (b)	19
Polinizadores nocturnos	91.9 \pm 3.8 (a)	35	72.5 \pm 4.7 (b)	18
Polinización por viento	90.7 \pm 5.7 (a)	31	67.5 \pm 2.8 (b)	17
Autogamia	84.9 \pm 3.9 (a)	32	67.5 \pm 4.5 (b)	20
Total	87.8 \pm 1.9	163	70.9 \pm 1.6	93

Tabla 16. Resultados de la prueba de ANDEVA de dos vías, mostrando donde sí se encontraron diferencias significativas en la producción de semillas de *V. virgata* bajo el efecto de diferentes vectores de polen y de radiación solar. SC= suma de cuadrados; gl = grados de libertad; CM= cuadrados medios.

Fuente	SC	gl	CM	F	P
Ambiente	16682.5	1	16682.5	33.3	< 0.001
Tratamiento	1163.2	4	290.8	0.6	n.s.
Interacción	1475.2	4	368.8	0.7	n.s.
Error	123246	246	501.0		

VII. DISCUSIÓN

7.1. Fenología reproductiva

Al parecer, la fenología floral de las compuestas de estudio actualmente no se encuentra determinada por la competencia por polinizadores, ya que realmente éstos no son tan importantes para la producción de semillas de estas especies vegetales, excepto para *D. coccinea*, en la que se encontró una total dependencia hacia los insectos. Otra evidencia que apoya esta idea, es el número tan reducido de especies de insectos antófilos que comparten las especies de plantas en estudio. Esto sugiere que no hay competencia por visitantes florales, pero permite considerar la idea de que posiblemente la fenología diferencial observada en las cinco compuestas de estudio se deba a la historia evolutiva de cada una de ellas.

Aunque no hay estudios sobre esto, tal vez en el pasado sí existían los insectos antófilos que las podían polinizar de manera eficiente y que eran compartidos por diferentes especies de compuestas, con lo que posiblemente se inició todo un proceso de divergencia que es lo que ha producido la biología floral diferencial (fenología floral incluida) que hoy vemos. Sin embargo, para afirmar tales ideas sería necesario realizar más estudios, así como una revisión detallada de la ecología de la polinización de las compuestas de estudio. Por otro lado, tal vez los insectos que originalmente tenían el principal papel en la polinización de las compuestas han ido desapareciendo conforme su hábitat se ha visto afectado. Por lo anterior, estas especies de plantas han tenido que adaptarse a los pocos insectos que las polinizan de manera eficiente, a vectores abióticos como el viento, o han desarrollado un alto grado de auto-compatibilidad, como el que se observó en la parte experimental de este trabajo.

Las especies de estudio que florecen y fructifican durante la época de secas (*E. petiolare* y *S. praecox*), cuando los vientos son más frecuentes (de enero a marzo), tienen una fenología reproductiva de menor duración a la de aquéllas especies que fructifican durante las lluvias. En estas últimas, sus frutos posiblemente tengan una mayor duración por el efecto que la humedad puede tener sobre éstos, ya que el agua de lluvia y la humedad ocasionan que las semillas y las estructuras alares (en el caso de *D. coccinea*) o

el vilano (en el caso de *T. lunulata* y *V. virgata*), se adhieran entre sí, impidiendo su rápida dispersión.

7.2. Ontogenia reproductiva

La duración de cada estructura reproductiva puede ser un reflejo de la propia historia filogenética de la familia, ya que es muy claro cómo las flores maduras (activas) son las que presentaron la menor duración. En contraste, los frutos maduros fueron los que tuvieron una mayor longevidad, excepto en *E. petiolare*, en la que esta estructura fue la que tuvo menor duración. Esto puede deberse a que sus frutos son dispersados por viento y justo en la época de secas, cuando florece esta especie, se presentan vientos con mayor frecuencia y hay menos especies en floración y follación, lo cual facilita el movimiento y dispersión de las semillas anemócoras de *E. petiolare*.

La longevidad de las flores maduras es un reflejo del éxito de la polinización, así como de la frecuencia de visitas de sus polinizadores (Ashman y Schoen, 1994; Schoen y Ashman, 1995). Estudios previos han mostrado que cuando la remoción y deposición del polen, así como la fecundación de los óvulos es rápida, la longevidad de las flores es menor; en tanto que las flores que son frecuentadas más esporádicamente y por tanto tienen una fertilización más tardía, presentan una longevidad mayor (Proctor y Harder, 1995; Schoen y Ashman, 1995; Clayton y Aizen, 1996). En este estudio, la longevidad de las flores activas está determinada por su dependencia hacia los insectos antófilos para su reproducción. El ejemplo más claro fue el de *D. coccinea*, ya que además de ser la única especie de estudio dependiente de insectos visitantes para su reproducción, sus flores activas fueron las que presentaron la menor longevidad (4.25 días).

En el caso de *V. virgata* se observó que la duración de las flores maduras bajo las diferentes condiciones de radiación solar fueron muy diferentes, ya que en condiciones de sombra tuvieron mayor longevidad estas estructuras. Esto pudo deberse a que la polinización, fue más rápida y eficiente en sitios abiertos por la visibilidad que los insectos antófilos pueden tener, ya que ahí las flores son más conspicuas.

7.3. Visitadores florales y su papel en la producción de semillas

Las especies de estudio aparentemente son muy generalistas en cuanto a la diversidad de visitadores florales que atraen y permiten acceder a las recompensas, tal y como lo encontró Boldt y Robbins (1987) en *Bacharis neglecta* sobre la que observaron a cerca de 46 especies de insectos. Cada una de las especies de plantas en estudio fue frecuentada por gremios distintos asociados a las características florales de cada una. Por ejemplo, *S. praecox*, *T. lunulata* y *V. virgata* fueron visitadas por una mayor diversidad de miembros del Orden Diptera, lo cual sugiere que tal vez el color amarillo sea un atrayente muy importante para este gremio de antófilos; tal y como se ha sugerido en el síndrome de miofilia (Faegri y van der Pijl, 1971; Proctor y Yeo, 1975; Kevan y Baker, 1983; Jones, 1988; Bertin, 1989; Parra *et al.*, 1993). Por su parte, las flores blancas y de aroma dulce de *E. petiolare* fueron más frecuentemente visitadas por miembros del Orden Lepidoptera, principalmente del Suborden Heterocera; mientras que las flores brillantes de *D. coccinea* fueron más frecuentadas por miembros del Suborden Rhopalocera; lo que corresponde a los síndromes de falanofilia y psicofilia respectivamente (Faegri y van der Pijl, 1971; Proctor y Yeo, 1975; Kevan y Baker, 1983; Jones, 1988; Bertin, 1989; Parra *et al.*, 1993). Así pues, a pesar de la poca especialización que a simple vista se puede observar, sí existe cierta especificidad, la cual se encuentra determinada por las características florales de cada una de las especies de estudio; aunque no se descarta el posible efecto que la relación filogenética ejerce. Además, existen especies y grandes grupos de insectos antófilos que sólo fueron observados sobre ciertas compuestas, tal es el caso de los abejorros y las hormigas, encontrados sólo sobre *D. coccinea* y *S. praecox*, respectivamente.

Resulta evidente que las compuestas de estudio actualmente no se encuentran compitiendo por los polinizadores disponibles, ya que los índices de similitud de Sorensen reflejan claramente que son muy pocas las especies compartidas. De hecho, es muy probable que las especies que son compartidas sean aquéllas que tienen un ciclo de vida largo, lo cual determina que puedan explotar distintos recursos a lo largo del año. El ejemplo más claro lo constituyen las abejas *Apis mellifera*, las cuales, por ser insectos sociales, permanecen a lo largo de todo el año, alimentándose de diferentes especies

conforme transcurre su periodo de floración. Este fenómeno sugiere la existencia de un posible mutualismo secuencial (Waser y Real, 1979) entre las especies de estudio. Sin embargo, *Apis mellifera* no es muy constante ya que visita varias especies de plantas en floración simultáneamente por tanto, no es muy eficiente como polinizador, aunque se le ha llegado a considerar como una especie confiable como vector de polen (Faegri y van der Pijl, 1971). Lo anterior permite inferir que las compuestas son plantas que sí proporcionan una gran cantidad de néctar a sus visitantes, ya que las abejas sociales como *A. mellifera* visitan flores con suficiente recompensa en néctar (Faegri y Van der Pijl, 1971).

Al parecer, el Orden Coleoptera no tiene una importancia sobresaliente en la polinización de las especies de estudio. Este orden fue muy poco abundante y diverso; asimismo, los experimentos con *D. coccinea* reflejan una muy baja eficiencia como vectores de polen.

