



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

00377
5

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFFECTO DE LA HERBIVORÍA FLORAL SOBRE EL
ÉXITO REPRODUCTIVO DE *Dahlia coccinea* (ASTERACEAE)
EN EL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL

2922-3

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A :

BIÓL. DULCE MARÍA FIGUEROA CASTRO



COORDINACION

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENÓN CANO SANTANA

MÉXICO, D.F.

2001





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*A mi padre,
por estar junto a mí,
a pesar de la ausencia.*

*A mi madre
por su amor y apoyo,
¡¡¡¡Mil gracias por todo!!!!*

*A David, Pepe y Oscar
por ser justo como son,
por ser mi mejor ejemplo
y por estar siempre conmigo.*

*A Ernest y Ale
por existir
y darle luz a mi vida.*

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo es el resultado del esfuerzo conjunto de muchas personas e instituciones a las cuales agradezco infinitamente su colaboración.

A mi panel de sinodales: Dr. Juan Núñez Farfán, Dr. Zenón Cano Santana, Dr. Mario Sousa Peña, Dr. Ken Oyama Nakagawa y Dr. Héctor Godínez Álvarez. Estoy segura de que esta tesis no sería la misma sin los acertados comentarios que me hizo cada uno de ustedes. ¡Gracias por ayudarme a mejorar este trabajo!

A mi tutor: Dr. Zenón Cano Santana, por el entusiasmo que siempre te ha caracterizado, por la confianza que has depositado en mí, por tu apoyo incondicional desde hace ya varios años (seis para ser exactos) y sobre todo por tu valiosa amistad. Gracias por seguir el juego de la retroalimentación con la infinidad de discusiones que hemos tenido a lo largo de la elaboración de este trabajo. Gracias por esa lucha constante que llevas a cabo en busca de mayor apoyo y oportunidades para tus estudiantes. Gracias por todo!

A los doctores Juan Núñez Farfán y Ken Oyama Nakagawa, por sus valiosos comentarios a lo largo de toda la realización de este trabajo. Gracias por su ayuda en todo momento.

A mis papás por haberme dado la vida. Gracias por la confianza que siempre han depositado en mí. Gracias por hacer de mí lo que ahora soy. Gracias por siempre estar a mi lado y por darme todo su amor. Gracias!. Los amo!!!!!!.

A mis queridísimos hermanos, por su forma tan peculiar de querer y de quererme. Gracias por hacer de mi vida algo mucho más completo y maravilloso. Gracias por siempre brindarme su apoyo, muy a su estilo (al estilo Figueroa) sé que siempre lo han hecho. Gracias por ser un ejemplo en mi vida. Realmente son los mejores hermanos que pude haber tenido!

A Ernest (antes Pepito) y Ale, por ser los niños más maravillosos del mundo. Gracias por contagiarme su energía. Gracias por hacer que la niña que soy salga más seguido. Gracias por hacerme volver un poco a la infancia. Gracias por hacer que disfrute con ustedes de sus juegos y de la vida. Gracias por esas sonrisas que tanto adoro. Gracias por sus abrazos. Gracias por todo. Los adoro, mis chiquitos.

A todo el personal del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, por el inmenso apoyo que me ha brindado durante todos los años que llevo formando parte de él.

A quienes en algún momento me brindaron su ayuda para realizar esta tesis: Víctor (gracias por esos meses tormentosos en el Pedregal), Edgar (gracias por tu ayuda en las primeras fases de este trabajo), Susana (gracias por esperar bajo el chipi-chipi de lluvia para poder ver los visitantes florales), Iván y Marco (gracias por salvar las primeras versiones manuscritas de este trabajo) y Oswaldo (gracias por las innumerables veces que te pedí auxilio para imprimir la última versión de esta tesis).

A los miembros del Laboratorio de Ecofisiología de la Facultad de Ciencias, por permitirme hacer uso de su equipo; especialmente a la Dra. Cecilia Vanegas, la Biól. Cecilia Robles, el Biól. Eduardo y la P. de Biól. Susana.

A todos los pedregaleros y no pedregaleros que me han brindado su apoyo y amistad: Carmina (Mina), Iván (Ivanovich), Víctor (Victor Hugo), Fabiola (comadre), Efraín (Efras), René (cerritos), Angela (Arangela), Claudia (Pitis), Oswaldo (Oswi), Ramiro, Ricardo y Edith (china).

A mis queridos amigos de mucho mucho tiempo: Adriana Corona (Taz), Carmen Flores (Carmelita), Rogelio Aguilar (el gen), Agustín Jiménez (Tin), Camilo Alcántara, Gabriela González (Gaby), Jorge León, Herón Huerta, Norma Avila, Penélope Jaramillo. Bien saben que ustedes han y seguirán formando un elemento muy importante en mi vida. Simplemente gracias por su maravillosa amistad. Gracias por su apoyo incondicional y por todas esas veces que cada uno de ustedes me ha dado la mano en el momento justo. Gracias por hacer que mi vida este llena de matices, colores, sonidos y aromas.

Al CONACyT por otorgarme la beca con número de registro 130046 para la realización de los estudios de Maestría.

A la DGEP-UNAM, por la beca complementaria que me otorgó durante la realización de los estudios de Maestría y por el apoyo económico que me brindó a través del proyecto PAEP número 101002 para la impresión de la tesis.

A la institución que me ha formado y me ha otorgado un sin fin de beneficios y oportunidades: Universidad Nacional Autónoma de México. Gracias!.

Finalmente, quiero agradecer a todos aquéllos que de una u otra forma han estado conmigo y me han apoyado y que han escapado de mi memoria en este momento. Gracias a todos!.

ÍNDICE

RESUMEN	I
I. INTRODUCCIÓN	
1.1. Herbivoría	1
1.2. Herbivoría floral	2
1.3. Alteración de la expresión sexual	4
1.4. Redistribución de recursos	6
1.5. Disminución en la adecuación	7
1.6. Respuestas compensatorias	15
1.7. Herbivoría floral y polinización	18
1.8. Herbivoría floral en asteráceas	21
II. HISTORIA NATURAL DE <i>Dahlia coccinea</i>	
2.1. Descripción morfológica	24
2.2. Distribución geográfica	25
2.3. Ecología	25
III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	28
IV. SITIO DE ESTUDIO	30
V. MÉTODOS	
5.1. Niveles de daño floral y florívoros de <i>Dahlia coccinea</i>	32
5.2. Experimentos de daño floral	32
5.3. Daño ligular y frecuencia de visitantes florales	38
VI. RESULTADOS	
6.1. Niveles de daño floral y florívoros de <i>Dahlia coccinea</i>	40
6.2. Daño sobre las flores del disco	42
6.3. Daño ligular	51
6.4. Daño ligular y frecuencia de visitantes florales	60
VII. DISCUSIÓN	
7.1. Niveles de daño floral y florívoros de <i>Dahlia coccinea</i>	63
7.2. Daño sobre las flores del disco	65
7.3. Daño ligular	69
7.4. Daño ligular y frecuencia de visitantes florales	73
7.5. Herbivoría floral y fenología reproductiva de <i>Dahlia coccinea</i>	75
7.6. Herbivoría floral, polinización y depredadores de semillas	76
7.7. Herbivoría floral y éxito reproductivo de <i>Dahlia coccinea</i>	78
VIII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	82
LITERATURA CITADA	84

Figueroa-Castro, D.M. 2001. Efecto de la herbivoría floral sobre el éxito reproductivo de *Dahlia coccinea* (Asteraceae) en el Pedregal de San Ángel. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 95 pp.

RESUMEN

La herbivoría floral es una interacción que implica el daño ocasionado por un animal a cualquier estructura reproductiva de las plantas, incluyendo aquellas estructuras de atracción para los polinizadores. Se ha registrado que los efectos de la herbivoría floral pueden ser tanto directos como indirectos: los efectos directos implican una disminución del número de flores y de la producción de semillas, mientras que los efectos indirectos denotan una reducción en la tasa de polinización ocasionada por una disminución en la frecuencia de los visitantes florales debido al consumo de las estructuras de atracción por parte de los herbívoros.

A pesar de la gran importancia que tiene la herbivoría floral sobre el éxito reproductivo de las especies vegetales, existen pocos estudios que aborden el problema. En el presente trabajo de investigación se estudió el efecto de la herbivoría floral sobre el éxito reproductivo de *Dahlia coccinea*, una especie de Asteraceae muy abundante dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Para ello se realizó lo siguiente: (i) observaciones de campo para determinar los niveles de daño floral y los florívoros de *Dahlia coccinea*, (ii) experimentos para determinar el efecto del daño sobre las flores del disco y del daño sobre las flores liguladas sobre el éxito reproductivo de la compuesta en estudio, y (iii) experimentos de daño ligular para determinar su efecto sobre la frecuencia de visitantes florales.

Se encontró que los niveles de daño floral fueron incrementando conforme avanzó la temporada de floración de *Dahlia coccinea*. Se observaron seis especies de herbívoros causando daño a las cabezuelas de la compuesta en estudio: *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae), *Euphoria basalis* (Coleoptera: Melolonthidae), *Hygrochroma*

sp., *Melanolophia* sp., *Tornos* sp. (Lepidoptera: Geometridae) y una especie no identificada de la Familia Noctuidae (Lepidoptera).

Las plantas sometidas a daño sobre las flores del disco presentaron menor producción y masa de achenios y mostraron diferencias en el patrón fenológico de los frutos jóvenes respecto a plantas que se mantuvieron sin daño sobre las flores del disco.

Las plantas sometidas a daño ligular total (100%=D100) presentaron significativamente menor producción de achenios que las plantas con daño intermedio (50%=D50), pero su producción no difirió de la de las plantas control (D0); así mismo, no se encontraron diferencias significativas en la producción de achenios de las plantas D0 y las D50. Las plantas D50 presentaron una masa promedio de achenios significativamente menor a la de las plantas D0 y D100, entre las cuales no hubo diferencias significativas. No se observó un efecto significativo del daño ligular sobre los patrones fenológicos de las estructuras reproductivas de *D. coccinea*.

Las cabezuelas con daño ligular presentaron significativamente menor frecuencia de visitantes florales y menor masa promedio de achenios que las cabezuelas control.

De lo anterior se concluye que: (i) el nivel de daño floral sufrido por *Dahlia coccinea* incrementa conforme avanza la temporada de floración de la especie, (ii) existe un efecto de la herbivoría sobre las flores del disco sobre los patrones fenológicos de la especie en estudio, (iii) existe un efecto del daño floral sobre el éxito reproductivo a nivel cabezuela en términos de la función femenina de la especie en estudio y, (iv) la herbivoría ligular tiene un efecto negativo sobre la frecuencia de visitantes florales, pero también sobre la frecuencia de depredadores de semillas.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Herbivoría

La herbivoría es una interacción planta-animal que ha sido considerada como un tipo de depredación en la cual la población de un animal herbívoro se beneficia, mientras que la población de la planta se ve perjudicada (Pianka, 1978), ya sea porque el herbívoro consume las raíces, los frutos, el tejido foliar y/o floral o las semillas de las plantas. Sin embargo, se ha propuesto que la herbivoría puede tener efectos positivos sobre la productividad y el crecimiento de las plantas (McNaughton, 1983a; Belsky, 1986), incluso algunos autores han sugerido la existencia de una posible relación mutualista entre herbívoros y plantas (Owen, 1980; Owen y Wiegert, 1982).

La herbivoría foliar ha sido ampliamente estudiada. McNaughton (1983a), por ejemplo, ha sugerido que las plantas tienen la capacidad de compensar el daño causado por la herbivoría y que pueden sobrecompensarlo e incrementar su adecuación si los niveles de daño son bajos. Existen numerosos trabajos dirigidos al estudio de la respuesta de las plantas al daño foliar, sobre todo aquellos encaminados al estudio del efecto de este factor en el crecimiento compensatorio y en el aumento en la tasa fotosintética de las plantas (Albertson *et al.*, 1953; Jameson, 1963; Dyer y Bokhari, 1976; McNaughton, 1979; Lee y Bazzaz, 1980; Dirzo, 1984; Belsky, 1986; Amaya, 1998). Sin embargo, muchos de los estudios se hacen bajo condiciones controladas, por lo que la respuesta de las plantas a la herbivoría bajo tales condiciones puede ser muy diferente de la que tendrían bajo condiciones naturales, sobre todo cuando uno de los efectos más importantes de la herbivoría puede ser un desbalance en las habilidades competitivas de las plantas (Harper, 1977). De ahí la importancia de hacer estudios de este tipo bajo condiciones naturales.

La herbivoría foliar puede tener efectos negativos sobre el desempeño y la adecuación de las plantas. Esto es debido a que la reducción del área foliar disminuye los recursos disponibles para el desarrollo de los frutos (Stephenson, 1981), sin embargo existen otros factores que pueden ser determinantes en la producción de semillas. Entre dichos factores se considera a las condiciones abióticas que pueden producir estrés

fisiológico en las plantas, la disponibilidad de polinizadores, la disponibilidad de nutrientes y la intensidad del daño producido por herbívoros a las flores (Louda y Potvin, 1995).