Es posible que las cabezuelas de las compuestas de estudio sean visitadas más que en busca de alimento, en busca de otro tipo de recompensas, como son calor y sitios de oviposición y/o de refugio (Faegri y van der Pijl, 1971; Kevan y Baker, 1983; Richards, 1986; Bertin, 1989), ya que durante los conteos de semillas se encontraron varias especies de larvas de insectos. Además, se observaron trips y pequeños coleópteros que prácticamente se encontraban habitando en las cabezuelas de *D. coccinea*. Sin embargo, y a pesar de que los visitantes florales no siempre se mueven en busca de alimento, es muy factible que sí tengan alguna importancia en el transporte de éste, al menos en una pequeña proporción. Es posible que realicen polinizaciones accidentales al visitar distintas cabezuelas en busca de recompensas que no necesariamente son alimenticias.

Dado que la producción de semillas de *E. petiolare*, *T. lunulata* y *V. virgata* no depende de la presencia de vectores bióticos, es posible que sus polinizadores originales hayan ido desapareciendo y como una estrategia alternativa hayan desarrollado los mecanismos de polinización abiótica que aquí se encontraron (polinización por viento y autogamia). De acuerdo con Levin y Anderson (1970) estos mecanismos de polinización son la respuesta a alteraciones en los sistemas de reproducción. Esta suposición se

sustenta en que estas tres especies presentan características de ser plantas con flores entomófilas, dados su olor y color.

7.4. Condiciones ambientales y actividad de los insectos

La abundancia de los grupos de insectos estudiados presentó una correlación positiva con la temperatura y una correlación negativa con la humedad. Los miembros de la Familia Formicidae presentaron un comportamiento distinto que la mayoría de los grupos de insectos estudiados, ya que la abundancia de éstos tuvo fue mayor bajo condiciones de bajas temperaturas y altos niveles de humedad. Esto es sorprendente, ya que la mayoría de los insectos dependen de una temperatura relativamente alta para realizar sus actividades. Es posible que las hormigas tengan alta capacidad de termorregulación, o bien que la recompensa recibida durante su forrajeo sobre el involucro y las cabezuelas de *S. praecox* sea realmente alta. Con esto se puede producir un efecto compensatorio entre la energía gastada para llegar hasta la parte superior de las plantas y la recompensa recibida, tal y como lo han descrito Heinrich (1975), Kevan y Baker (1983) y Price (1984). Sin embargo, las evidencias obtenidas en este trabajo no son suficientes para afirmar alguna de las ideas anteriores, por lo que sería necesario realizar más estudios sobre la fisiología de estos insectos.

7.5. Biología reproductiva de *Eupatorium petiolare*

Parece ser que *Eupatorium petiolare* no depende de algún vector de polen particular para su reproducción. Sin embargo, el viento podría estar fungiendo como su principal vector de polen tal y como lo reportaron Grasshoff y Beaman (1970) y Sullivan (1975) en varias especies de *Eupatorium*. Pero por otro lado existen características florales que sugieren que también hay antófilos implicados en la reproducción de *E. petiolare*, sobre todo, insectos nocturnos, ya que los capítulos son típicamente blancos, resultando más vistosos durante la noche y despiden un aroma fresco y dulce que bien podría atraer a los insectos nocturnos, sobre todo palomillas; lo que corresponde justamente al síndrome de falanofilia (Faegri y van der Pijl, 1971; Proctor y Yeo, 1975; Kevan y Baker, 1983; Jones, 1988; Bertin, 1989; Parra *et al.*, 1993). Por otra parte, también es posible que los

Lepidoptera nocturnos actualmente no tengan gran importancia en la producción de las semillas, ya que los únicos visitantes nocturnos pertenecientes a este orden fueron palomillas de las Familias Noctuidae y Geometridae, las cuales, de acuerdo con Fishbein y Venable (1996) y Keys *et al.* (1995) son polinizadores poco efectivos. Así, es posible que en tiempos pasados esta especie sí haya sido polinizada por insectos nocturnos, pero que tal vez hoy en día, sus polinizadores naturales ya no se encuentren de manera tan frecuente, con lo que posiblemente ha adoptado la anemofilia como una forma alternativa de polinización.

Además, otra razón por la que es posible pensar que *E. petiolare* sea polinizado por viento, es por la época en que esta especie florece, es decir, en la época de secas, cuando existen muy pocas especies en floración y foliación y se producen los vientos más fuertes y frecuentes en el Pedregal de San Ángel, lo que permite una transportación del polen no tan azarosa y sí con altas posibilidades de llegar a los estigmas correspondientes. Esto se ve aún más favorecido por la forma de crecimiento de esta compuesta, ya que al desarrollarse en grandes manchones que se encuentran relativamente cercanos entre sí, es más factible que la polinización se realice exitosamente, debido a que es más difícil que el polen sea interceptado por vegetación ajena (Sullivan, 1974; Whitehead, 1983).

7.6. Biología reproductiva de *Senecio praecox*

Aunque en *S. praecox* no se realizaron los experimentos para conocer la efectividad que pueden tener los distintos vectores de polen. Es posible sugerir que pueda ser polinizada por viento, justamente por las mismas razones que *E. petiolare*, ya que también florece en la época de secas y esto permite que la polinización por viento sea menos azarosa y que el polen tenga amplias posibilidades de llegar a los estigmas correspondientes (Sullivan, 1974; Whitehead, 1983). Pero, por otro lado, resulta interesante el hecho de que durante el día, esta especie fue visitada sobre todo por miembros del Orden Diptera (15 especies), lo cual podría sugerir que *S. praecox* más bien es polinizada por este grupo, ya que esto concuerda con los síndromes de polinización mencionados (Tabla 1), donde se dice que las flores amarillas pueden corresponder a

polinización por moscas o por abejas (Faegri y van der Pijl, 1971; Proctor y Yeo, 1975; Kevan y Baker, 1983; Jones, 1988; Bertin, 1989; Parra *et al.*, 1993). Sin embargo, para poder afirmar alguna de estas ideas sería necesario realizar experimentos de polinización similares a los que se efectuaron en el resto de las especies de estudio.

Senecio praecox fue la única especie de estudio sobre la que se encontraron miembros de la Familia Formicidae sobre sus cabezuelas, aunque no totalmente con una función de polinizadores, sino que posiblemente como robadores de néctar, ya que sus características morfológicas impiden una buena transportación del polen y las secreciones de la glándula metapleurale inhiben su germinación (Faegri y van der Pijl, 1971; Beattie *et al.*, 1985). Además, en el presente estudio frecuentemente se les observó sobre el involucro, alimentándose de él, lo que apoya la idea de que son robadores de néctar; pero que no impide que puedan realizar polinizaciones accidentales. Lo que resulta interesante, es el hecho de que se encontraron dos especies de hormigas; las del género *Camponotus* fueron más abundantes durante las primeras horas de la noche, y muy frecuentemente fueron observadas sobre el involucro, mientras que la segunda especie (no identificada) se observó más tarde, lo que podría sugerir, una relación de robadores de néctar, donde las hormigas *Camponotus* sp. fungen como robadores primarios y al ser ellas las que remueven el tejido floral pueden verse beneficiadas con néctar de mejor calidad y tal vez en mayor volumen, lo que va posiblemente relacionado con un mayor tamaño respecto del que presentan las hormigas no identificadas, quienes tal vez fungen como robadores secundarios que sólo llegan a las flores y toman el néctar que han dejado los robadores primarios, obteniendo así, la energía y los nutrimentos suficientes, de acuerdo a sus dimensiones. Esto se sugiere dada la variación de sus picos de actividad en la noche (Figs. 13b, c). Sin embargo, para poder afirmar una idea de tal magnitud, sería necesario revisar la biología de las dos especies de hormigas, tratando de encontrar alguna evidencia que apoye este tipo de conducta o cualquier otra que pueda explicar la presencia de estos insectos. De acuerdo con Hickman (1974) las hormigas son buenos polinizadores en los desiertos o en hábitats secos y con altas temperaturas; lo que puede sugerir que su presencia sobre las cabezuelas de *S. praecox* está determinada por las características del Pedregal de San Ángel. Resultaría interesante realizar un estudio

donde se pudiesen conocer sus polinizadores bajo condiciones ambientales muy diferentes. Por otro lado, estudios realizados sobre el papel que juegan las hormigas como vectores de polen, en algunos casos sugieren que si pueden ser polinizadores efectivos (Peakall y Beattie, 1989; Peakall *et al.*, 1990; Gómez y Zamora, 1992; García *et al.*, 1995; Ramsey, 1995; Gómez *et al.*, 1996), mientras que en otros muestran una disminución muy marcada en la producción de semillas (Beattie, *et al.*, 1985; Hull y Beattie, 1988). Además, se ha sugerido que hormigas que no presentan las glándulas metapleurales, tal como es el caso de las pertenecientes al género *Camponotus* (Beattie *et al.*, 1985), o bien, aquéllas que no contactan el polen con dicha secreción glandular, si pueden realizar polinizaciones eficientes (Peakall y Beattie, 1989; García *et al.*, 1995; Gómez *et al.*, 1996;). Por su parte, Gómez y Zamora (1992) y Gómez *et al.* (1996) han sugerido que las hormigas pueden tener un papel importante en la polinización de acuerdo a la abundancia que presenten respecto del resto de visitantes florales, es decir, que si las hormigas son los visitantes más abundantes de una especie vegetal dada, posiblemente son sus principales polinizadores. De lo anterior se deduce que posiblemente las hormigas observadas sobre *S. praecox* si tengan algún papel como polinizadores. Sin embargo, para afirmar esta idea, se tendrían que realizar más estudios.