1.2. Herbivoría floral

La herbivoría floral implica el daño ocasionado por un animal a cualquier estructura reproductiva de las plantas, o bien, a las estructuras de atracción de los polinizadores, como pétalos, sépalos, brácteas o lígulas. Las implicaciones de la herbivoría floral sobre el desarrollo y el éxito reproductivo de las plantas han sido poco estudiadas, a pesar de que este tipo de herbivoría puede ocasionar la destrucción de las flores, provocando una marcada disminución en la adecuación de las plantas (McNaughton, 1983b; Wallace y O'Dowd, 1989; Lowenberg, 1994; Cunningham, 1995).

Aunque los herbívoros florales pueden consumir sólo una pequeña fracción de biomasa de la planta hospedera, pueden tener grandes efectos directos sobre el éxito reproductivo de dicha planta (Breedlove y Ehrlich, 1968; Louda, 1982; Wallace y O'Dowd, 1989; Bertness y Shumway, 1992; English-Loeb y Karban, 1992; Cunningham, 1995). El efecto directo sobre el éxito reproductivo a través de la función femenina se produce cuando los herbívoros consumen los pistilos, los ovarios o los óvulos (Bertness y Shumway, 1992; Pellmyr y Huth, 1994); mientras que su efecto directo a través de la función masculina se produce a raíz del consumo directo del polen y de las anteras (Krupnick y Weis, 1999). Sin embargo, los efectos de la herbivoría floral sobre el potencial reproductivo de las plantas también pueden darse de manera indirecta (Krupnick y Weis, 1999). El daño producido a las estructuras florales puede afectar las señales empleadas por los insectos polinizadores. Tal alteración se puede producir a través de la degradación de la apariencia de las flores, de la reducción de la cantidad y la calidad de las recompensas florales y de la disminución del despliegue floral (Karban y Strauss, 1993; Cunningham, 1995; Krupnick *et al.*, 1999). Esto, a su vez, puede alterar los patrones y tasas de remoción y recepción de polen (Krupnick y Weis, 1999).

El estudio de la herbivoría floral ha sido abordado a dos diferentes niveles. En algunos trabajos se ha observado la respuesta de las plantas a la pérdida parcial o total de las inflorescencias en desarrollo o de los botones florales (Louda, 1982; Islam y Crawley,

1983; Hendrix, 1984; Wallace y O'Dowd, 1989; Mutikainen y Ojala, 1993); mientras que en otros estudios se ha registrado el efecto del daño sobre las flores activas (Louda, 1982; Islam y Crawley, 1983; Hendrix y Trapp, 1989; Cunningham, 1995; Lowenberg, 1997). Entre las principales respuestas a la herbivoría floral se ha encontrado que las plantas que no sufren daño floral presentan mayor producción de frutos y de semillas viables, semillas más grandes y mayor producción de estructuras reproductivas (Louda, 1982; Islam y Crawley, 1983; Hendrix y Trapp, 1989; Cunningham, 1995). Sin embargo, existen muy pocos trabajos en los que se aborde el estudio de la herbivoría floral sobre las estructuras de atracción de las flores, tales como los pétalos, los sépalos, las brácteas y las lígulas (Karban y Strauss, 1993; Johnson *et al.*, 1995).

Interacciones tales como la polinización, la depredación de semillas y la herbivoría floral pueden tener una fuerte influencia sobre la evolución de las plantas (Breedlove y Ehrlich, 1968; Janzen, 1971; Beattie *et al.*, 1973; Regal, 1977). De éstas, la herbivoría floral resulta de gran importancia por los acentuados efectos negativos que puede ocasionar sobre el potencial reproductivo de las plantas (Breedlove y Ehrlich, 1968).

La plasticidad que presenten las plantas para responder al daño ocasionado por los herbívoros o por cualquier otro agente puede ser muy importante para minimizar los efectos que pudieran ocasionarse sobre la reproducción y el desarrollo de las plantas (Marshall *et al.*, 1985). Dichos patrones pueden predecirse a través de la historia de vida de las plantas (Marshall *et al.*, 1985). Por ejemplo, las plantas perennes generalmente responden menos a la depredación y a los cambios en la disponibilidad de recursos que las plantas anuales, lo cual refleja el uso de nutrientes almacenados para amortiguar la reproducción año con año (Marshall *et al.*, 1985). Además, dado que las plantas perennes florecen durante un periodo más largo en cada estación, pueden producir más flores o más óvulos por flor que las especies anuales (Marshall *et al.*, 1985). Así, las respuestas reproductivas que tenga cada especie a los diversos factores de estrés, como la herbivoría, dependerán de su plasticidad en relación al patrón de distribución de recursos (Marshall *et al.*, 1985).

Las plantas presentan muy diversas respuestas a la herbivoría floral, entre ellas se pueden mencionar las siguientes:

- a) Alteración de la expresión sexual (Benseler, 1975; Hendrix y Trapp, 1981; Whitham y Mopper, 1985; Krupnick y Weis, 1998).
- b) Redistribución de recursos (Krupnick y Weis, 1998).
- c) Disminución en la adecuación de las plantas (Krupnick, 1996), lo cual puede analizarse a través del éxito en términos de la función masculina o bien, en términos de la función femenina. Tal reducción puede producirse como respuesta a la herbivoría floral y verse reflejada en aspectos como: i) la disminución en la producción de estructuras reproductivas (Whitham y Mopper, 1985; Krupnick y Weis, 1998); ii) la aborción de estructuras dañadas (Krupnick y Weis, 1998); iii) la reducción en el tamaño y el número de semillas (Marshall, 1982) y/o iv) las alteraciones en la fenología reproductiva (Inouye, 1982; Crawley, 1983).
- d) Respuestas compensatorias parciales o totales, ya sea sobre el número de estructuras reproductivas (Hendrix y Trapp, 1981), el número de semillas producidas (Hendrix, 1979; van der Meijden y van der Waals-Kooi, 1979) o la masa de éstas (Marshall *et al.*, 1985; Krupnick y Weis, 1998).
- e) Modificaciones en la forma de crecimiento de las plantas (Inouye, 1982; Whitham y Mopper, 1985).

A continuación se abordará cada una de las respuestas enumeradas.

1.3. Alteración de la expresión sexual

Cambios en la expresión sexual de las plantas pueden tener lugar bajo diversas circunstancias, tales como la presencia de recursos limitantes (Primack y Lloyd, 1980; Solomon, 1985), o bien, de agentes bióticos como la herbivoría, que ocasionan cambios severos en las plantas (Whitham y Mopper, 1985).

En especies con alta plasticidad genotípica, el sexo de las flores puede estar determinado más que nada por la disponibilidad de recursos (Primack y Lloyd, 1980; Stephenson, 1984). El cambio en las proporciones sexuales de las flores de una planta está relacionado con la distribución de los recursos hacia el sexo más provechoso; es decir que cuando hay abundancia de recursos, éstos son asignados en mayor proporción hacia el sexo femenino (Krupnick y Weis, 1998).

Cuando una planta posee un gran número de frutos en desarrollo, éstos requieren de cierta cantidad de recursos. Si una planta se encuentra bajo recursos muy limitados, empezará a producir una mayor cantidad de flores masculinas, ya que éstas son relativamente menos costosas que las flores femeninas o las hermafroditas (Krupnick y Weis, 1998), por lo que la expresión de la planta será masculina en mayor proporción. Por otra parte, si ocurre una remoción de flores femeninas o de frutos en desarrollo habrá más disponibilidad de recursos, por lo que la planta puede producir más flores femeninas o hermafroditas (May y Spears, 1988; Diggle, 1994), por lo que la expresión sexual de la planta será femenina en mayor proporción.

Existen diversos estudios en los que se ha encontrado que las plantas cambian su expresión sexual como una respuesta al daño floral. Se ha observado que ante la herbivoría floral *Isomeris arborea* (Capparaceae) (Krupnick y Weis, 1998, 1999) y *Pastinaca sativa* (Apiaceae) (Hendrix y Trapp, 1981) presentan un incremento en la producción de flores hermafroditas y una disminución en la de flores masculinas. Sin embargo, en especies como *Pinus edulis* (Pinaceae) (Whitham y Mopper, 1985), *Pastinaca sativa*, *Heracleum lanatum* y *Cicuta maculata* (Apiaceae) (Hendrix, 1987) se observó que el daño floral ocasionaba un aumento en la proporción de flores masculinas y una disminución en la producción de flores hermafroditas en las inflorescencias producidas después del daño. En *Isomeris arborea* también se observó que las primeras flores producidas que se encontraban libres de daño eran hermafroditas y que al producirse los primeros frutos las inflorescencias cambiaban a la producción de flores masculinas hasta que los frutos alcanzaban la madurez, momento en que se producía una segunda cohorte de flores hermafroditas. Por su parte, las plantas que sufrían daño en las inflorescencias presentaban una continua producción de flores hermafroditas (Krupnick y Weis, 1999).

En otros estudios sólo se reporta el cambio de la expresión sexual de las plantas, pero no se hace referencia de las proporciones de cada sexo que se pueden observar después del daño. Tal es el caso de estudios realizados con *Aesculus californica* (Hippocastanaceae) (Benseler, 1975).

1.4. Redistribución de recursos

Cuando los herbívoros florales consumen tejidos en los que ya se habían invertido recursos no se produce una disminución en la adquisición de los mismos, sino que, por el contrario, se encuentran más recursos disponibles para las flores que se desarrollan más tarde en la temporada de floración (Krupnick y Weis, 1998). Tal aumento en la disponibilidad de recursos ocasionará un mecanismo compensatorio por parte de la planta, el cual se llevará a cabo mediante la inversión de los recursos disponibles en la producción de un mayor número de flores femeninas (May y Spears, 1988; Diggle, 1994; Krupnick y Weis, 1998). En una planta con flores y frutos en desarrollo, cada fruto actúa como una unidad de recursos, por lo que para que la maduración de las semillas ocurra exitosamente los recursos son desviados de las flores en desarrollo hacia los frutos, de tal forma que la producción de nuevas flores se ve disminuida. Por el contrario, en plantas con pocas flores femeninas, con pocos frutos en desarrollo o con pocas flores hermafroditas, la cantidad de recursos disponibles para el desarrollo de nuevos botones será elevada, ya que habrá pocas semillas en maduración que requieran de recursos (Krupnick y Weis, 1998). Una vez que los frutos de una planta han madurado, la disponibilidad de recursos vuelve a aumentar, por lo que se empiezan a destinar recursos a los botones florales, de tal forma que se inicia una nueva cohorte de flores (Krupnick y Weis, 1998).

Las consecuencias del daño parcial a los frutos pueden ser disminuidas a través de un subsecuente incremento en la distribución de recursos a las semillas de los frutos que no tienen daño (Marshall *et al.*, 1985).

Conforme avanza el periodo reproductivo y aumenta el número de frutos en desarrollo se produce una gran competencia por recursos entre los frutos. Debido a esto se pueden producir cambios en el número de flores por planta, el número de frutos por flor, el número de óvulos por fruto y el peso de las semillas, que de acuerdo con Marshall *et al.* (1985) son los diferentes componentes de la reproducción de las plantas.

Un factor de importancia en la reasignación de recursos es la polinización de las flores, ya que si ésta no es exitosa, los recursos continuarán siendo invertidos en los botones florales para producir flores hermafroditas o femeninas hasta que se inicie y se

alcance un desarrollo de frutos lo suficientemente alto como para que se produzca la inhibición del desarrollo de nuevos botones y flores (Krupnick y Weis, 1998).

Una alternativa que se menciona como posible respuesta de reasignación de recursos después del daño floral es la desviación de los recursos hacia otras estructuras de la planta, como son los frutos remanentes, los primordios florales, las raíces, las hojas, o bien, las estructuras de perennación (Cockshull y Hughes, 1968). En este último caso la planta guarda recursos que utilizará posteriormente en la siguiente temporada de floración.

Garrish y Lee (1989) proponen dos posibles mecanismos a través de los cuales se puede dar la translocación de recursos y, por tanto, una posible compensación: (i) la compensación se puede dar a través de una translocación de fotosintatos producidos por hojas de inflorescencias manipuladas hacia las intactas y, (ii) la compensación puede darse a través de un incremento en las tasas fotosintéticas de las partes intactas de las plantas.

La destrucción de flores, embriones o frutos de *I. arborea* reduce el número de compartimentos de almacén de recursos, lo cual incrementa el nivel de recursos para las estructuras sobrevivientes (Krupnick y Weis, 1999). Así, conforme las flores son dañadas, los recursos son reasignados hacia los más saludables. Algo similar se ha observado en *Yucca* (Liliaceae), en la que los frutos con bajos niveles de ataque de palomillas son retenidos, mientras que los que tienen altos niveles de daño son abortados (Pellmyr y Huth, 1994; Richter y Weis, 1995).