Por otra parte, resulta interesante el patrón de floración atípico que presentó *S. praecox* durante el año de estudio, ya que la floración se vio sumamente disminuida. Es muy posible que dicho patrón esté determinado por la humedad prevaleciente en el Pedregal., ya que durante el año en que se realizó el estudio se registraron temperaturas muy elevadas y bajos niveles de humedad. En contraste, en el siguiente año (1997) esta compuesta presentó una floración abundante y normal (D. Figueroa, obs. pers.) asociada al hecho de que en este año la humedad fue mucho mayor, con algunas lluvias prematuras y temperaturas menores. Drempter y Lakhani (1979) encontraron que las lluvias prematuras de primavera podían incrementar la floración de *Senecio jacobea*. Por otra parte, Prins *et al.* (1990) y Widén (1991) mencionan que la disponibilidad de nutrientes, así como las condiciones ambientales, son factores clave para que se produzca la floración de *S. jacobea* y *S. integrifolius*, respectivamente.

7.7. Biología reproductiva de *Dahlia coccinea*

Dahlia coccinea presenta un alto grado de auto-incompatibilidad. Esta compuesta tuvo una dependencia total de insectos polinizadores, sobre todo de insectos diurnos, para la producción de semillas. Así pues, *D. coccinea* necesita completamente de la acción de los polinizadores para su reproducción, sobre todo de los abejorros, que son diurnos, que visitan sus capítulos muy frecuentemente, y que guardan un alto grado de especialización. Otros polinizadores importantes son las moscas del género *Cheilosia*, quienes resultaron ser muy abundantes sobre las cabezuelas de esta compuesta sin que se les observara visitando alguna otra especie vegetal. De acuerdo con Stelleman (1978), las moscas de la Familia Syrphidae, como es el caso de *Cheilosia* sp. y el resto de dípteros colectados sobre *D. coccinea*, si tienen un papel importante en la transportación del polen.

Al parecer, dicha dependencia de *D. coccinea* hacia sus insectos antófilos para su reproducción está íntimamente relacionada con el hecho de que esta especie ha desarrollado características que pueden resultar más atractivas a los polinizadores. Por ejemplo, el gran tamaño de sus ligulas que sirve de plataforma de aterrizaje a insectos de tamaño relativamente mayor como son los abejorros y las moscas *Cheilosia* sp (Leppik, 1977). El desarrollo de ligulas con colores brillantes y de diferentes tonalidades que van desde el amarillo hasta el rojo, pasando por el anaranjado, están dirigidas principalmente hacia la atracción de insectos, permitiendo gracias a tal variación de tonalidades, atraer a una mayor diversidad de insectos potencialmente polinizadores. Esto se ve reflejado en el número de especies visitadoras que fueron colectadas sobre los capítulos de esta compuesta (37 especies), un número mayor al reportado por Soberón *et al.* (1991) quienes registraron 25 especies de insectos antófilos.

Se encontró una mayor producción de semillas de *D. coccinea* en los sitios abiertos. Es posible que ésta se encuentre relacionada con la mayor disponibilidad de recursos y consecuentemente con las mayores posibilidades de producir más y mejores estructuras reproductivas. En los sitios abiertos las flores son más visibles por la ausencia de follaje arbóreo, por lo cual son visitadas por un mayor número de insectos polinizadores, tal y como ha sido registrado por otros autores (Linhart, 1973; Feisinger, 1976; Stephenson.

1982; Búrquez *et al.*, 1994). Esto asegura la producción de semillas y la permanencia de la especie; tal y como House (1993) ha mencionado acerca de la influencia de la densidad floral en las actividades forrajeadoras de los insectos. En contraste, en los sitios de sombra varios autores han registrado una menor frecuencia de visitas y una menor producción de semillas (Levin y Anderson, 1970; Rathcke, 1983; Búrquez *et al.*, 1994), lo cual es corroborado en este estudio.

Los coleópteros residentes en los capítulos de *D. coccinea* no tienen gran importancia en su polinización, ya que de acuerdo a lo obtenido en los experimentos, es bajo la acción de estos vectores, que se encontró un menor número de semillas. Así pues, tal parece que estos insectos junto con los trips residentes, sólo emplean las cabezuelas de *D. coccinea* como fuente de alimento, sitios de protección y fuente de calor, que son recompensas buscadas por muchos de los insectos visitantes (Faegri y van der Pijl, 1971; Proctor y Yeo, 1975; Kevan y Baker, 1983; Jones, 1988; Bertin, 1989; Parra *et al.*, 1993).

Probablemente los movimientos ligulares de esta especie, se encuentran relacionados con la edad de las cabezuelas; aunque bien podría ser una estrategia que ha desarrollado evolutivamente la especie para evitar perder polen que durante la noche no culmina en una polinización efectiva. De manera que, al cerrar sus lígulas, la planta ahorra recursos, para que al siguiente día, cuando tienen actividad sus verdaderos polinizadores, los empleen y realicen una polinización efectiva. Desgraciadamente, no existe información sobre este tipo de movimientos. De acuerdo con la clasificación de los movimientos en plantas, los movimientos ligulares son considerados fisiológicamente como reversibles y násticos (esto es, con dirección independiente de la que presenta el estímulo; Firn y Myers, 1989). Por lo anterior, sería indispensable realizar estudios encaminados hacia el entendimiento de la fisiología de este fenómeno.

7.8. Biología reproductiva de *Tagetes lunulata*

Tagetes lunulata no presentó dependencia de los visitantes para la producción de semillas, por lo que se puede decir que presenta un alto grado de auto-fertilización. Por ello, puede reproducirse y permanecer en su hábitat aún en ausencia de sus visitantes más diversos y abundantes, que fueron las moscas.

Esta compuesta, a pesar de no ser muy atractiva morfológicamente, fue visitada por una gran cantidad de especies de insectos antófilos (40), donde el Orden Diptera fue el más abundante y diverso. Esto tal vez se encuentre relacionado con el color de las lígulas y las guías de néctar, así como por el aroma amargo, un tanto desagradable, que despiden las cabezuelas de *T. lunulata* y que posiblemente sea el atrayente principal de este grupo de insectos, lo cual hace pensar que esta especie presenta el síndrome de miofilia (Faegri y van der Pijl, 1971; Proctor y Yeo, 1975; Kevan y Baker, 1983; Jones, 1988; Bertin, 1989; Parra *et al.*, 1993). Los dípteros no sólo visitaron los capítulos de esta especie en busca de alimento, sino también en busca de sitios de oviposición.

Por otra parte, tal vez esta especie resulta muy atractiva a los polinizadores por las guías de néctar tan marcadas y visibles que presentan sus lígulas. Aunque habría que estudiar otras características, como la calidad, cantidad y composición del néctar, ya que tal vez es éste el atrayente principal.

7.9. Biología reproductiva de *Verbesina virgata*

Verbesina virgata fue visitada por la menor diversidad de especies de insectos antófilos (23), lo cual podría sugerir que es una especie menos generalista y que, por tanto, sus polinizadores son más especialistas y posiblemente más eficientes en la producción de semillas. Sin embargo, el principal visitador de esta compuesta, la abeja *Apis mellifera*, resultó ser uno de los visitantes más generalistas, al que durante todo el año se le puede observar visitando una gran variedad de flores de diferentes especies. Por otro lado, podría sugerirse que los dípteros, quienes estuvieron bien representados en cuanto a número de especies, son los polinizadores de esta compuesta. No obstante, por ser poco frecuentes, su papel como polinizadores es más bien pobre. Los experimentos de

polinización demuestran que esta especie es altamente auto-compatible, ya que aún en ausencia de polinizadores puede producir semillas.

Los pocos atrayentes morfológicos desarrollados por esta especie pueden ser un reflejo de la menor diversidad de especies de insectos que la visitan. Por una parte, sus ligulas no son muy atractivas y aparentemente no presentan guías de néctar y por otro lado, parece ser que tampoco existe un aroma que esté ejerciendo un papel como atrayente para los insectos antófilos.

El desarrollo de la autofertilización como una respuesta a la falta de polinizadores, no necesariamente se da de manera radical, sino que existe la posibilidad de que las flores sean totalmente incompatibles cuando son jóvenes, pero que de acuerdo a su edad y a la eficiencia de sus polinizadores, pueden ir adoptando la capacidad de auto-compatibilidad (Faegri y van der Pijl, 1971). Tal vez este sea el caso de *V. virgata*, ya que sus visitantes más abundantes y frecuentes son las generalistas abejas de la especie *Apis mellifera*. Como los visitantes más frecuentes sobre los capítulos de *V. virgata* son tan poco específicos, probablemente la polinización sea poco eficiente, con lo que tal vez cuando las cabezuelas ya están relativamente viejas, desarrollan una mayor auto-compatibilidad, para finalmente producir semillas que quizás no sean tan viables, pero pueden ser un mecanismo que ayude a la preservación de la especie.

Es interesante la ausencia total de Lepidoptera diurnos visitando las cabezuelas de esta compuesta. Esto sugiere que tal vez sus cabezuelas producen algún metabolito que pueda tener una acción negativa sobre este grupo de insectos, o que simplemente la calidad y cantidad de néctar resulta poco atractivo para este grupo de antófilos.

7.10. Biología reproductiva y variabilidad espacial

En este estudio se encontró que la longevidad de algunas etapas de *D. coccinea* y *V. virgata* es más larga en sitios cerrados (Tabla 8). Así mismo, se encontró que la densidad de estructuras reproductivas de *D. coccinea* y *V. virgata* es mayor en los sitios abiertos, en tanto que la densidad de estructuras reproductivas de *S. praecox* fue mayor en los sitios cerrados. Finalmente, se encontró que *D. coccinea* presentó una alta tasa de mortalidad de frutos jóvenes a maduros en los sitios cerrados, no así en los abiertos. Las diferencias en la ontogenia se atribuyen a que en los sitios cerrados la polinización por vectores bióticos y abióticos así como la dispersión por viento es obstaculizada por la vegetación prevaleciente. La mayor producción de estructuras reproductivas y menor mortalidad de frutos jóvenes en sitios abiertos pueden estar relacionados con la mayor disponibilidad de recursos en términos de luz. El caso de *S. praecox*, como ya se discutió, sugiere que las altas temperaturas y bajos niveles de humedad, típicos de los sitios abiertos, pueden afectar negativamente la producción de estructuras reproductivas.

Los resultados de los experimentos sobre *V. virgata* muestran que la variación ambiental sí es un factor determinante en la producción de semillas, ya que se encontró que en los sitios abiertos la producción es mucho mayor que en los sitios cerrados. Esto puede estar directamente relacionado con que en los sitios abiertos los recursos lumínicos son mayores, por lo que la producción de flores y/o gametos y por tanto, de semillas es mayor bajo tales condiciones (Stone, 1983). Otro factor que podría estar determinando, aunque en menor grado, la mayor producción de semillas en sitios abiertos, es la densidad floral, ya que como ha sido descrito por Búrquez *et al.* (1994), ésta determina una mayor frecuencia de visitas.

7.11. Conservación y ecología de la polinización

La ecología de la polinización puede tener un papel muy importante en la conservación de muchas especies tanto animales como vegetales. Esto es cierto no sólo cuando se consideran relaciones estrechas donde la dependencia mutua significa la prevalencia de las especies, sino también en aquellas relaciones que no son tan específicas pero que pueden estar determinando la permanencia y evolución de especies animales y vegetales que finalmente dependen de esta interacción para su reproducción y sobrevivencia.

La gran diversidad de insectos antófilos aquí encontrados sugiere que las compuestas de estudio son un recurso muy importante y que muy probablemente, son la fuente de alimento u otros recursos para esta gran variedad de insectos. Por esto resultaría primordial la conservación de las especies de estudio si es que se quiere mantener a esa diversidad de organismos, no sólo de visitantes florales, sino también de herbívoros como *Sphenarium purpurascens* y de las propias interacciones que tienen lugar entre planta-insecto, entre planta-planta y entre insecto-insecto.

Resulta evidente que *D. coccinea* presenta una gran dependencia de los insectos para su reproducción, por lo que es indispensable la conservación de los insectos, sobre todo de los más relacionados con esta compuesta, como son los abejorros del género *Bombus* y las moscas del género *Cheilosia*. Así mismo, es necesaria la conservación de esta especie vegetal, fuente de recursos para 37 especies de insectos antófilos. De acuerdo con los resultados obtenidos, parece que la relación polinizador-planta es bastante estrecha, con lo que muy posiblemente si se pierden los polinizadores, se perderá la especie vegetal en el Pedregal de San Ángel y viceversa.

Por otra parte, los datos aquí encontrados resultan de gran importancia en cuanto a la información que proporcionan acerca de los insectos antófilos de *D. coccinea*, ya que si en un momento dado se requiere de la producción comercial de esta especie, o de su reintroducción en sitios donde antes se distribuía, se pueden elaborar programas donde la siembra de la especie se realice en localidades donde existan los polinizadores naturales. Así mismo, se pueden reintroducir los insectos antófilos, asegurando que se tendrán

resultados positivos, reflejados en una alta producción de semillas que de ser viables pueden volver a dominar dichas localidades.

7.12. Perspectivas

Al parecer, aún falta mucho por conocer acerca de las compuestas y su biología floral, por lo que enseguida, planteo algunas investigaciones que podrían ayudar a incrementar el conocimiento y el entendimiento de la biología floral, no sólo de las compuestas aquí estudiadas, sino también de muchas especies vegetales aún no estudiadas con profundidad.

1. Realización de estudios sobre auto-compatibilidad con las semillas obtenidas en los experimentos implementados para observar la eficiencia de los distintos vectores de polen. De acuerdo con Bertin (1989), la auto-polinización, o bien, la auto-compatibilidad no necesariamente produce semillas viables, por lo que sería necesaria la germinación de todas las semillas obtenidas por los diferentes tratamientos, con lo que se observaría realmente qué vector es más efectivo para cada una de las plantas de estudio.
2. Observación de los tiempos de forrajeo sobre las flores y/o cabezuelas de las plantas, en relación con el tiempo que los insectos gastan en ir de una flor a otra, ya que tal vez esta relación podría dar una idea de la eficiencia que tiene un insecto forrajeador en la polinización de cierta especie.
3. Observaciones sobre el patrón de movilidad que siguen los grupos de polinizadores sobre cierto tipo de flores y/o inflorescencias, ya que con esto se podría probar lo que Heinrich (1975), Bertin (1989) y Kevan y Baker (1983) han mencionado acerca de que el movimiento de los polinizadores inicia en la parte inferior de las plantas con inflorescencias verticales, en tanto que en las horizontales su movimiento parece ser en forma circular.
4. La realización de preparaciones del polen acarreado por los visitantes colectados sobre las compuestas aquí estudiadas, resultaría de gran importancia para el conocimiento de la efectividad que cada especie de insectos tiene en la polinización de este grupo de plantas. De acuerdo a la diversidad de polen encontrado se puede argumentar que un polinizador determinado resulta más o menos eficiente en la polinización de cierta especie vegetal.

5. Sería interesante efectuar observaciones acerca de la influencia de las densidades florales sobre la atracción de los polinizadores.
6. El marcaje de polen con sustancias fluorescentes, podría darnos información acerca de la movilidad que éste puede tener; lo cual puede incrementar el conocimiento acerca del grado de entrecruzamiento entre poblaciones de plantas relativamente alejadas entre sí, lo que a su vez, nos puede dar idea acerca de la variabilidad genética que puede tener una especie vegetal.
7. La estimación de la concentración y composición del néctar de las plantas puede ser un indicativo del tipo de visitantes florales mayormente adaptados a dicha planta. De manera que conociendo estos datos, sería posible inferir cuáles son ó fueron los principales polinizadores de las compuestas o cualquier otro grupo de plantas.
8. Observación de los posibles mecanismos de competencia entre los principales visitantes de las flores de *D. coccinea* (abejorros, *Apis mellifera* y *Cheilosia* sp.), de manera que pueda estar determinando diferentes horarios de actividad forrajeadora para cada uno de los grupos, tal y como lo observó Morse (1981) en su trabajo.

VIII. LITERATURA CITADA

Alvarez, J.; J. Carabias; J. Meave; P. Moreno-Casasola; D. Nava; F. Rodríguez; C. Tovar y A. Valiente. 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.

Anuario del Observatorio Astronómico Nacional. 1996. Instituto de Astronomía, U.N.A.M., México. 245 pp.

Arizmendi, M.C., A. Espinoza y J.F. Ornelas. 1994. Las Aves del Pedregal de San Ángel. Pp. 239-260. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.

Arroyo, J. y J. Herrera. 1988. Polinización y arquitectura floral en Ericaceae de Andalucía Occidental. Lagascalia 15(Extra): 615-623.

Ashman, T.L. y D.J. Schoen. 1994. How long should flowers live? Nature 371: 788-791.

Beattie, A.J.; D. Turnbull; T. Hough; S. Jobson y R.B. Knox. 1985. The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretions: evidence and some evolutionary implications. American Journal of Botany 72: 606-614.

Begon, M.; J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Pub., Oxford. 813 pp.

Bertin, R.I. 1989. Pollination Biology. Pp. 23-83. En: Abrahamson, W.G. (ed.) Plant-Animal Interactions. McGraw Hill, Nueva York. 480 pp.

Beutelspacher, C. 1972. La Familia Sphingidae (Insecta: Lepidoptera) en el Pedregal de San Ángel, D.F., México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoológica 43: 17-24.

Beutelspacher, C. 1980. Mariposas Diurnas del Valle de México. Prensa Médica Mexicana, México. 134 pp.