1.5. Disminución en la adecuación

Uno de los efectos más importantes de la herbivoría floral sobre las plantas es la disminución en la adecuación, la cual puede verse afectada tanto en la función femenina como en la masculina (Hendrix, 1987; Krupnick y Weis, 1998) al producirse una reducción directa en el número de óvulos y granos de polen como consecuencia de la herbivoría floral (Krupnick y Weis, 1999), de ahí que la adecuación de este tipo de plantas pueda ser medida en relación a cada uno de los sexos.

La adecuación femenina se puede medir a través del número de semillas producidas por una planta (Hendrix, 1987; Paige y Whitham, 1987), así como por el porcentaje de germinación y sobrevivencia de dichas semillas (Waser, 1983; Paige y Whitham, 1987). En

este sentido, la adecuación de las plantas medida por su producción de semillas, es decir, en términos de su función femenina, está determinada por: (i) el número de flores producidas, (ii) la proporción de flores polinizadas, (iii) el número de óvulos fertilizados, (iv) la proporción de flores abortadas, (v) el número de semillas por fruto que alcanzan la madurez, (vi) la proporción de frutos y/o semillas depredadas antes de ser dispersadas, y (vii) la habilidad de la planta madre para proveer los recursos necesarios para el desarrollo de frutos y semillas (Stephenson, 1981; Crawley, 1983). Así mismo, se ha sugerido que el seguimiento de la sobrevivencia y la demografía de las plántulas hasta la madurez y bajo condiciones naturales también podrían ser buenas medidas de la adecuación de las plantas paternas, las cuales originalmente sufrieron algún tipo de daño floral (Waser, 1983).

Por su parte, el éxito reproductivo en términos de la función masculina se puede medir a través de la pérdida o daño ocasionado al polen que se produce junto con el daño de los herbívoros florales (Hendrix, 1987).

En ambos casos, factores externos como las condiciones climáticas pueden afectar el éxito reproductivo de las plantas, tanto en su función femenina como en la masculina (Stephenson, 1981).

En plantas con alta plasticidad genética, cuando hay una alta tasa de suministro de recursos hacia los botones florales en maduración, la planta optimiza su adecuación a través del desarrollo de flores hermafroditas primero, de tal forma que el éxito reproductivo será tanto para las flores masculinas como para las femeninas (Krupnick y Weis, 1998). Por el contrario, cuando el suministro de recursos hacia los botones florales es bajo, las flores masculinas se verán favorecidas, ya que debido a su menor costo serán producidas en mayor proporción (Lovett-Doust y Cavers, 1982; Emms, 1993), lo que ocasionará que el éxito reproductivo de la planta esté determinado sobre todo por el éxito de las flores masculinas a través de la exportación de polen.

Existen diversas especies que producen frutos maduros sólo de una pequeña porción de las flores femeninas que se produjeron. Estas especies normalmente abortan tanto flores como frutos inmaduros (Stephenson, 1981). Esto se debe a que las plantas presentan un límite de número de frutos maduros que pueden producir durante un evento reproductivo. Dicho límite está determinado por la cantidad de recursos disponibles y por el número de

flores femeninas; pero también existe un límite para el número de semillas que puede producir una planta, éste se encuentra determinado por el número de óvulos que posee cada flor (Stephenson, 1981).

El daño ocasionado por larvas de palomillas a las estructuras reproductivas de *Bauhinia unguolata* (Caesalpinaceae) ocasionó una disminución de 53% en la cantidad de óvulos. Además, se encontró que sólo el 20.8% de las flores producidas llegaron a producir semillas debido al gran daño ocasionado por los herbívoros florales (Heithaus *et al.*, 1982). En esta especie vegetal, el 30% de los óvulos inicialmente producidos y el 20% de las semillas se perdieron debido a la herbivoría floral (Heithaus *et al.*, 1982).

1.5.1. Disminución en la producción de estructuras reproductivas. Una de las posibles consecuencias de la herbivoría floral es la pérdida de estructuras reproductivas. Existen tres hipótesis (no excluyentes entre sí) que tratan de explicar la disminución en el número de estructuras reproductivas en plantas que han sufrido daño floral (Krupnick y Weis, 1998). La primera supone que la reducción en el número de frutos se debe a que son pocos los botones florales que alcanzan la antesis. La segunda plantea que los botones que alcanzan la antesis suelen tener daño físico y por lo tanto no pueden producir frutos. La tercer hipótesis plantea que la disminución en la producción de frutos se debe a un decremento en los niveles de polinización de las flores no dañadas dentro de plantas dañadas, esto es, que existe una limitación por polen. Las primeras dos hipótesis son respaldadas con las observaciones de diversos autores. En *Ipomopsis arborea* (Polemoniaceae) e *Isomeris arborea*, se encontró una disminución en la producción de frutos hasta en un 68% (Krupnick, 1996) y de flores hasta en un 45%, respectivamente (Krupnick y Weis, 1998). Para *I. arborea* también se observó una disminución en la producción de los botones florales que llegaban a completar su ciclo de floración, así como en el número de frutos, de hasta un 50% (Krupnick y Weis, 1998, 1999). Por su parte, en *Pinus edulis* se observó que el número de conos producidos en plantas dañadas fue de ocho a diez veces menor que el encontrado en plantas sin daño (Whitham y Mopper, 1985). En *Oenothera macrocarpa* (Onagraceae) se observó que cuando las flores y/o los botones florales eran dañados, sus posibilidades de producir frutos se veían disminuidas hasta en un 68% (Mothershead y Marquis, 2000). Por su parte, la tercer hipótesis se apoya con las observaciones de Krupnick y Weis (1998),

quienes encontraron que el daño ocasionado por los herbívoros a los botones florales de *Isomeris arborea* puede ocasionar que éstos lleguen al momento de la antesis con un número de anteras funcionales muy reducido y con gran daño en la pared del ovario, por lo cual, la producción de frutos disminuye.

1.5.2. Aborción de estructuras reproductivas. Existen diversos agentes extrínsecos tanto bióticos como abióticos que pueden promover la aborción de frutos. Entre los abióticos se encuentran las heladas (Addicott y Lyon, 1973; Evans *et al.*, 1989), la luz disponible para la fotosíntesis, el fotoperiodo, la periodicidad de las lluvias, la humedad, el viento, la aereación, humedad y salinidad del suelo, los contaminantes atmosféricos y el fuego (Addicott y Lyon, 1973). Dentro de los agentes bióticos se considera la depredación de semillas (Janzen, 1971); el daño producido en la parte externa de los frutos muy jóvenes, aún sin que las semillas hayan sufrido daño; los patógenos transmitidos por insectos; la entrada de patógenos a través de las heridas causadas por los insectos sobre las estructuras reproductivas; la saliva de algunos insectos (Miller, 1932; Carter, 1939; Phillips, 1940; LePelley, 1942; Golding, 1945; Nickel, 1958) y el daño ocasionado por los herbívoros florales a estructuras reproductivas como los botones florales (Evans *et al.*, 1989; Krupnick y Weis, 1998).

Sin embargo, también existen agentes intrínsecos que pueden producir la aborción espontánea de estructuras reproductivas. Esto se puede deber a diversas causas, entre las que se encuentran:

a) *Recursos limitantes.* En diversos estudios se ha observado que la aborción de estructuras reproductivas puede estar determinada por la presencia de recursos limitantes disponibles para el desarrollo de dichas estructuras (Stephenson, 1981; Heithaus *et al.*, 1982) y por lo tanto la competencia por recursos que se puede dar entre las diversas estructuras en desarrollo (Willson y Price, 1977; Stephenson, 1981; Campbell, 1989a). Los recursos disponibles para una flor o fruto dado son una función no sólo de los recursos totales del individuo o la rama, sino también del número de estructuras reproductivas entre las que se reparten los recursos (Stephenson, 1981). Esto sugiere que la aborción de flores y frutos jóvenes permite a las plantas equiparar el número de flores, frutos y semillas producidos con los recursos disponibles (Stephenson, 1981). La aborción de estructuras reproductivas se

incrementa en forma proporcional al número de flores fertilizadas y al número de frutos sanos en desarrollo en una planta (Stephenson, 1981; Krupnick y Weis, 1998). Cuando los recursos son limitados, la competencia entre frutos y la posterior aborción se incrementarán conforme aumente el número de frutos iniciados (Stephenson, 1981; Garrish y Lee, 1989) ya que si los recursos son limitados serán insuficientes para llevar a la madurez a todos los frutos, por lo que se produce una competencia entre los frutos en desarrollo y mientras haya más estructuras la aborción se incrementará en mayor medida e incluso se producirá la aborción de frutos sanos (Stephenson, 1981; Garrish y Lee, 1989). Bajo este contexto, las primeras flores de la temporada se verán favorecidas al no tener competencia por recursos con otras estructuras, mientras que las últimas flores deberán competir fuertemente con otras estructuras en desarrollo por los pocos recursos que aún se encuentran disponibles. De esta forma, las últimas estructuras tienen más posibilidades de sufrir una aborción (Stephenson, 1981; Holtsford, 1985; Nakamura, 1986). Se cree que esto posiblemente se encuentra regulado por claves hormonales enviadas por las semillas en desarrollo (Gruber y Bangerth, 1990). Cuando los recursos son limitantes, los frutos en desarrollo inhiben el desarrollo de los botones florales (Stephenson, 1981) y provocan una disminución en la producción de frutos y semillas en las últimas flores de la temporada (Brunet, 1996). Por otra parte, si no hay distribución de recursos hacia la maduración de frutos y semillas, habrá más recursos disponibles para la iniciación y el desarrollo de los botones (Stephenson, 1981), por lo que la aborción de estructuras se verá disminuida. No obstante, si un fruto posee pocas semillas, entonces se produce una reducción en la actividad hormonal y con ello se pierde la habilidad de las semillas para adquirir recursos. Como consecuencia, hay una mayor aborción de semillas debido a que los recursos son limitados y entonces se inicia un sistema de retroalimentación a través del cual se produce la aborción de los frutos (Stephenson, 1981; Burd, 1998). Por el contrario, las plantas que sufran una gran pérdida de estructuras reproductivas presentarán poca o ninguna aborción (Stephenson, 1981). Cuando se adicionan recursos, aumenta la proporción de frutos que alcanzan la madurez y disminuye la proporción de estructuras que son abortadas (Stephenson, 1981).

b) Elección del polen de mayor calidad. Se ha sugerido que las plantas producen un exceso de flores para que, una vez fertilizadas, la planta materna pueda llevar a cabo una elección

genética (Janzen, 1977; Stephenson, 1981; Heithaus *et al.*, 1982) y una aborción selectiva (Ehrlén, 1991), de manera que se seleccionará y favorecerá el desarrollo de los frutos producidos con polen de mayor calidad o que fueron producidos con más cantidad de polen y que permitirá producir mejor y mayor descendencia, mientras que los frutos producidos con polen de menor calidad o incompatible y cuyas semillas difícilmente llegarán a germinar serán abortados (Janzen, 1977; Stephenson, 1981; Heithaus *et al.*, 1982; Ehrlén, 1991). La aborción selectiva basada sobre el número de semillas puede ser explicada por la utilización eficiente de recursos y por una competencia gametofítica y esporofítica más intensa entre los frutos que se encuentran produciendo semillas (Stephenson y Winsor, 1986). Así mismo, al hacer dicha elección genética, la planta paterna abortará aquellos frutos que podrían desarrollarse anormalmente, que posean deficiencias genéticas o fisiológicas o que hayan sido producidos por auto-polinización (Bradbury, 1929; Willson y Price, 1977).

c) *Tiempo en que las flores son polinizadas.* Se sugiere que en ocasiones los frutos que son abortados son aquellos que se empezaron a desarrollar al final de la temporada de floración, cuando ya existe un gran número de frutos en estado de desarrollo más avanzado (Mann y Robinson, 1950; Van Stevenick, 1957; Tamas *et al.*, 1979; Stephenson, 1980, 1981; Nakamura, 1986). En especies con inflorescencias con desarrollo acropétalo (basal a terminal) los frutos basales tienen ventaja sobre los terminales, ya que todos los nutrientes son transportados de las raíces hacia arriba, con lo que dichos recursos llegan primero a los frutos basales. Cuando los recursos son limitados, las estructuras reproductivas localizadas en la parte más apical de la planta reciben menos recursos y en ocasiones tienen mayores posibilidades de ser abortadas (Stephenson, 1981). Este patrón de maduración selectiva minimiza la cantidad de recursos perdidos en las estructuras abortadas, porque éstas son las que tienen la menor cantidad de recursos invertidos, mientras que las que presentan mayor cantidad de recursos invertidos no son abortadas (Stephenson, 1981). En algunas especies se ha observado que los periodos de gran aborción de estructuras reproductivas van acompañados de una baja producción de frutos (Mann y Robinson, 1950). Esto ocasiona que se presenten periodos de máxima producción de flores separados por periodos de tiempo durante los cuales los frutos que se iniciaron en el periodo anterior de gran producción alcanzan la madurez (Stephenson, 1981). Los frutos en desarrollo que

serán abortados tienen cierta cantidad de recursos almacenada, sin embargo esa cantidad es mucho menor de la que poseen los frutos que no serán abortados (Stephenson, 1981). Al abortar frutos en desarrollo temprano, las plantas conservan muchos de los recursos necesarios para el crecimiento y el desarrollo de los frutos restantes, los eventos reproductivos posteriores y el crecimiento vegetativo (Stephenson, 1981). Así, los recursos que serían usados en la maduración de frutos pueden ser reabsorbidos y desviados hacia los frutos remanentes, los órganos de almacenaje, el crecimiento vegetativo y los primordios florales (Kozlowski y Keller, 1966). Stephenson (1981) sugiere que la aborción de flores polinizadas y frutos inmaduros podría ser el producto de una selección que favorezca la mayor contribución masculina a la adecuación de la planta.

En algunos estudios se ha reportado la aborción de estructuras reproductivas como respuesta al daño floral. Tal es el caso de *Isomeris arborea*, en la cual se observó que el daño floral producía la aborción de botones hasta tres veces más que en plantas sin daño y la aborción de flores y frutos hasta en un 80% (Krupnick y Weis, 1998, 1999). Por otra parte, en estudios con *Lupinus luteus* (Leguminosae) la remoción de frutos en desarrollo ocasiona que la tasa de aborción de las últimas flores de la estación disminuya (van Steveninck, 1957); mientras que en tres especies de *Sesbania* (Leguminosae), la aborción de los frutos disminuye proporcionalmente con la cantidad de óvulos dañados en cada fruto (Marshall *et al.*, 1985). Además, en estas mismas leguminosas se observó que los frutos más jóvenes y más dañados abortaron más frecuentemente (Marshall *et al.*, 1985). De igual forma, en *Cassia fasciculata* (Leguminosae) la remoción de inflorescencias ocasionó una disminución en la aborción de flores y frutos de las inflorescencias remanentes (Garrish y Lee, 1989).

1.5.3. Reducción en el tamaño y número de las semillas. En algunos trabajos en los que se ha abordado el efecto de la herbivoría floral sobre la producción de semillas se ha encontrado que las plantas sometidas a daño floral presentan una disminución en la producción de semillas e incluso en el tamaño y peso de éstas, lo que refleja un efecto negativo de la herbivoría sobre el éxito reproductivo de las plantas (Hendrix, 1984; Evans *et al.*, 1989; Wallace y O'Dowd, 1989; Lowenberg, 1994; Cunningham, 1995; Louda y Potvin, 1995).

Cuando una planta posee una gran cantidad de flores y frutos en desarrollo y no hay aborción de estructuras es posible que los recursos estén siendo divididos entre todas las estructuras (Stephenson, 1981), de manera que la cantidad de recursos reproductivos dentro de las semillas será limitado (Marshall, 1982), ocasionando que su tamaño y su peso se reduzca enormemente (Stephenson, 1981). Esto podría tener efectos muy significativos sobre la dispersión de las semillas, el tiempo y el porcentaje de germinación de éstas, el establecimiento, la tasa de crecimiento y las capacidades competitivas de las plántulas (Black, 1957; Harper *et al.*, 1970).

Evans *et al.* (1989) encontraron que en dos temporadas de floración el 96.1% y 87.6% de los frutos de *Baptisia australis* (Leguminosae) estaban infestados por insectos depredadores de semillas (lepidópteros y curculiónidos), lo que ocasionó una enorme reducción en la producción de semillas maduras, de tal manera que al iniciarse la temporada de dispersión de las semillas sólo había en promedio entre 0.29 y 11.9 semillas por fruto. Galen (1999) encontró que en *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae) las plantas que eran accesibles a hormigas producían significativamente menos semillas por flor que las plantas a las que se les habían excluido las hormigas, ya que las plantas expuestas a las hormigas produjeron entre 3.2 y 3.3 semillas por flor, mientras que las plantas protegidas produjeron entre 3.8 y 5.8 semillas por flor. Por su parte, Pilson (2000) encontró que las cabezuelas de *Helianthus annuus* (Asteraceae) que eran atacadas por larvas de *Suleima* sp. (Lepidoptera) producían menos de la mitad de las semillas producidas por cabezuelas libres de daño.

1.5.4. Alteraciones en la fenología reproductiva. La fenología y la adecuación de las plantas están estrechamente relacionadas. Pilson (2000) discute que existen diversos factores ecológicos que pueden afectar la adecuación de individuos floreciendo en diferentes tiempos durante la temporada de floración. Dicha autora sostiene que las presiones ocasionadas por herbívoros y polinizadores son algunos de los factores ecológicos que influyen sobre la temporada de floración y la adecuación de las plantas. En este sentido, las plantas que florecen justo cuando es la temporada de mayor abundancia de herbívoros, disminuyen su adecuación, sin embargo es posible que existan otras presiones selectivas (como cambios en factores abióticos que pueden afectar la maduración de las semillas) que las orillen a florecer en ese periodo de mayor abundancia de herbívoros. En este sentido,

Crawley (1983) plantea que el efecto de la herbivoría floral sobre las plantas puede verse reflejado en un retraso de la floración, ya que si los botones florales están dañados su ciclo reproductivo se verá interrumpido hasta que se produzcan nuevas estructuras reproductivas.

Cuando la época reproductiva de las plantas se adelanta o se retrasa puede haber una disminución en la producción de semillas, ya que en muchos casos debe existir una sincronía entre la disponibilidad de polinizadores y la de flores, por lo que tales cambios en el tiempo de floración pueden ocasionar que las flores permanezcan en antesis por más tiempo por lo que pueden verse más expuestas a los depredadores (Crawley, 1983). Sin embargo, también se puede observar que los retrasos en la floración pueden incrementar la producción de semillas, ya sea a través de su efecto sobre los polinizadores o sobre los depredadores. En el primer caso, un retraso en la floración puede favorecer a las plantas al haber una disminución en la competencia por polinizadores, de manera que la producción de semillas se puede incrementar (Inouye, 1982). En el segundo caso, las plantas se pueden beneficiar si el retraso en la floración permite que las plantas evadan el periodo de mayor abundancia de herbívoros (Inouye, 1982; Pilson, 2000). Inouye (1982) encontró que las plantas de *Jurinea mollis* (Asteraceae) que sufrían un retraso en la floración como respuesta al daño floral también producían un mayor número de pedúnculos florales y por lo tanto un mayor número de óvulos por planta; sin embargo, la producción de semillas por cabezuela sufrió un decremento significativo debido al efecto del daño sobre la atracción de los polinizadores.

1.6. Respuestas compensatorias

La manera en que una planta divide los recursos disponibles entre su descendencia determina el número y el tamaño de sus semillas, lo que a su vez afectará su dispersión, su germinación y el crecimiento de las plántulas (Harper, 1977). Las diferencias en la distribución de recursos entre individuos puede ser producto de diversas presiones, tales como la competencia y la depredación. Dichas presiones pueden reducir los recursos de que dispone la planta para su reproducción, lo que a su vez puede ocasionar cambios en uno o más componentes reproductivos, tales como la producción de flores por planta, el número de frutos por flor, de semillas por fruto o el peso de las semillas (Marshall *et al.*, 1985).

Al igual que en el caso de la herbivoría foliar, también se considera que las plantas pueden tener una respuesta compensatoria al daño producido en sus estructuras reproductivas. En diversos estudios se han observado respuestas compensatorias a la herbivoría floral (Hendrix, 1979, 1984; Hendrix y Trapp, 1981; Islam y Crawley, 1983; Paige y Whitham, 1987; Mutikainen y Ojala, 1993; Lowenberg, 1994). Sin embargo, tales respuestas compensatorias casi siempre son parciales y, en general, los individuos dañados presentan una disminución en su adecuación (Hendrix y Trapp, 1989).

En algunos casos se ha mostrado que la pérdida de cabezuelas florales puede compensarse a través de la producción de más cabezuelas florales (van der Meijden y van der Waals-Kooi, 1979). Así mismo, se ha sugerido que el aumento en el peso de las semillas, el número de óvulos en flores iniciadas después del daño o la sobrevivencia de los frutos sin daño pueden ser algunos de los mecanismos compensatorios adoptados por las plantas que sufren una alta depredación de semillas (Marshall *et al.*, 1985).

Las respuestas compensatorias que pueden observarse en plantas que han sufrido daño (ya sea floral o foliar) pueden ser parciales, total o de sobrecompensación. Se dice que una planta presenta una compensación parcial (también llamada subcompensación) cuando el peso seco de las plantas dañadas es menor que el de las plantas control; mientras que una compensación total, completa o exacta se presenta cuando el peso seco de las plantas dañadas es el mismo que el de las plantas control. Finalmente, se dice que ha ocurrido una sobrecompensación cuando el peso seco de las plantas dañadas es mayor que el de las plantas control (Belsky, 1986). Existen cuatro hipótesis que tratan de explicar la razón por la que ocurren compensaciones parciales y no totales. La primera de ellas argumenta que tal vez existe un límite superior fijado genéticamente al número de botones, flores, frutos y óvulos que una inflorescencia puede producir (Tamas *et al.*, 1979). La segunda plantea que dentro de una inflorescencia los frutos tempranos pueden haber inhibido el desarrollo de botones florales y frutos tardíos, a través de la producción de fitohormonas que son translocadas a las estructuras más jóvenes que inducen su aborción (Tamas *et al.*, 1979). La tercera propone que puede darse una translocación ineficiente de recursos desde las partes florales manipuladas a las intactas (Garrish y Lee, 1989). Finalmente, se plantea que la compensación parcial puede ser el resultado de la remoción de las estructuras florales en sí

mismas, ya que los tejidos que las conforman contienen nutrimentos que podrían haber sido translocados hacia otras estructuras en desarrollo, pero al haber sido removidas dichos recursos ya no se encuentran disponibles (Garrish y Lee, 1989). Así mismo, Garrish y Lee (1989) plantean dos posibles mecanismos a través de los cuales se produce la compensación de las estructuras dañadas o removidas por los herbívoros florales. El primero sugiere que la compensación se puede dar a través de una translocación de fotosintatos producidos por hojas de inflorescencias manipuladas hacia las intactas. El segundo sugiere que la compensación puede darse a través de un incremento en las tasas fotosintéticas de las partes intactas de las plantas.

Se ha observado que como respuesta a la remoción de frutos en tres especies de *Sesbania* (*S. vesicaria*, *S. macrocarpa* y *S. drummondii*) (Marshall *et al.*, 1985), así como en *Zea mays* (Graminae) (Woronecki *et al.*, 1980) e *Isomeris arborea* (Krupnick y Weis, 1998) se produce un incremento en el peso de las semillas remanentes. Se ha observado que *Glycine max* (Leguminosae) (Daugherty *et al.*, 1964), *Pastinaca sativa* (Hendrix, 1979), *Cassia fasciculata* (Garrish y Lee, 1989) e *Isomeris arborea* (Krupnick *et al.*, 1999) responden a la remoción de frutos, botones o flores con una mayor producción de flores. La respuesta de *Cassia fasciculata* (Garrish y Lee, 1989) e *Isomeris arborea* (Krupnick *et al.*, 1999) a la pérdida de flores se observó a través de una mayor producción de frutos maduros. *Sesbania vesicaria*, *S. macrocarpa* y *S. drummondii* respondieron al daño floral a través de la producción de un mayor número de semillas por fruto (Marshall *et al.*, 1985). En otras especies, como *Pastinaca sativa* (Hendrix, 1987), *Heracleum lanatum*, *Cicuta maculata* (Hendrix, 1987), *Cirsium arvense* (Inouye, 1982) y *Cassia fasciculata* (Garrish y Lee, 1989) se encontró que la respuesta a la pérdida de flores o frutos se manifiesta con una mayor producción de semillas en los frutos remanentes. Sin embargo, sólo en *P. sativa* se observó una compensación total, mientras que en *C. maculata* se presentó una compensación completa sólo cuando la remoción de la primer inflorescencia ocurría en un sólo evento de herbivoría (Hendrix, 1987).

1.7. Herbivoría floral y polinización

Los herbívoros florales pueden afectar indirectamente la adecuación de las plantas cambiando la morfología floral debido al daño en pétalos y/o inflorescencias, y así afectando de manera negativa la probabilidad de polinización (Karban y Strauss, 1993; Cunningham, 1995; Krupnick y Weis, 1999). Dichos efectos indirectos se pueden producir a través de cambios en el comportamiento de los polinizadores, los cuales pueden manifestarse como (i) cambios en sus preferencias y (ii) cambios en su eficiencia en términos de la cantidad de polen que transfieren en una visita (Mothershead y Marquis, 2000).