Boldt, P.E. y T.O. Robbins. 1987. Phytophagous and pollinating insect fauna of *Bacharis neglecta* (Compositae) in Texas. Environmental Entomology 16: 887-895.

Brown, E.D. y M.J.G. Hopkins. 1995. A test of pollinator specificity and morphological convergence between nectarivorous birds and rainforest tree flowers in New Guinea. Oecologia 103: 89-100.

Búrquez, A.; L. Eguiarte y C. Martínez. 1994. Polinización en el Pedregal de San Ángel, México: *Manfreda brachystachya* y *Miriabilis jalapa*. Pp. 283-291. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.

Burt, B.L. 1977. Aspects of diversification in the capitulum. Pp. 41-59. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. I. Academic Press, Londres.

Butze, J.R. y G. Sampedro. 1979. Sifidos del Pedregal de San Ángel, México. D.F. (Diptera: Syrphidae). Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología 50: 537-552.

Cano-Santana, Z. 1994a. Flujo de energía a través de *Sphenanium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, U.N.A.M., México.

Cano-Santana, Z. 1994b. La Reserva del Pedregal como un ecosistema: estructura trófica. Pp. 149-158. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.

Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. Ciencias 41: 58-68.

Carrillo, T.C. 1995. El Pedregal de San Ángel. U.N.A.M., México. 177 pp.

Clayton, S. y M.A. Aizen. 1996. Effects of pollinia removal and insertion on flower longevity in *Chloraea alpina* (Orchidaceae). Evolutionary Ecology 10: 653-660.

Cronquist, A. 1968. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Nelson, Londres. 306 pp.

Domínguez, C. y J. Núñez-Farfán. 1994. Las mariposas diurnas del Pedregal de San Ángel como vectores de polen. Pp. 313-322. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.

Dempster J.P. y K.H. Lakhani. 1979. A population model for cinnabar moth and its food plant, ragwort. Journal of Animal Ecology 48: 143-163.

Eguiarte, L. 1983. Biología floral de *Manfreda brachystachya* en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.

Eguiarte, L.E. y A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of agavaceae. The Southwestern Naturalist 32: 169-178.

- Eguiarte, L.E.; V. Parra y F. Vargas. 1994. Biología reproductiva y tamaño efectivo en *Echeveria gibbiflora*: un homenaje a Sewall Wright. Pp. 187-204. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.
- Eisikowitch, D. y J. Galil. 1971. Effect of wind on pollination of *Pancratium maritimum* L. (Amaryllidaceae) by hawkmoths. Journal of Animal Ecology 40: 673-678.
- Enciso, S.V. 1979. Las lavas de El Pedregal. Ciencia y Desarrollo 25: 89-93.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1971. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford. 281 pp.
- Feisinger, 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. Ecological Monographs 46: 257-291.
- Firn R.D. y A.B. Myers. 1989. Plant movements caused by differential growth-unity or diversity of mechanisms? Environmental and Experimental Botany 29: 47-55.
- Fishbein, M. y D.L. Venable. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. Ecology 77: 1061-1073.
- García, E. 1964. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). García, México. 71 pp.
- García, M.B.; R.J. Antor y X. Espadaler. 1995. Ant pollination of the palaeoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). Plant Systematics and Evolution 198: 17-27.
- Gómez, J.M. y R. Zamora. 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative affects on a mutualistic system. Oecología 91: 410-418.
- Gómez, J.M.; R. Zamora; J.A. Hódar y D. García. 1996. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. Oecología 105: 236-242.
- Grashoff, J.L. y J.H. Beaman. 1970. Studies in *Eupatorium* (Compositae), III. Apparent wind pollination. Brittonia 22: 77-84.
- Gross, R.S. y P.A. Werner. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (*Solidago*: Compositae). Ecological Monographs 53: 95-117.

Harder, L.D. y W.G. Wilson. 1994. Floral evolution and male reproductive success: optimal dispensing schedules for pollen dispersal by animal-pollinated plants. Evolutionary Ecology 8: 542-559.

Hegnauer, R. 1977. The Chemistry of the Compositae. Pp. 284-335. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. I. Academic Press, Londres.

Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. Annual Review of Ecology and Systematics 6: 139-170.

Heithaus, E.R., E. Stashko y P.K. Anderson. 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. Ecology 63: 1294-1302.

Herrera, J. 1988. Datos sobre biología floral en la flora de Andalucía oriental. Lagascalia 15(extra): 607-614.

Herrera, A.L. y L. Almeida. 1994. Relaciones fitogeográficas de la flora vascular de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Pp. 83-89. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.

Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner. 1977. An overture to the Compositae. Pp. 1-20. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. I. Academic Press, Londres.

Hickman, J. 1974. Pollination by ants: A low energy system. Science 184: 1290-1292.

House, S.M. 1993. Pollination success in a population of dioecious rain forest trees. Oecologia 96: 555-561.

Hull, D.A. y A.J. Beattie. 1988. Adverse effects on pollen exposed to *Atta texana* and other North American ants: implications for ant pollination. Oecologia 75: 153-155.

Islas, L.M.A. 1995. Efecto de depredadores y polinizadores en el reclutamiento de *Aphelandra aurantiaca* una especie de los Tuxtlas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.

Jeffrey, C. 1977. Corolla forms in Compositae-some evolutionary and taxonomic speculations. Pp. 11-118. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. I. Academic Press, Londres.

- Jones, S.B. 1988. Sistemática Vegetal. McGraw-Hill, México. 536 pp.
- Kevan, P.G. y H.G. Baker. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology 28: 407-453.
- Keys, R.N.; S.L. Buchman y S.E. Smith. 1995. Pollination effectiveness and pollination efficiency of insects foraging *Prosopis velutina* in South-eastern Arizona. Journal of Applied Ecology 32: 519-527.
- Krebs, C.J. 1985. Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia. Harla, México. 753 pp.
- Lechuga, N.K.V. 1971. Estudio ecológico de los insectos de *Senecio praecox* D.C. en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Leppik, E.E. 1977. The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect-flower interaction. Pp. 61-89. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.) The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. I. Academic Press, Londres.
- Levin, D.A. y W.W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. The American Naturalist 104: 455-467.
- Linhart, Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. The American Naturalist, 107: 511-523.
- Linsley, E.G.; J.W. MacSwain y P.H. Raven. 1963. Comparative behaviour of bees and Onagraceae. I. *Oenothera* bees of the Colorado desert. University of California Publications in Entomology 33: 1-24.
- Maldonado, K.M. 1954. La formación y caracteres del Pedregal de San Ángel. Tlátoani ENAH 8-9:1-6.
- May, M.L. 1979. Insect thermoregulation. Annual Review of Entomology, 24: 313-349.
- Meave, J.; J. Carabias; V. Arriaga y A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. Pp. 91-105. En: Rojo, A. (comp.) Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.
- Meeuse, A.D.J. 1978. Entomophily in *Salix*: theoretical considerations. Pp. 47-50. En: Richards, A.J. (ed.) The Pollination of Flowers by Insects. Academic Press, Londres.

Morse, D.H. 1981. Interactions among syrphid flies and bumblebees on flowers. Ecology **62**: 81-88.

Motten, A.F.; D.R. Campbell; D.E. Alexander y H.L. Miller. 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a N. Carolina population of *Claytonia virginica*. Ecology **62**: 1278-1287.

Negrete, A. y J. Soberón. 1994. Los mamíferos silvestres de la Reserva Ecológica El Pedregal. Pp. 219-228. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel; Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.

Nordenstam, B. 1977. Senecioneae and Liebeae-systematic review. Pp. 799-830. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. II. Academic Press, Londres.

Paray, L. 1949. El género *Senecio* en el Valle de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México **9**: 20-31.

Paray, L. 1956. El género *Eupatorium* en el Valle Central de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México **19**: 1-15.

Paray, L. 1958. Las compuestas del Valle Central de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México **22**: 41-52.

Parra, V.; C. Vargas y L.E. Eguiarte. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echveria gibbiflora* (Crassulaceae). American Journal of Botany **80**: 153-159.

Peakall, R. y A.J. Beattie. 1989. Pollination of the orchid *Microtis parviflora* R. Br. by flightless worker ants. Functional Ecology **3**: 515-522.

Peakall, R.; C.J. Angus y A.J. Beattie. 1990. The significance of ant and plant traits for ant pollination in *Leporella fimbriata*. Oecologia **84**:457-460.

Price, P.W. 1984. Insect Ecology. Wiley and Sons, Nueva York, 607 pp.

Prins, A.H.; K. Vrieling; P.G.L. Klinkhamer y T.J. de Jong. 1990. Flowering behaviour of *Senecio jacobea*: effects of nutrient availability and size-dependent vernalization. Oikos **59**: 248-252.

Proctor, H.C. y L.D. Harder. 1995. Effect of pollination success on floral longevity in the orchid *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). American Journal of Botany **82**: 1131-1136.

Proctor, M. y P. Yeo. 1973. The pollination of flowers. Collins, Londres. 418 pp.

- Ramsey, M. 1995. Ant pollination of the perennial herb *Blandfordia grandiflora* (Liliaceae). Oikos 74: 265-272.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. Pp. 305-309. En: Real L. (ed.). Pollination Biology. Academic Press, Londres.
- Rathcke, B. y E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics 16: 179-214.
- Richards, A.J. 1986. Plant Breeding Systems. Unwin Hyman, Londres. 529 pp.
- Robinson, H. y R.M. King. 1977. Eupatorieae-systematic review. Pp. 437-485. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. I. Academic Press, Londres.
- Rojo, A. 1994. Plan de Manejo Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel. pp. 371-398. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel; Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas I.P.N., México, D.F. 8: 59-129.
- Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski. 1985. Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Instituto de Ecología y E.N.C.B., México. 674 pp.
- Sánchez, S.O. 1980. La Flora del Valle de México. Herrero, México. 519 pp.
- Schmitt, J. 1980. Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). Evolution 34: 934-943.
- Schmitt, J. 1983. Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio*. Oecología 60: 97-102.
- Schoen, D.J. y T.L. Ashman. 1995. The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms. Evolution 49: 131-139.
- Soberón, J.M.; M. De la Cruz y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Ciencia y Desarrollo 17: 25-38.
- Southwood, T.R.E. 1978. Ecological Methods. Chapman y Hall, Londres. 524 pp.

Stelleman, P. 1978. The possible role of insect visits in pollination of reputedly anemophilous plants, exemplified by *Plantago lanceolata*, and syrphid flies. Pp. 41-46. En: Richards, A.J. (ed.) The Pollination of Flowers by Insects. Academic Press, Londres.

Stephenson, A. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? Evolution **36**: 762-767.

Stone, S.B. 1983. Costs and benefits of flower abscission and fruit abortion of *Asclepias speciosa* Ecology **64**: 264-273.

Strother, J.L. 1977. Tageteae-systematic review. Pp. 769-797. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.) The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. II. Academic Press, Londres.

Stuessy, T. 1977. Heliantheae-systematic review. Pp. 621-671. En: Heywood, V.H.; J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.) The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. II. Academic Press, Londres.

Sullivan, V.I. 1975. Pollen and pollination in the genus *Eupatorium* (Compositae). Canadian Journal of Botany **53**: 582-589.

Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística para la Reserva del Pedregal de San Ángel. Acta Botánica Mexicana **9**: 13-30.

Waser, N.M. y Real, L.A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. Nature **281**: 670-672.

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**: 1043-1060.

Whitehead, D.R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. Evolution **23**: 28-35.

Widén, B. 1991. Phenotypic selection on flowering phenology in *Senecio integrifolius*, a perennial herb. Oikos **61**: 205-215.

Willmer, P.G.; A.M. Bataw y J.P. Hughes. 1994. The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insect visits to raspberry flowers. Ecological Entomology **19**: 271-284.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Nueva Jersey. 718 pp.

APÉNDICE 1

Horas de salida y puesta del Sol durante los días de colecta.
Tomado del Anuario del Observatorio Astronómico Nacional (1996).

Fecha	Salida del Sol	Puesta del Sol
Marzo 14	6:11	18:08
Marzo 15 y 16	6:11	18:08
Abril 9	5:42	18:22
Abril 12 y 13	5:35	18:26
Agosto 22	5:32	18:33
Septiembre 6 y 7	5:39	18:19
Octubre 16	6:03	17:28
Octubre 18 y 19	6:03	17:28
Noviembre 15	6:25	17:04
Noviembre 22 y 23	6:30	17:02

APÉNDICE 2

Datos biológicos de las especies de insectos visitadoras de los capítulos de las cinco especies de compuestas estudiadas.

COLEOPTERA

Buprestidae

Acmaedoera flavomerginata (Gray)

Se colectó un individuo visitando los capítulos de *D. coccinea*, en el mes de agosto, alrededor de las 12:00 h.

Carabidae

Platynus sp.

Se le colectó el 6 de septiembre, alrededor de las 22:00 h, sobre los capítulos de *D. coccinea*.

Cerambycidae

Trichoxys sulphurifer Chevrolat

Fue colectado en noviembre, aproximadamente a las 14:30 h, mientras visitaba las cabezuelas de *V. virgata*.

Chrysomelidae

Especie 1.

Se le encontró en los meses de agosto, octubre y noviembre, sobre las cabezuelas de *D. coccinea*, *T. lunulata* y *V. virgata* respectivamente. Su actividad fue registrada desde las 11:30 y hasta alrededor de las 18:30.

Coccinellidae

Hippodamia convergens Guerin

Se colectó un individuo visitando los capítulos de *S. praecox*, durante la noche del 12 de abril.

Curculionidae

Especie 1

Se le encontró en marzo, alrededor de las 8:30 h, sobre las cabezuelas de *E. petiolare*.

Especie 2.

Fue colectado en octubre, cerca de las 12:00 h, mientras visitaba los capítulos de *T. lunulata*.

Familia no determinada

Especie 1.

Una de las especies consideradas como residentes en *D. coccinea* y *T. lunulata*, fue colectada también sobre *V. virgata*, durante los meses de septiembre, octubre y noviembre, respectivamente. Su actividad fue registrada a lo largo de todo el día, presentando mayor abundancia entre las 10:30 y las 12:30 h y entre las 15:30 y las 18:30 h (ver Fig. 13f).

Especie 6

Considerada como especie residente en las cabezuelas de *D. coccinea* y *T. lunulata*, se le colectó en septiembre y octubre. Su actividad se registró a lo largo de las 24 h, pero presentó mayor abundancia entre las 10:30 y las 12:30 h y entre las 15:30 y las 18:30 h (ver Fig. 13f).

Melolonthidae

Diplotaxis sp.

De actividades nocturnas, fue colectado en el mes de abril, poco antes de las 19:00 h, mientras forrajeaba en las cabezuelas de *S. praecox*.

Euphoria basalis Gory y Percheron

Fue colectado en el mes de agosto, cuando visitaba los capítulos de *D. coccinea*. Su actividad se registró entre las 12:00 y las 13:30 h. *Phyllophaga* sp.

Se le colectó en septiembre, poco antes de las 1 de la mañana, mientras forrajeaba sobre los capítulos de *D. coccinea*.

Tenebrionidae

Cyrtomius plicatus Champion

Se le encontró en el mes de noviembre, visitando las cabezuelas de *V. virgata*.

Steriphanus mancus Champion

Mientras visitaba los capítulos de *V. virgata*, fue colectado en noviembre poco antes de las 18:30 h.

DIPTERA

Agromyzidae

Especie 1

Sólo se colectó un individuo visitando las cabezuelas de *S. praecox*, en el mes de abril, alrededor de las 14:20 h.

Anthomyiidae

Especie 1

Se colectó un individuo visitando los capítulos de *S. praecox*, en el mes de abril, alrededor de las 22:30 h.

Bibionidae

Dilophus sp.

Se encontraron hembras visitando las cabezuelas de *E. petiolare* y *S. praecox*, durante los meses de marzo y abril. Su actividad se registró entre las 11:00 y las 15:00 h.

Bombyliidae

Aphoebantus sp. Loew

Fue colectada en octubre, cuando visitaba las cabezuelas de *T. lunulata*.

Bombylius sp.

Se colectaron tanto machos como hembras visitando los capítulos de *T. lunulata* en el mes de octubre. Su actividad de forrajeo osciló entre las 13:00 y las 15:00 h.

Diochanthrax sp.

Visitando las cabezuelas de *T. lunulata*, las hembras de este género fueron colectadas entre las 10:00 y las 11:00 h, en el mes de octubre.

Geron (*Geron*) sp.

Se encontraron hembras y machos visitando los capítulos de *S. praecox*, durante el mes de abril. Su actividad fue registrada entre las 11:30 y las 15:00 h.

Ligyra sp.

Se colectó un hembra, alrededor de las 12:00 h, cuando visitaba las cabezuelas de *T. lunulata*, en el mes de octubre.

Paravilla sp.

Observadas sobre las cabezuelas de *E. petiolare* y *T. lunulata*, las hembras de este género fueron colectadas en marzo y octubre respectivamente. Su periodo de actividad fue registrado entre las 10:00 y las 14:00 h.

Phthiria (Poecilognathus) sp.

Hembras y machos de este género, fueron observados en octubre frecuentando las cabezuelas de *T. lunulata*, desde las 11:00 hasta las 18:00 h aproximadamente.

Calliphoridae

Calliphora terraenovae Macquart

Presentando actividad casi a lo largo de todo el día, esta especie fue observada durante marzo, entre las 11:00 y las 17:00 h, visitando las cabezuelas de *E. petiolare*.

Conopidae

Especie 1

El único individuo de esta morfo-especie, fue colectado en octubre, alrededor de las 13:00 h, cuando visitaba los capítulos de *T. lunulata*.

Culicidae

Culiseta particeps (Adams)

De hábitos más bien nocturnos, fue colectada en marzo, alrededor de la una de la mañana, cuando visitaba las flores de *E. petiolare*.