El ataque de los herbívoros florales puede afectar la apariencia de la flor, la longitud de la inflorescencia, el tamaño de la corola, reducir la cantidad y la calidad de las recompensas florales y disminuir el despliegue floral (Cunningham, 1995; Johnson *et al.*, 1995; Krupnick y Weis, 1999; Krupnick *et al.*, 1999; Mothershead y Marquis, 2000). Tales cambios en las señales florales pueden afectar las tasas de visitas de los polinizadores (Young y Stanton, 1990; Johnston, 1991; Karban y Strauss, 1993; Cunningham, 1995; Johnson *et al.*, 1995; Krupnick y Weis, 1999; Krupnick *et al.*, 1999; Mothershead y Marquis, 2000), lo cual puede alterar los patrones y tasas de donación y recepción de polen (Campbell, 1989b; Young y Stanton, 1990; Campbell *et al.*, 1996; Galen, 1996; Krupnick y Weis, 1999; Mothershead y Marquis, 2000).

Las plantas que producen más flores y de mayor tamaño, o bien, que producen inflorescencias de gran tamaño y por lo tanto tienen mayor despliegue floral son más visitadas por los polinizadores (Willson y Bertin, 1979; Waser, 1983; Wolfe, 1987; Stanton y Preston, 1988a; Campbell, 1989a; Young y Stanton, 1990; Eckhart, 1991; Mothershead y Marquis, 2000), lo que puede incrementar la remoción de polen (Young y Stanton, 1990; Galen, 1992) y la probabilidad de que los granos de polen alcancen estigmas receptivos (Galen, 1992). Esta mayor frecuencia de visitas a las flores de mayor tamaño o a las plantas con mayor número de flores se debe por un lado a que resultan ser más conspicuas (Eckhart, 1991) y por lo tanto pueden ser visitadas primero (Young y Stanton, 1990) y, por otro lado, a que tales características pueden ser una señal para los polinizadores en el sentido de que las flores con dichas características contienen una mayor cantidad de recompensas disponibles para ellos (Stanton y Preston, 1988a; Eckhart, 1991). Así mismo,

son un indicador para los polinizadores del costo energético que tendrá el acceder a las flores, pues las plantas con flores de fácil acceso son más fáciles de ser visitadas, por lo que este tipo de flores proporcionará una mayor ganancia energética neta para los forrajeadores (Galen, 1999). Se ha sugerido que el diámetro de la corola influye en las decisiones de forrajeo de los polinizadores por su correlación positiva con la tasa de producción de néctar en algunas especies vegetales (Creswell y Galen, 1991), mientras que la longitud de las corolas tubulares afecta la elección de los nectarívoros, determinando el tiempo de manejo dentro de las flores (Harder, 1983). Además, se ha observado que el diámetro de la corola puede reflejar cualquiera de los componentes de la efectividad de las visitas, esto es: (i) la cantidad de polen producido, (ii) la cantidad de polen colectado en una visita/polen producido y (iii) la cantidad de polen exportado a los estigmas/polen colectado (Campbell *et al.*, 1991). Sin embargo, las flores y/o las inflorescencias grandes también pueden sufrir mayores niveles de depredación de semillas (Zimmerman, 1980; Shykoff *et al.*, 1997).

Por otra parte, en estudios previos se ha observado que los individuos que son más atractivos para los polinizadores pueden tener tasas de polinización cruzada más altas y un mayor grado de fertilización (Willson y Price, 1977) y que la pérdida de visitas de polinizadores puede incrementar la autogamia en especies autocompatibles (Motten, 1982; Kron *et al.*, 1993; Rathcke y Real, 1993), debido a que cambia la proporción de visitas geitonogámicas o de polinizaciones autóгамas (Krupnick y Weis, 1999). Así, la reducción en la apariencia atractiva de las plantas dañadas puede incrementar las tasas de autofertilización; en contraste, si una planta no dañada produce un gran despliegue floral, los polinizadores pueden visitar más flores por inflorescencia (Krupnick y Weis, 1999).

Por otro lado, una mayor tasa de visitas florales permite que la cantidad de granos de polen depositados sobre los estigmas, así como la cantidad de polen exportado sea mucho más elevada, en comparación con plantas cuyas flores masculinas son más pequeñas y menos atractivas (Campbell, 1989b; Stanton *et al.*, 1989; Young y Stanton, 1990; Eckhart, 1991). Así, se espera que la mayor frecuencia de visitas de los polinizadores a las flores más grandes produzca un beneficio para la planta en términos de la variabilidad de genotipos de polen que son depositados sobre los estigmas (Stanton *et al.*, 1989), así como

Por otra parte, en *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae) se observó una mayor tasa de visitas conforme el tamaño y el número de flores aumentaba (Eckhart, 1991). En *Raphanus sativus* (Brassicaceae) se encontró que si el tamaño de la corola era mayor, la tasa de visitas, la producción de polen y el número de granos de polen se incrementaban (Stanton y Preston, 1988a; Young y Stanton, 1990). Wolfe (1987) observó que la cantidad de polen de *Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae) y de *Epidendrum radicans* (Orchidaceae) que era colectada por inflorescencia estaba positivamente correlacionada con el tamaño de la inflorescencia. Por otro lado, Johnson *et al.* (1995) encontraron que la reducción artificial en el tamaño de los pétalos de *Campanula americana* (Campanulaceae) no producía una disminución en la cantidad de polen colectado por los visitantes florales; sin embargo, el número de semillas por fruto sí resultó afectado por el tamaño de los pétalos, de tal forma que las flores con los pétalos más grandes presentaron una mayor producción de semillas por fruto. De igual forma, Schoen (1982) encontró que el tamaño de las flores de *Gilia achilleifolia* (Polemoniaceae) no se correlacionaba con la tasa de polinización cruzada. En *Polemonium viscosum* las flores con corolas menores a 12 mm de diámetro fueron menos visitadas que las flores con corolas mayores a 16 mm de diámetro (Galen y Newport, 1987). En *Oenothera macrocarpa* se observó que las flores dañadas por herbívoros fueron más pequeñas, tuvieron una menor tasa de visitantes y tuvieron menos posibilidades de producir frutos (Mothershead y Marquis, 2000). Por otra parte, en *Isomeris arborea* se observó que el daño floral producía una reducción en la exportación y recepción de polen y en la tasa de visitas, lo que ocasionó que se incrementara la proporción de flores fertilizadas por autogamia (Krupnick y Weis, 1999).

1.8. Herbivoría floral en asteráceas

Algunos estudios en especies de la Familia Asteraceae (=Compositae) muestran que la herbivoría floral produce un efecto negativo sobre la adecuación de las plantas. Louda (1982) encontró mayor producción de semillas cuando las plantas de *Haplopappus squarrosus* eran rociadas con insecticida y que, de éstas, una tercera parte estaba completamente sana (sin daño), mientras que en las plantas que no fueron rociadas, sólo el 3% de las semillas producidas se encontraba libre de daño. De esta forma, la aplicación del

II. HISTORIA NATURAL DE *Dahlia coccinea*

2.1. Descripción morfológica

Dahlia coccinea Cav. pertenece a la Familia Asteraceae, a la Tribu Heliantheae y a la Subtribu Coreopsidinae (Sorensen, 1969; Stuessy, 1977; Jones, 1988). Es una planta herbácea que mide entre 0.4-2 m de altura (Sorensen, 1969; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985). Sin embargo, se le debe considerar como una herbácea perenne, debido a la presencia de tubérculos (estructuras de perennación) que le permiten almacenar recursos y permanecer en su hábitat aún en la época seca (obs. pers.). Sus tallos van de glabros a pubescentes, especialmente en los nodos, de 0.2-2.5 cm de diámetro, con los internodos huecos, de 2.5-30 cm de longitud (Sorensen, 1969; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Sus hojas son opuestas, pinadas a tripinado-compuestas, de 12-35 cm de longitud incluyendo el pecíolo; las pinnas basales miden entre 4.5-16 cm de longitud, con las pinnulas basales de 1.8-7 cm de longitud; con la parte superior glabra o pubescente, la inferior glabra y conspicuamente pubescente a lo largo de las venas; con pecíolos surcados por encima, glabros o pubescentes, de 1-11 cm de longitud. El raquis primario es glabro o pubescente, con un grupo conspicuo de vellosidades en las uniones con las pinnas primarias (Sorensen, 1969; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Es una especie auto-incompatible, que como todas las compuestas produce inflorescencias llamadas cabezuelas o capítulos, las cuales pueden ser erectas o inclinadas, solitarias o en grupos de dos y tres, con un diámetro de 5-6 cm; sobre pedúnculos de 2-30 cm de longitud. Las brácteas involucrales externas son ovadas a obovadas o espatuladas, de 0.6-1.5 cm de longitud y 0.3-0.7 cm de ancho. Las brácteas internas son de color café o escarlata hacia las puntas, de 1.1-1.7 cm de longitud y de 0.3-0.8 cm de ancho. Las cabezuelas generalmente presentan ocho flores liguladas, neutrales o pistiladas estériles, de 1.6-4 cm de longitud y de 1.0-1.8 cm de ancho. Sus corolas son ovado-elípticas, agudas o denticuladas, que van desde el color amarillo limón al anaranjado, anaranjado escarlata o escarlata negruzco, algunas veces amarillas y anaranjadas moteadas en una gran variedad de combinaciones. Esta especie presenta entre 70-160 flores del disco, las cuales son

hermafroditas y fértiles; de color amarillo o a veces con las puntas color escarlata, de 0.8-1.3 cm de longitud; con los lóbulos de la corola extendidos o erectos, las ramas del estilo linear-lanceoladas, de 0.4-0.45 cm de longitud y de menor de 0.08 cm de ancho (Sorensen, 1969; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Los aquenios son lineares-oblanceolados a obovados o espatulados, de 0.8-1.3 cm de longitud y de 0.18-0.6 cm de ancho, de color café grisáceo a negro. El vilano es obsoleto o compuesto por dos rudimentos diminutos, raramente muy elongados en dos hilos filiformes, muy delicados, usualmente deciduos (Sorensen, 1969; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985):

Dahlia coccinea es una especie polimórfica. Puede ser diploide o tetraploide. Su número cromosómico es: $n=16$ y 32 (Sorensen, 1969).

2.2. Distribución geográfica

Dahlia coccinea se distribuye en zonas que van de los 1000 a los 4300 msnm (Sorensen, 1969; Sánchez, 1980). Se le encuentra en acantilados, pendientes rocosas escarpadas, a orillas de los caminos, en pastizales, matorrales y bosques de *Pinus* y *Quercus* (Sorensen, 1969; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Su distribución se extiende desde Sinaloa, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, en el norte de México, hasta el sur y sureste de México y Guatemala, incluyendo la zona central del país (Sorensen, 1969; Rzedowski y Rzedowski, 1985).

2.3. Ecología

Dahlia coccinea es una compuesta muy abundante dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel. En esta localidad se ha observado que el periodo reproductivo de *D. coccinea* inicia a principios de julio extendiéndose hasta finales de mayo del siguiente año (Figuroa-Castro, 1997; Figuroa-Castro *et al.*, 1998). La duración promedio de las cabezuelas en estadio de flor madura es de cuatro días (Figuroa-Castro, 1997). La mayor cantidad de cabezuelas con flores maduras (i.e. en anthesis) se presenta en agosto y septiembre (Sánchez, 1980; Figuroa-Castro, 1997, Figuroa-Castro *et al.*, 1998).

Dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel se encontró que los principales visitantes florales de *D. coccinea* son insectos diurnos, entre los que sobresalen las abejas *Apis mellifera*, los abejorros del género *Bombus* y las moscas pertenecientes a la Familia Syrphidae, siendo las más abundantes las del género *Cheilosia* (Figuroa-Castro, 1997). En experimentos de polinización realizados sobre esta compuesta se encontró que los visitantes diurnos tienen un papel indispensable para la polinización de sus flores y por tanto para la producción de semillas (Figuroa-Castro, 1997).

Los niveles de herbivoría foliar que presenta *D. coccinea* van de 0.02 a 0.14% día⁻¹ (Alcalá, 1994; Anaya, 1999), mientras que el porcentaje de aquenios depredados por planta se encuentra entre el 40% y el 70% (Alcalá, 1994). Asimismo, se ha calculado que la tasa de herbivoría foliar promedio anual para esta compuesta es de 0.058% día⁻¹ (Anaya, 1999). Esta planta presenta daño en los botones florales, en las flores del disco antes y después de la antesis y en las flores liguladas. Dicho daño es producido principalmente por el escarabajo *Euphoria basalis* (Coleoptera: Melolonthidae) y por el chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) (obs. pers.). Este último, también ocasiona altos niveles de daño foliar a las plantas de *D. coccinea*, produciendo una gran disminución en la producción de inflorescencias y frutos y por tanto, un decremento en el éxito reproductivo de las plantas (Alcalá, 1994).

En un estudio previo se observó que las lígulas de *Dahlia coccinea* presentan una apertura diferencial a lo largo del día (Figuroa-Castro, 1997). En dicho estudio se observó que las lígulas de esta compuesta se encuentran abiertas durante el día y que se cierran durante la noche, y aunque no todas las cabezuelas presentan movimientos ligulares, se ha sugerido que dichos movimientos posiblemente se encuentren relacionados con un mecanismo desarrollado por la planta para evitar la pérdida de polen durante la noche (ya que los visitantes nocturnos no son buenos polinizadores para esta especie). De esta manera, el cierre de las lígulas durante la noche permite que la planta ahorre recursos (en términos de producción de polen) que serán empleados por los polinizadores diurnos y que conducirán a un incremento en el éxito reproductivo de la especie (Figuroa-Castro, 1997).

Esta compuesta resulta de gran importancia dentro del ecosistema, ya que tiene un aporte de 9.6% a la productividad primaria neta aérea (Cano-Santana, 1994). En este sentido, *D. coccinea* resulta un recurso muy importante para una gran diversidad e herbívoros, depredadores de semillas y polinizadores. Entre estos últimos se considera que *D. coccinea* funge como un recurso para al menos 37 especies de insectos (Figueroa-Castro, 1997).

De acuerdo con lo anterior, en el presente estudio se pretende abordar el efecto de la herbivoría floral sobre el éxito reproductivo de *D. coccinea*.

III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este estudio es determinar el efecto de la herbivoría floral sobre el éxito reproductivo de *D. coccinea*.

A partir de éste se derivan los siguientes objetivos particulares:

1. Determinar los niveles de daño floral que presenta *Dahlia coccinea* bajo condiciones naturales.
2. Conocer los principales insectos herbívoros que causan daño a las estructuras reproductivas de la compuesta de estudio.
3. Conocer el efecto del daño ocasionado a las flores del disco de *D. coccinea* sobre la producción de semillas.
4. Determinar si existe una respuesta compensatoria ante la pérdida de flores del disco activas de la compuesta de estudio.
5. Conocer el efecto de diferentes porcentajes de daño ligular sobre la tasa de visitantes florales y la producción de semillas de *Dahlia coccinea*.

Dado que no se tiene suficiente información sobre algunos de los aspectos que se abordan en el presente trabajo, no se tienen hipótesis de trabajo de los primeros dos objetivos. Para el resto de los objetivos, las hipótesis que se plantean son las siguientes:

1. Es posible que las plantas con mayor daño, tanto ligular como de las flores del disco, presenten una fenología diferente respecto a las plantas sin daño, ya que al afectarse la tasa de visitas florales debido al daño producido se provoque un alargamiento del periodo de floración de manera que las plantas puedan ser polinizadas aunque sea tardíamente.
2. Dado que *Dahlia coccinea* tiene una estructura de perennación, en la que puede almacenar recursos, es posible esperar que ante el daño ocasionado sobre sus cabezuelas florales pueda existir una respuesta compensatoria a través de un aumento en la producción de estructuras reproductivas o bien, a través del número de flores del disco por cada capítulo producido después del daño. Lo anterior puede ser favorecido por la utilización de los recursos almacenados en dicha estructura.

3. Si el tamaño de las cabezuelas florales ejerce un papel crucial en la atracción de los polinizadores, entonces se espera que las cabezuelas con mayor porcentaje de daño ligular presenten una menor tasa de visitas de polinizadores.
4. Si la tasa de visitas de los polinizadores de esta compuesta se ve afectada por la atracción que puedan ejercer sus lígulas, entonces se espera que las plantas que tienen el mayor daño ligular en todas sus cabezuelas florales presenten una menor producción de semillas o bien, una producción similar, pero que el peso de las semillas sea menor en las plantas con el mayor porcentaje de daño.
5. Si la cantidad de polen producido es un atrayente para los polinizadores, entonces las cabezuelas que sufran daño floral serán menos atractivas debido a la pérdida de polen que presenten las cabezuelas sin lígulas, ya que no presentaran movimientos ligulares que eviten tal pérdida. Esto finalmente repercutirá en una disminución en la frecuencia de visitas y en el éxito reproductivo expresado en términos de la función femenina de las plantas con mayor porcentaje de daño ligular.

IV. SITIO DE ESTUDIO

El Pedregal de San Ángel tiene su origen en la erupción del volcán Xitle y conos adyacentes, ocurrida hace aproximadamente 2000 años (Carrillo, 1995; Cano-Santana y Meave, 1996). Se encuentra enclavado en el sur del Valle de México (19° 17' N, 99° 11' O), entre los 2500 y los 3100 m.s.n.m. (Alvarez *et al.*, 1982). La Reserva del Pedregal de San Ángel se encuentra en la parte baja del derrame, dentro de los límites del campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México, donde ocupa una extensión de 172 hectáreas 133 m². Este sitio 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 es desigual a lo largo del año, por lo que se puede distinguir una temporada lluviosa (de junio a octubre) y una seca (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 de la Reserva del Pedregal de San Ángel es considerada un matorral xerófilo (Rzedowski, 1954). El Pedregal de San Ángel tiene una gran heterogeneidad espacial debida a: (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 (Rzedowski, 1954; Alvarez *et al.*, 1982; Valiente-Banuet y De Luna, 1990; Cano-Santana y Meave, 1996). Todo lo anterior 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).

Las especies más importantes dentro de la Reserva, por su aporte a la productividad primaria neta aérea a la comunidad son en orden decreciente: *Verbesina virgata* (Asteraceae), *Senecio praecox* (Asteraceae), *Muhlenbergia robusta* (Gramineae), *Buddleia cordata* (Loganiaceae), *Dahlia coccinea*, *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae), *Manfreda*

brachystachya (Amaryllidaceae), *Cissus sicyoides* (Vitaceae), *Buddleia parviflora* (Loganiaceae), *Eupatorium petiolare* (Asteraceae), *Eysenhardtia polystachya* (Leguminosae) y *Dodonea viscosa* (Sapindaceae) (Cano-Santana, 1994).

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). La flora fanerogámica que se conoce dentro de la Reserva del Pedregal está constituida por 301 especies agrupadas en 61 familias (Valiente-Banuet y De Luna, 1990), siendo la Familia Asteraceae la más importante, con 41 géneros (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* (Cactaceae).

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).

V. MÉTODOS

5.1. Niveles de daño floral y florívoros de *Dahlia coccinea*

Para determinar la variación temporal del daño floral de *D. coccinea*, desde el inicio de la floración se realizaron colectas quincenales de 150 cabezuelas provenientes de al menos tres sitios dentro de la reserva del Pedregal, ubicados en sitios contrastantes por su topografía (planos y abruptos) y por su microclima (abiertos y sombreados). Los sitios se encontraban separados entre sí al menos por una distancia de 40 m y fueron seleccionados de acuerdo a la disponibilidad de cabezuelas florales de *Dahlia coccinea*. Las colectas se hicieron entre el tres de septiembre y el 14 de octubre de 1999. El nivel de daño de cada cabezuela fue medido cualitativamente considerando cinco clases: (i) 0, con 0% de daño; (ii) 1, con un porcentaje de daño de 1 a 25%; (iii) 2, con porcentaje de daño de 26 a 50%; (iv) 3, con porcentaje de daño de 51 a 75%; y (v) 4, con porcentaje de daño mayor al 75%. El daño se clasificó como ligular o sobre las flores del disco. Los datos promedio de los niveles de daño en cada marca de clase se analizaron con un análisis de varianza (ANDeVA) de dos vías (tiempo y tipo de daño). Posteriormente, se aplicó una prueba de Tukey para determinar entre qué grupos de datos se encontraban las diferencias (Zar, 1984).

Los herbívoros en estadios juveniles encontrados sobre las cabezuelas de *D. coccinea* fueron llevados al laboratorio para su seguimiento hasta el estadio adulto y su posterior identificación. Los herbívoros en estadio adulto observados sobre las cabezuelas fueron colectados e identificados.

5.2. Experimentos de daño floral

5.2.1. Daño sobre las flores del disco. Para evaluar el efecto de diferentes porcentajes de daño en las cabezuelas de *D. coccinea* en estadio de flor madura (i.e., una vez que se ha dado la antesis) sobre el éxito reproductivo femenino (a través de la producción de semillas), se seleccionaron 60 plantas en etapa reproductiva de entre 1.20 y 1.40 m de altura, con ligulas de color anaranjado (por ser las más abundantes) y que se encontraban dentro de un

mismo manchón, esto es, bajo las mismas condiciones microclimáticas. Estas plantas fueron sometidas a los siguientes tratamientos:

- a) Control. Sin daño floral.
- b) Daño floral en un 25% (D25). Para ello se eliminó el 25% de las flores del disco de cada cabezuela.
- c) Daño floral en un 50% (D50). Para ello se eliminó el 50% de las flores del disco de cada cabezuela.

Cada tratamiento fue aplicado a 20 individuos entre el 10 de agosto y el 23 de septiembre de 1999. El daño fue producido sobre todas las cabezuelas en etapa de flor joven (antes de la antesis) producidas en un periodo de dos semanas a partir de que se observó la primera cabezuela en dicho estadio. De esta forma, el porcentaje de daño neto varió incluso entre las plantas del mismo tratamiento. Así, el porcentaje de estructuras reproductivas dañadas varió entre el 15.6% y el 86.7% (de 3 a 30 estructuras dañadas por planta) y entre 5.9 y 75.0% (de 1 a 17 estructuras reproductivas dañadas por planta) para las plantas D25 y D50, respectivamente.

Las variables de respuesta que se midieron fueron las siguientes:

- a) Conteo del número de estructuras reproductivas por planta.
- b) Conteo del número de flores por cabezuela. Para ello, se hizo un conteo preliminar sobre 80 cabezuelas producidas antes del daño provenientes de plantas que se encontraban en el mismo sitio, pero que no formaron parte del experimento. Al final del periodo experimental se realizó un conteo de flores por capítulo sobre una alícuota de 3 cabezuelas por planta experimental al final de la temporada de floración, cuando la mayoría de las estructuras reproductivas ya se encontraban en etapa de fruto joven.
- c) Conteo del número de frutos producidas por cabezuela. Para ello, se colectaron todas las infrutescencias que llegaron a la madurez y que fueron producidas después del daño.
- d) Peso de los aquenios. Para ello, tres aquenios sanos por infrutescencia de cada planta fueron seleccionados al azar y posteriormente fueron pesados en una balanza analítica marca Sartorius.
- e) Seguimiento de la fenología reproductiva. Este se realizó de acuerdo al método empleado por Figueroa-Castro (1997) y Figueroa-Castro *et al.* (1998). Se registró semanalmente

mediante la realización de conteos de las estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) de diferente edad (jóvenes y maduras) de todo el individuo a lo largo del periodo reproductivo de *D. coccinea*. Los registros se tomaron a partir de individuos sanos y en edad reproductiva de la especie de estudio. Las etapas reproductivas que se diferenciaron fueron las siguientes: (i) botón joven (aparición de las estructuras reproductivas); (ii) botón maduro (apertura del capítulo); (iii) flor joven (desarrollo de flores liguladas); (iv) flor madura (aparición de la primera flor abierta, con estructuras reproductivas desarrolladas y funcionales en el capítulo); (v) fruto joven (desaparición de flores funcionales, generalmente acompañada por el inicio de la abscisión de las lígulas), y (vi) fruto maduro (abscisión total de las lígulas y presencia de frutos secos conteniendo la semilla en su interior).

- f) Conteo del número de infrutescencias con daño. Para ello, al realizar el conteo de número de achenios por infrutescencia se tomaron registros de las infrutescencias que presentaron daño.
- g) Conteo del número de depredadores por infrutescencia. Para ello, al realizar el conteo de número de achenios por infrutescencia se registró el número y el tipo de insectos depredadores de semillas encontrados dentro de cada infrutescencia.

5.2.2. Daño ligular. Para determinar el efecto del daño ligular sobre la producción de achenios de la compuesta de estudio, se seleccionaron 60 individuos en etapa reproductiva de entre 1.20 y 1.40 m de altura, con lígulas de color anaranjado (por ser las más abundantes) y que se encontraban dentro de un mismo manchón, esto es, bajo las mismas condiciones microclimáticas. Sobre estas plantas se aplicaron los siguientes tratamientos:

- a) Control. Sin daño ligular.
- b) Daño ligular al 50% (D50). Para ello, todas las lígulas de todas las cabezuelas de cada individuo fueron cortadas a la mitad de su longitud.
- c) Daño ligular al 100% (D100). Para ello, todas las lígulas de todas las cabezuelas de cada individuo fueron eliminadas.

Cada tratamiento se aplicó a 20 individuos. El daño se aplicó sobre todas las cabezuelas producidas por cada individuo.