Empididae

Rhaphomya sp.

Se le colectó el 15 de noviembre, poco antes de las 17:00 h, cuando visitaba las cabezuelas de *V. virgata*.

Lonchaeidae

Especie 1

Se le colectó en noviembre, alrededor de las 14:00 h, cuando visitaba las cabezuelas de *V. virgata*.

Sarcophagidae

Especie 1

Se le colectó alrededor de las 8:00 h del 20 de marzo, cuando fue observada sobre las cabezuelas de *E. petiolare*.

Especie 2

Fue colectada aproximadamente a las 20:30 h del día 18 de octubre, mientras visitaba los capítulos de *T. lunulata*.

Helicobia sp.

Se le observó visitando las cabezuelas de *V. virgata*, a las 9:30 h.

Sarcophartia ravinia Parlier

Colectada a mediados de marzo, se le encontró antes de las 9:00 h sobre las cabezuelas de *E. petiolare*.

Syrphidae

Allograpta obliqua Sail

Se colectaron hembras, en el mes de noviembre, visitando las cabezuelas de *V. virgata*. Su actividad se registró entre las 10:00 y las 13:00 h.

Cheilisia sp Meigen

Se le observó de manera muy frecuente durante agosto, sobre las cabezuelas de *D. coccinea*, desde las 11:00 hasta las 16:00 h.

Copestylum meleum (Jeannicke)

Sólo se colectó un individuo macho, antes de las 13:00 h, mientras visitaba los capítulos de *S. praecox* en el mes de abril.

Copestylum sp.

Se le observó durante los meses de abril y agosto, visitando las cabezuelas de *S. praecox* y *D. coccinea*, respectivamente. Su actividad se registró entre las 10:00 y las 14:00 h.

Eristalis (Esoohstalis) circe (Willston)

Se colectaron hembras durante los meses de abril, agosto y noviembre, cuando visitaban los capítulos de *S. praecox*, *D. coccinea* y *V. virgata*, respectivamente. Su actividad fue registrada entre las 11:30 y las 15:30 h.

Eristalis tenax (Linnaeus)

Se observaron visitando las cabezuelas de *S. praecox* y *T. lunulata*, durante los meses de abril y octubre, respectivamente. Se les observó en actividad entre las 9:00 y las 13:00 h.

Especie 1

La única hembra colectada, fue registrada en abril, alrededor de las 15:00 h, visitando las cabezuelas de *S. praecox*.

Eupeodes sp.

Esta especie fue colectada en marzo y abril, sobre los capítulos de *E. petiolare* y *S. praecox*, respectivamente. Los individuos de esta especie fueron observados en actividad entre las 11:30 y las 16:30 h.

Lejops (Anasomyia) sp. 1

Se le observó desde las 11:00 y hasta las 17:00 h, visitando las cabezuelas de *E. petiolare*, *S. praecox*, *D. coccinea* y *T. lunulata*, durante los meses de marzo, abril, agosto y octubre, respectivamente.

Lejops (Anasomyia) sp. 2

Se le encontró en abril y noviembre, visitando los capítulos de *S. praecox* y *V. virgata*, respectivamente, entre las 10:30 y las 14:30 h.

Melangyna (Meligramma) sp

Se le colectó en el mes de octubre frecuentando las cabezuelas de *T. lunulata*, desde las 9:30 h por la mañana hasta un poco pasado el medio día.

Palpada sp.

observada antes de las 10:00 h, fue colectada durante octubre, cuando visitaba las cabezuelas de *T. lunulata*.

Paragus (Pandasyopthalmus)
haemorrhous Meigen

Se colectaron machos visitando las cabezuelas de *E. petiolare* y *S. praecox* durante los meses de marzo y abril, respectivamente. Su actividad se registró cerca de las 14:00 h.

Platycheirus stegnum (Say)

Esta especie fue colectada en marzo, alrededor de las 11:00 h, mientras visitaba los capítulos de *E. petiolare*.

Toxomerus mutuus (Say)

De actividad más bien vespertina, fue observada en el mes de octubre, alrededor de las 16:30 h, visitando las cabezuelas de *T. lunulata*.

Tachinidae

Adejeania vexatrix (Osten Sacken)

Se le observó en el mes de abril, alrededor de las 13:00 h, visitando las cabezuelas de *S. praecox*.

Epalpus sp.

Se le colectó en abril, sobre las cabezuelas de *S. praecox*, cerca de las 13:00 h.

Especie 1

Se colectaron machos en el mes de octubre y una hembra en abril, visitando los capítulos de *T. lunulata* y *S. praecox*, respectivamente. Su actividad se observó entre las 11:30 y las 17:30 h.

Especie 2

Los individuos de esta especie fueron colectados en el mes de octubre, entre las 11:30 y las 17:30 h, sobre las cabezuelas de *T. lunulata*.

Especie 3

Fue colectado en el mes de octubre, mientras visitaba los capítulos de *T. lunulata*.

Especie 4

Se le colectó en el mes de noviembre, alrededor de las 17:30 h, cuando visitaba las cabezuelas de *V. virgata*.

Especie 5

Los individuos de esta especie fueron colectados en octubre, cerca de las 21:00 h y en noviembre, entre las 11:30 y las 15:30 h, sobre las cabezuelas de *T. lunulata* y *V. virgata*, respectivamente.

Mochlosoma sp.

Se colectaron individuos hembra visitando los capítulos de *T. lunulata* en el mes de octubre. Su actividad se registró entre las 13:30 y las 17:00 h.

Peleteria sp. Robineau-Desvoidy

Se encontró en marzo sobre las cabezuelas de *E. petiolare*, poco antes del medio día.

Xanthophyto sp

Se le encontró en el mes de noviembre, tanto de día como de noche, visitando las cabezuelas de *V. virgata*.

Tephritidae

Especie 1

Se colectaron hembras visitando los capítulos de *V. virgata* en el mes de noviembre, entre las 19:30 y las 23:00 h.

Tipulidae

Nephrotoma sp.

Se colectó un individuo macho en el mes de noviembre, alrededor de las 14:30 h, visitando las cabezuelas de *V. virgata*.

HYMENOPTERA

Andrenidae

Andrena sp.

Sólo se le observó durante el mes de noviembre, posada sobre *V. virgata*.

Apidae

Apis mellifera Linneaus

Se le observó a lo largo de todo el año, posada sobre *E. petiolare*, *S. praecox*, *D. coccinea*, *T. lunulata* y *V. virgata*. Su actividad iniciaba aproximadamente a las 10:00 h y finalizaba por la tarde, entre las 16:00 y las 17:00 h. Adicionalmente se le observó visitando flores de *Opuntia* sp. y *Lagascea rigida*.

Bombus ephippiatus Say

Se observaron obreras visitando las cabezuelas de *D. coccinea* durante el mes de agosto.

Bombus fervidus sonomae Howard

Se colectaron obreras y machos posados sobre las cabezuelas de *D. coccinea*.

Ceratina neomexicana Cockerell

Se le encontró posada sobre *E. petiolare* y *T. lunulata*, en los meses de marzo y octubre, respectivamente.

Braconidae

Especie 1

Esta especie fue observada sobre las cabezuelas de *T. lunulata*, durante el mes de octubre.

Especie 2

Se le colectó en octubre, cuando visitaba los capítulos de *T. lunulata*.

Colletidae

Colletes sp.

Fue colectado durante el mes de noviembre mientras visitaba las cabezuelas de *V. virgata*.

Formicidae

Camponotus sp.

Sólo se le observó en abril, durante la noche, forrajeando sobre el involucro de las cabezuelas de *S. praecox*. Su mayor abundancia fue registrada entre las 23:00 y las 2:00 h de la madrugada.

Especie 1

Sólo se le observó durante en abril, visitando las cabezuelas de *S. praecox*. Fue encontrado a lo largo de toda la noche, pero tuvo mayor abundancia entre las 3:00 y las 4:00 h de la madrugada.

Haliictidae

Mexalictus sp.

Sólo fue observada sobre las cabezuelas de *V. virgata*. Se le colectó en el mes de noviembre.

Ichenumonidae

Especie 1

Esta avispa fue colectada durante los meses de marzo y octubre, visitando las cabezuelas de *E. petiolare* y *T. lunulata*, respectivamente.

Megachilidae

Paranthidium gabbi Cresson

Se le encontró durante agosto y octubre, visitando las cabezuelas de *D. coccinea* y *T. lunulata*, respectivamente.

Pompilidae

Especie 1

Se le observó en el mes de octubre cuando visitaba las cabezuelas de *T. lunulata*.

Scoliidae

Capsomeris limosa (Burmeister)

Se colectó una hembra visitando a *D. coccinea*, en agosto, y otro individuo sobre *V. virgata* en noviembre.

Sphécidae

Steniolia sp.

Sólo fue observado en abril, visitando las cabezuelas de *S. praecox*.

Stigmus sp.

Se colectó en abril, cuando visitaba los capítulos de *S. praecox*.