Las variables de respuesta que se midieron fueron las siguientes:

- a) Número de estructuras reproductivas por planta. Estos datos fueron tomados desde el inicio del periodo reproductivo de *D. coccinea*.
- b) Número de aquenios por cabezuela. Para ello, al final de la temporada reproductiva se cosecharon todas las infrutescencias maduras (previamente encapuchadas para evitar la pérdida de frutos) y se les contó el número de aquenios (frutos).
- c) Peso de los aquenios. Para ello se seleccionaron al azar tres aquenios sanos de cada infrutescencia producida los cuales fueron pesados en una balanza analítica marca Sartorius.
- d) Seguimiento de la fenología reproductiva de acuerdo al método ya mencionado en el punto 5.2.1. (e).

5.2.3. Cosecha de plantas experimentales. Dado que *D. coccinea* presenta una estructura de perennación (tubérculo) en la que puede almacenar recursos, todas las estructuras aéreas de las plantas fueron cosechadas, pesadas y secadas al término de los experimentos; esto suponiendo que la biomasa aérea es proporcional a los recursos almacenados en las estructuras de perenación subterráneas.

5.2.4. Análisis estadísticos. Con el peso seco de las plantas se aplicó un ANdeVA de una vía para corroborar que no había diferencias significativas entre el peso promedio de las plantas de cada tratamiento (Daño en flores del disco: $F= 0.244$, $gl=2$, $P> 0.05$; Daño ligular: $F=533$, $gl=2$, $P> 0.05$).

Para determinar si el peso de las plantas podía tener alguna influencia sobre las variables que se midieron, se realizaron correlaciones entre el peso seco de las plantas y el número de aquenios por infrutescencia, el peso de los aquenios, el máximo número de cabezuelas y la duración de cada uno de los estadios reproductivos.

En los casos en que las correlaciones resultaron significativas, los análisis posteriores se realizaron ponderando los datos respecto al peso seco de la biomasa aérea de las plantas, esto es, obteniendo valores relativos. Este fue el caso de los análisis de fenología para ambos experimentos y de número de aquenios por infrutescencia en el de daño ligular. En este último caso, se aplicó una regresión lineal con el fin de obtener un modelo que

permitiera conocer el número de aquenios por infrutescencia a partir del peso seco de las plantas.

El número de aquenios por infrutescencia y el peso de los aquenios fueron analizados aplicando un ANdeVA de una vía. En el experimento de daño ligular el análisis de los datos de número de aquenios se hizo con valores relativos (ponderados respecto al peso seco de las plantas). Para ambos experimentos se realizó un ANdeVA de una vía con los datos de número de aquenios por infrutescencia transformados como $(x + 0.5)^x$ (Zar, 1984). En ambos casos, cuando se encontraron diferencias significativas se aplicó una prueba de Tukey para muestras desiguales para determinar entre qué grupos de datos se encontraban las diferencias (Zar, 1984).

La fenología reproductiva se analizó aplicando varias pruebas. Se aplicaron dos ANdeVA para muestras repetidas para cada estadio reproductivo, uno fue utilizando los valores absolutos de número de estructuras reproductivas transformados como $(x + 0.5)^x$ y el otro con los datos de número de estructuras reproductivas ponderados respecto al peso seco de las plantas. Esto hizo posible dar un seguimiento a la cantidad de estructuras de cada estadio que presentaba cada planta a lo largo de todo el periodo reproductivo. En los estadios reproductivos con valores relativos en los que sí se encontraron efectos significativos de la interacción tratamiento \times tiempo, se aplicaron análisis de varianza de una vía para cada fecha con el fin de determinar el momento del periodo reproductivo en el que había diferencias entre tratamientos en la fenología. Una vez que se determinaban las fechas en que había efectos significativos del tratamiento sobre la fenología se aplicaron pruebas de Tukey para determinar entre qué grupos de datos se encontraban las diferencias (Zar, 1984). Posteriormente, tanto para el análisis con valores absolutos como para el de valores relativos se aplicó una prueba secuencial de Bonferroni (Rice, 1989; Sokal y Rohlf, 1995). La aplicación de esta prueba se recomienda cuando sobre un conjunto de datos no independientes entre sí se aplican diversos análisis, de manera que las posibilidades de rechazar una hipótesis nula verdadera se incrementan y las posibilidades de encontrar efectos significativos de alguna variable se incrementan por puro azar. El análisis secuencial de Bonferroni permite disminuir las probabilidades de rechazar una hipótesis nula como

consecuencia del azar y no porque efectivamente sea falsa (Rice, 1989; Sokal y Rohlf, 1995).

Además, para ambos experimentos también se elaboraron tablas de contingencia de dos dimensiones (tratamiento \times fecha) por cada estadio reproductivo. Se aplicaron pruebas de χ^2 para determinar la dependencia del tratamiento en el número de estructuras reproductivas a través del tiempo (Zar, 1984). Para el experimento de daño sobre las flores del disco, los análisis se aplicaron considerando sólo dos tratamientos, esto es, con daño (D25+D50) y control, puesto que al obtener un índice de daño floral (*IDF*) se encontró que los porcentajes de daño aplicados a las plantas D25 y D50 se traslapaban. Dicho índice de daño floral fue calculado como $IDF = (\text{fracción de cabezuelas dañadas}) / (\text{fracción de flores removidas por cabezuela})$: 0.25 para D25 y 0.50 para D50). Esto se hizo con el fin de estandarizar los porcentajes de daño que se aplicaron realmente a las plantas de los tratamientos D25 y D50. También en este caso se aplicaron pruebas secuenciales de Bonferroni (Rice, 1989; Sokal y Rohlf, 1995).

El tiempo de permanencia de cada estructura reproductiva se comparó entre tratamientos mediante un ANDeVA de una vía, empleando los datos de número de días en que fue observada cada estructura.

Se aplicaron pruebas de χ^2 para determinar la relación existente entre los tratamientos de remoción con: (i) la presencia o ausencia de daño en las infrutescencias y, (ii) la presencia o ausencia de depredadores de aquenios (larvas de Lepidoptera y Diptera) en las infrutescencias maduras.

Con los datos del experimento de daño sobre las flores del disco también se realizaron correlaciones entre la frecuencia de depredadores y el *IDF* y entre este último y la frecuencia de infrutescencias con daño. En ambos casos se aplicaron correlaciones de Spearman y lineares. Estas últimas se aplicaron con los datos de *IDF* transformados como $\arcsen(x)^{1/2}$ y los de frecuencias transformados como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 1984).

De igual forma, en el experimento de daño sobre las flores del disco, se aplicó un análisis de regresión lineal para determinar el efecto del *IDF* sobre el número de flores por cabezuela. Este análisis se aplicó sobre los datos de *IDF* transformados como $\arcsen(x)^{1/2}$ y los de número de flores por cabezuela como $(x+0.5)^{1/2}$ (Zar, 1984).

También se aplicó un ANDeVA de una vía para comparar el número de flores por cabezuela al inicio del experimento y el que tenían las plantas control al final del experimento; de igual forma se aplicó la misma prueba para comparar el número de flores por cabezuela producidas por las plantas de los tres tratamientos experimentales (Control, D25 y D50). En ambos casos, los datos de número de flores por cabezuela fueron transformados como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 1984).

Para el número y el peso de los aquenios producidos por las plantas del experimento del daño sobre las flores del disco se realizó un análisis de regresión lineal para determinar el efecto del *IDF* sobre dichas variables. Para ello, el análisis se aplicó sobre los datos de número de aquenios transformados como $(x+0.5)^{1/2}$ y los de *IDF* transformados como $\arcsen(x)^{1/2}$ (Zar, 1984).

5.3. Daño ligular y frecuencia de visitantes florales

5.3.1. Diseño experimental. Se seleccionaron 35 individuos de *Dahlia coccinea* que presentaban lígulas de color anaranjado, sobre los que se hizo daño ligular en porcentajes de 0% (control), 50% (cortando las lígulas a la mitad de su longitud) y 100% (removiendo las lígulas por completo), procurando que los tres tratamientos se aplicaran sobre cabezuelas florales de la misma planta. Se realizaron conteos del número de visitantes que se posaban sobre las flores durante tres días (7, 8 y 9 de septiembre de 1999) en el periodo de mayor actividad de los insectos, esto es, entre las 11:00 y las 14:00 h (Figueroa-Castro, 1997). Para ello, se consideró como visitantes a todos los insectos que se posaron sobre las cabezuelas florales, de tal manera que durante el tiempo que permanecían sobre el capítulo tenían contacto con las estructuras reproductivas, pudiendo fertilizar a las flores femeninas y exportar polen hacia otras flores. Los conteos se efectuaron durante periodos de 15 min separados por lapsos de 15 min entre conteos. Al final del periodo de floración se encapucharon las inflorescencias o las infrutescencias jóvenes, las cuales fueron cosechadas posteriormente. Los aquenios obtenidos fueron contados. De éstos se tomó una alícuota de tres aquenios sanos por cada infrutescencia colectada, los cuales finalmente fueron pesados en una balanza analítica marca Sartorius.

5.3.2. Análisis estadísticos. La frecuencia de visitas de insectos antófilos se analizó aplicando una χ^2 sobre los datos acumulados de los tres días de observación; de igual forma se realizaron análisis similares para las observaciones de cada día.

Por otra parte, para analizar la producción y el peso de los achenios se aplicó un ANDeVA de una vía. Los datos de número de achenios fueron corregidos como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 1984). Cuando se encontraron diferencias significativas se aplicó una prueba de Tukey para determinar entre qué grupos de datos se encontraban las diferencias (Zar, 1984).

VI. RESULTADOS

6.1. Niveles de daño floral y florívoros de *Dahlia coccinea*

6.1.1. Niveles de daño floral. Los niveles de daño floral, tanto en las lígulas como en las flores del disco de *D. coccinea*, fueron aumentando conforme avanzó la temporada de floración (Fig. 1). Los niveles de daño aumentaron de 4.8 a 12.3% en las lígulas y de 2.8 a 18.9% en las flores del disco en el lapso comprendido entre el 3 de septiembre y el 14 de octubre. El daño ligular fue mayor al daño sobre las flores del disco durante los dos primeros muestreos (3 y 17 de septiembre); en contraste, en los siguientes muestreos, el daño sobre las flores del disco fue mayor que el daño ligular (Fig. 1). No se detectó un efecto significativo del tipo de flor ($F= 1.489$; $gl=1$, 1196; $P>0.05$), pero sí del tiempo ($F= 50.018$, $gl= 3$, 1196; $P<< 0.001$) y de la interacción tiempo por tipo de flor ($F=7.007$; $gl=3$, 1196; $P<0.001$) sobre los niveles de daño.

Las clases de daño ligular 0 y 1 fueron las más frecuentes durante los tres primeros muestreos (3, 17 y 30 de septiembre; Fig. 2a). Sin embargo, en el último muestreo (14 de octubre) el nivel de daño más frecuentemente observado fue el 1 (Fig. 2a). Por su parte, en el daño sobre las flores del disco siempre se observó una mayor frecuencia de daño de la categoría 0 (sin daño), aunque al final de la temporada de floración se observó un aumento en el resto de las categorías de daño (Fig. 2b).

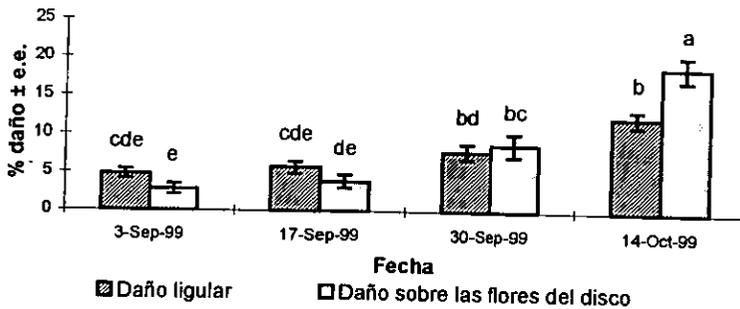
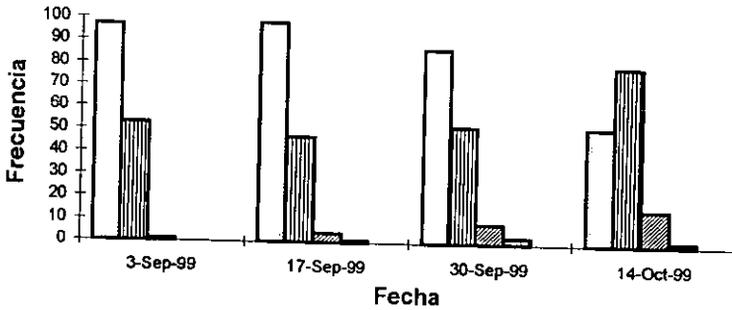


Figura 1. Porcentaje de daño floral sobre 150 cabezuelas de *D. coccinea* a lo largo de la temporada de floración. Letras diferentes indican diferencias significativas entre el tipo de daño y/o la fecha.

a) Daño ligular



b) Daño sobre las flores del disco

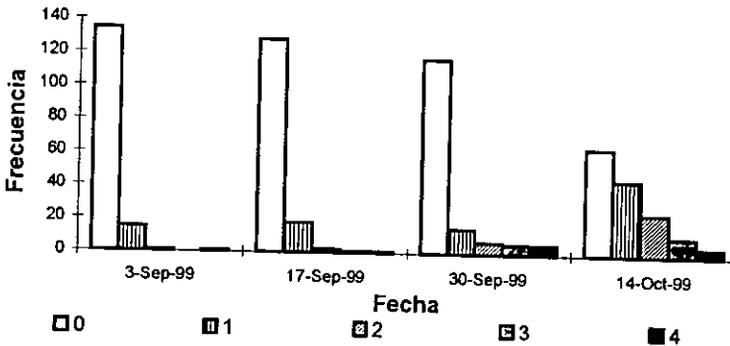


Figura 2. Frecuencia de daño floral por marcas de clase de 150 cabezuelas a lo largo del periodo reproductivo de *D. coccinea*. (a) Daño ligular, (b) Daño sobre flores del disco. 0= sin daño; 1= 1-25% de daño; 2= 26-50% de daño; 3= 51-75% de daño y 4= 76-100% de daño.