Vespidae

Eumenes consobrinus Saussure

Sólo se le observó durante el mes de marzo, sobre las cabezuelas de *E. petiolare*.

Myschocyttarus pallidipectus (Smith)

Sólo fue colectada en marzo, cuando visitaba las cabezuelas de *E. petiolare*.

LEPIDOPTERA

Rophalocera

Hesperiidae

Atalopedes campestris (Boisduval)

Sólo se le observó en marzo, posándose sobre las cabezuelas de *E. petiolare*. Su actividad fue observada durante la tarde, entre las 15:30 y las 16:00 h.

Autochton cellus (Boisduval y Leconte)

Posada sobre *D. coccinea*, sólo se le encontró durante el mes de agosto, entre las 12:00 y las 13:00 h.

Calpodus ethlius (Cramer)

Se le observó sobre las cabezuelas de *D. coccinea*, durante el mes de agosto, sobre todo durante la tarde, alrededor de las 17:00 h.

Erynnis funeralis (Scudder y Burger)

Se le encontró al medio día, alimentándose de las flores de *D. coccinea*, durante el mes de agosto.

Hylephila philaeus (Druce)

Se le encontró durante el mes de agosto y hasta octubre, primero sobre las cabezuelas de *D. coccinea* y posteriormente sobre las de *T. lunulata*. Su periodo de actividad fluctuó entre las 11:00 y las 13:00 h.

Ochlodes librita (Ploetz)

Sólo fue observada durante marzo, alimentándose de las flores de *E. petiolare*, sobre todo durante la tarde, alrededor de las 16:00 h.

Panoquina hecebollus (Scudder)

Se le observó en agosto y hasta octubre, sobre las cabezuelas de *D. coccinea* y *T. lunulata*, respectivamente; siendo su periodo de mayor actividad, por la tarde, alrededor de las 15:30 h.

Paratrytone melane (Edwards)

Se le colectó sobre *T. lunulata*, durante el mes de octubre.

Pyrgus communis (Grote)

Fue observada entre las 13:30 y las 14:00 h, posada sobre las cabezuelas de *T. lunulata*, en el mes de octubre.

Urbanus dorantes calafia Williams

Se le colectó sólo durante octubre, entre las 10:00 y las 12:00 h, posada sobre *T. lunulata*.

Nymphalidae

Agraulis vanillae incarnat (Riley)

Se le observó durante marzo y agosto, alimentándose sobre las cabezuelas de *E. petiolare* y *D. coccinea*, sobre todo al medio día.

Anemea ehrenbergii (Geyer)

Sólo se le encontró durante el mes de agosto, posada sobre las cabezuelas de *D. coccinea*. Se le observó en actividad sobre todo a las 13:00 h.

Athanasia texana (Edwards)

Se le observó visitando las cabezuelas de *E. petiolare* y *T. lunulata*, durante marzo y octubre, respectivamente. Su periodo de actividad se presentó entre las 11:00 y las 12:00 h.

Dione juno huascuma (Reakirt)

Sólo fue observada sobre las cabezuelas de *T. lunulata*, en octubre, alrededor de las 13:00

Pieridae

Aphrissa statira Cramer

Se le encontró durante el mes de agosto, posada sobre las cabezuelas de *D. coccinea*, entre las 12:00 y las 13:00 h.

Catanticta teutila Dobleday

Sólo se le encontró durante el mes de agosto, posada sobre las cabezuelas de *D. coccinea*. Su periodo de actividad se observó entre las 12:00 y las 13:00 h.

Colias philodice Godart

Se le encontró durante octubre, posada sobre las cabezuelas de *T. lunulata*, sobre todo entre las 13:30 y las 14:00 h.

Euraema daira (Godart)

Sólo se le encontró durante el mes de agosto, posada sobre las cabezuelas de *D. coccinea*. Su periodo de actividad se observó entre las 14:00 y las 15:00 h.

Nathalis iole (Boisduval)

Se le observó en el mes de octubre, posada sobre las cabezuelas de *T. lunulata*, entre las 12:00 y las 13:00 h.

Pieris protodice Boisduval y Leconte

Se colectaron hembra y macho visitando las cabezuelas de *E. petiolare*, durante marzo. La coleta se realizó al medio día.

Rhiodinidae

Calephelis perditalis Varnes y
MacDunnough

Se le colectó durante marzo y
abril, entre las 12:00 y las 14:00 h,
sobre las cabezuelas de *E. petiolare*.

Heterocera

Agaristidae

Alpyiodes bimaculata H.Sc.

Esta palomilla de hábitos
diurnos, fue observada en agosto sobre
las cabezuelas de *D. coccinea*, entre
las 14:00 y las 15:00 h.

Geometridae

Eupitlaecia cercina

Se le observó en abril, sobre los
capitulos de *S. praecox*, poco después
de las 21:30 h.

Hydriomena sp.

Se le observó en el mes de
marzo, alrededor de las 22:00 h,
posada sobre las cabezuelas de *E.*
petiolare.

Hygrochroma sp.

Se le encontró en el mes de
marzo, visitando los capitulos de *E.*
petiolare, alrededor de las 20:30 h.

Plataea orsima Druce

Fue colectada en marzo, entre
las 20:00 y las 21:00 h y alrededor de
las 2:30 h, cuando visitaba las
cabezuelas de *E. petiolare* y *S. praecox*.

Especie 1

Se le observó el mes de marzo,
alrededor de la 1:00 de la mañana,
visitando los capitulos de *E. petiolare*.

Especie 2

Se le encontró visitando las
cabezuelas de *E. petiolare* y *S. praecox*,
durante los meses de marzo y abril,
respectivamente. Su actividad fue
registrada entre las 20:00 y las 21:00 h.

Especie 3

Se le observó en el mes de
marzo, entre las 21:00 y las 23:00 h,
sobre los capitulos de *E. petiolare*.

Especie 4

Fue colectada en abril, entre las
21:00 y la 1:00 h, cuando se posaba
sobre las cabezuelas de *S. praecox*.

Noctuidae

Especie 1

Se le observó en marzo,
alrededor de las 20:30 h, visitando los
capitulos de *E. petiolare*.

Especie 2

Visitando las cabezuelas de *D. coccinea*, este noctuido no identificado, fue colectado en septiembre, poco después de las 20:30 h.

Especie 3

Fue colectada en el mes de marzo, entre las 20:00 y la 1:30 h, cuando se posaba sobre las cabezuelas de *E. petiolare*.

Especie 4

Posada sobre las cabezuelas de *D. coccinea*, fue colectada en septiembre, alrededor de las 21:30 h.

Especie 5

Fue colectada en el mes de septiembre sobre las cabezuelas de *D. coccinea*, alrededor de las 20:00 h.

Especie 6

Se le encontró aproximadamente a las 21:30 h, visitando las cabezuelas de *D. coccinea* en el mes de septiembre.

Hydroeciodes sp.

Se le encontró en marzo, posada sobre las cabezuelas de *E. petiolare*, poco antes de las 20:00 h.

Hydroeciodes mendicosa Dyar

Se le observó en marzo, poco antes de las 20:30 h, visitando las cabezuelas de *E. petiolare*.

Lycophotia margaritosa Hew.

Observada sobre las cabezuelas de *D. coccinea*, se le colectó durante septiembre, alrededor de las 21:00 h.

Polia sp.

Se le encontró en septiembre, alrededor de las 21:00 h, posada sobre las cabezuelas de *D. coccinea*.

Polia erecta Walker

Se le observó en marzo y octubre visitando los capítulos de *T. lunulata*. Su actividad se registró entre las 20:00 y las 22:00 h.

Polia eresia Walker

Fue observada sobre las cabezuelas de *E. petiolare*, alrededor de las 19:30 h. Su actividad fue registrada en el mes de marzo.

Prothortodes pseudochroma (Dyar)

Se le observó en el mes de marzo visitando los capítulos de *E. petiolare*, dentro de un rango que va de las 20:00 a la 1:00 h.

Pseudaletia unipuncta Harr.

Observada en septiembre, se le colectó poco antes de las 21:00 h, cuando visitaba las cabezuelas de *D. coccinea*.

Zatrephos philobia Druce

Se le observó en septiembre, desde las 20:00 hasta las 22:00 h, visitando las cabezuelas de *D. coccinea*.

Pterophoridae

Especie 1

Fue colectada en marzo, cuando visitaba los capítulos de *E. petiolare*. Su actividad se presentó poco después de las 20:00 h.

Especie 2

Se observó en marzo, alrededor de las 20:00 h, mientras se posaba sobre las cabezuelas de *E. petiolare*.

Especie 3

Fue colectada en abril mientras visitaba los capítulos de *S. praecox*. Su actividad fue registrada poco antes de la 1:00 h.

Especie 4

Se le encontró el mes de abril, posada sobre las cabezuelas de *S. praecox*, alrededor de las 3:30 h.

Tortricidae

Especie 1

Se le observó en marzo, entre las 19:30 y las 21:30 h, visitando los capítulos de *E. petiolare*.