6.1.2. Herbívoros florales. Se colectaron seis morfoespecies de herbívoros sobre las cabezuelas de *D. coccinea*; dos de ellas en estadio adulto y el resto en estadio larval. Los herbívoros encontrados en estadio adulto fueron el chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) y el escarabajo *Euphoria basalis* (Coleoptera: Melolonthidae). Por su parte, los individuos colectados en estadio larval y mantenidos en laboratorio durante todo su desarrollo hasta el estadio adulto fueron las mariposas nocturnas *Hygrochroma* sp. (Lepidoptera: Geometridae), *Melanolophia* sp. (Lepidoptera: Geometridae), *Tornos* sp.

(Lepidoptera: Geometridae) y una especie no identificada de la Familia Noctuidae (Lepidoptera).

6.2. Daño sobre las flores del disco.

6.2.1. Número de flores por cabezuela. El IDF afectó de manera significativa el número de flores por cabezuela (y). La ecuación que describe esta función es: $(y+0.5)^{\frac{1}{2}} = 9.4612 - 0.0156 \arcsen(IDF)^{\frac{1}{2}}$ ($r^2 = 0.067$, $n = 99$, e.e. ordenada = 0.107, e.e. pendiente = 0.006; $F = 6.983$, $gl = 97$, $P < 0.05$; Fig. 3).

El número promedio de flores por cabezuela entre la muestra de cabezuelas iniciales y la proveniente de plantas control difirió significativamente ($F = 10.133$, $gl = 1$, $P < 0.05$). El promedio de flores por cabezuela producidas inicialmente fue de 98.3 ± 1.5 , mientras que en las plantas control éste fue de 89.3 ± 2.4 . Sin embargo, el promedio de flores por cabezuela no difirió significativamente entre las plantas control, D25 y D50 ($F = 2.455$, $gl = 2$, $P > 0.05$). El promedio de flores producidas por capítulo en las plantas D25 fue de 83.6 ± 1.2 , mientras que en las D50 éste fue de 83.1 ± 3.0 (Fig. 4).

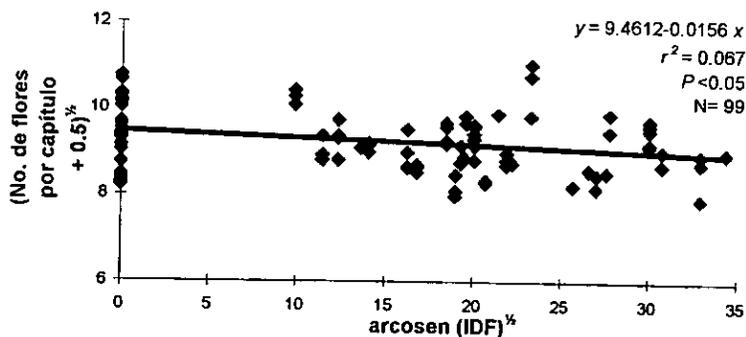


Figura 3. Correlación entre el índice de daño floral y el número de flores por cabezuela producidas por *Dahlia coccinea*. N= número de cabezuelas muestreadas.

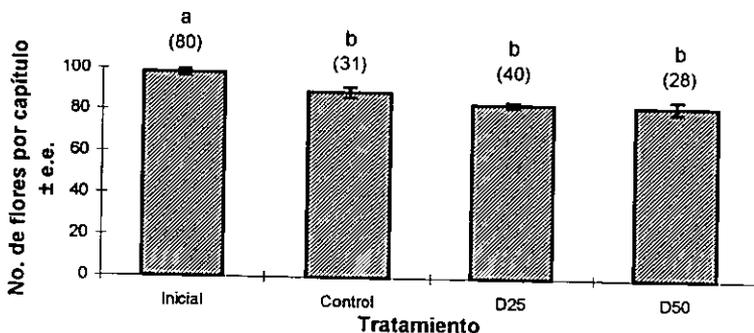


Figura 4. Producción promedio de flores por capítulo de plantas no experimentales (inicial) previo al daño y de plantas experimentales después del daño. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre tratamientos con $P < 0.05$. Entre paréntesis se indica el número de capítulos muestreados.

6.2.2. Número de achenios por infrutescencia. La correlación entre el número de achenios por infrutescencia y el peso de las plantas no fue significativa ($r=0.004$, $gl=38$, $P > 0.05$). Por otro lado, se encontró que el número de achenios por infrutescencia difirió significativamente entre tratamientos ($F=11.952$, $gl=2$, $P < 0.05$; Fig. 5). El número de achenios por infrutescencia fue significativamente mayor en las plantas control, las cuales produjeron en promedio 48.6 ± 2.2 achenios por infrutescencia; mientras que en las plantas D25 y D50 se registraron 37.3 ± 2.5 y 28.4 ± 3.4 achenios por infrutescencia, respectivamente. La prueba de Tukey mostró que no existían diferencias entre el número de achenios por infrutescencia de las plantas D25 y de las D50, pero sí, entre éstas dos y las plantas control (Fig. 5).

El *IDF* afectó de manera significativa el número de achenios por infrutescencia (y). La ecuación que describe esta relación es: $(y+0.5)^{1/2} = 6.898 - 0.071 \arcsen(IDF)^{1/2}$ ($r^2 = 0.149$, $n = 165$, e.e. ordenada = 0.183, e.e. pendiente = 0.013; $F = 28.655$, $gl = 163$, $P < 0.01$; Fig. 6).

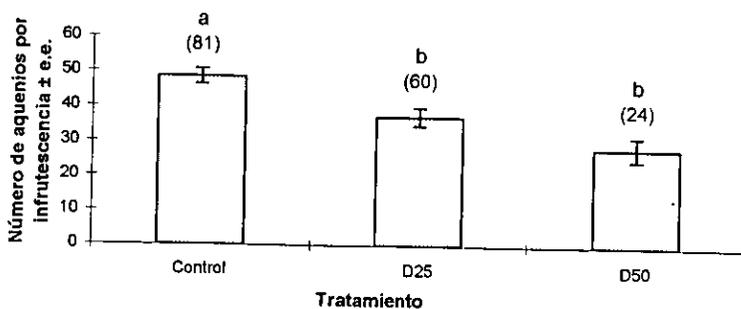


Figura 5. Producción de achenes por infrutescencia bajo diferentes niveles de daño sobre las flores del disco de *Dahlia coccinea*. D25 y D50 = remoción del 25% y del 50% de las flores del disco en las cabezuelas al inicio de la antesis, respectivamente. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$). Entre paréntesis se indica el número de infrutescencias muestreadas.

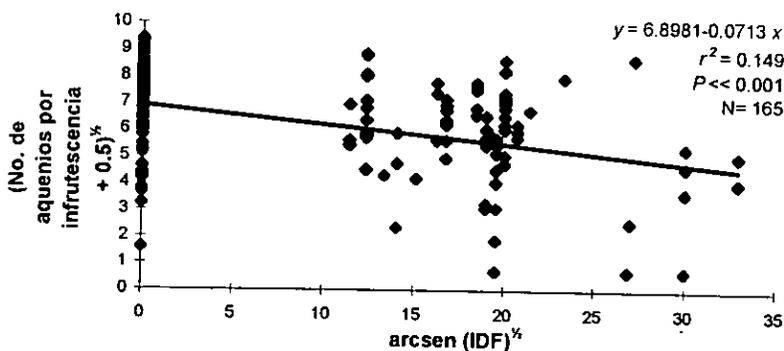


Figura 6. Correlación entre el índice de daño floral (IDF) y el número de achenes por infrutescencia producidos por *Dahlia coccinea*. N= número de infrutescencias muestreadas.

En las plantas control (D0) y en las que tuvieron daño al 50% (D50), la mayor producción de estructuras reproductivas se observó en la semana del 16 de agosto, en la que se registraron 459 y 420 estructuras reproductivas en 20 plantas, respectivamente. Por su parte, las plantas con 25% de daño (D25) tuvieron la mayor producción de estructuras reproductivas una semana después (24-agosto), registrándose 448 estructuras en 20 plantas.

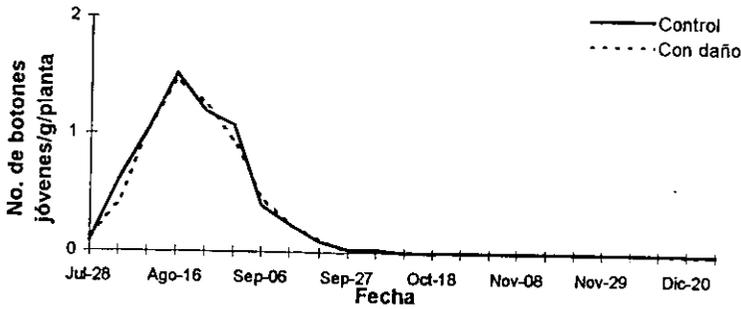
Debido a los resultados obtenidos en los análisis mostrados anteriormente y a los resultados obtenidos con el *IDF*, el análisis de fenología reproductiva se describirá considerando sólo dos tratamientos, esto es, control y con daño, ya que como los valores de *IDF* lo indicaron, las plantas sometidas a tratamientos con daño (D25 y D50) en realidad presentaban porcentajes de daño iguales y traslapados, de tal forma que cualquier diferenciación resultaría inapropiada.

No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en el tiempo de permanencia de los botones jóvenes ($F=0.094$, $gl=1$, $P>0.05$), los botones maduros ($F=0.323$, $gl=1$, $P>0.05$), las flores jóvenes ($F=0.601$, $gl=1$, $P>0.05$), las flores maduras ($F=0.883$, $gl=1$, $P>0.05$), los frutos jóvenes ($F=0.12$, $gl=1$, $P>0.05$) y los frutos maduros ($F=0.177$, $gl=1$, $P>0.05$; Tabla 1, Fig. 9).

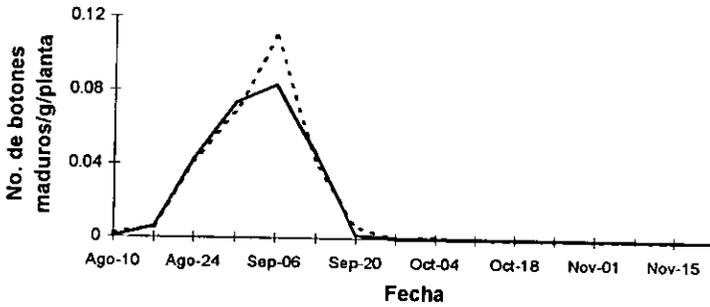
Tabla 1. Tiempo de permanencia (promedio \pm e.e. e intervalo en días) de cada una de las estructuras reproductivas de *D. coccinea* bajo diferentes porcentajes de daño sobre las flores del disco.

Estructura reproductiva	Tratamiento	
	Control	Con daño
Botón joven	58.2 \pm 5.0 (40-138)	60.4 \pm 4.5 (28-138)
Botón maduro	15.1 \pm 1.7 (6-27)	13.6 \pm 1.6 (6-35)
Flor joven	11.5 \pm 2.2 (7-20)	9.9 \pm 0.9 (7-20)
Flor madura	16.6 \pm 2.0 (7-34)	19.3 \pm 1.8 (7-49)
Fruto joven	68.5 \pm 9.8 (14-147)	65.0 \pm 5.1 (21-141)
Fruto maduro	71.0 \pm 5.3 (28-112)	67.9 \pm 4.4 (20-120)

a) Botón joven



b) Botón maduro



c) Flor joven

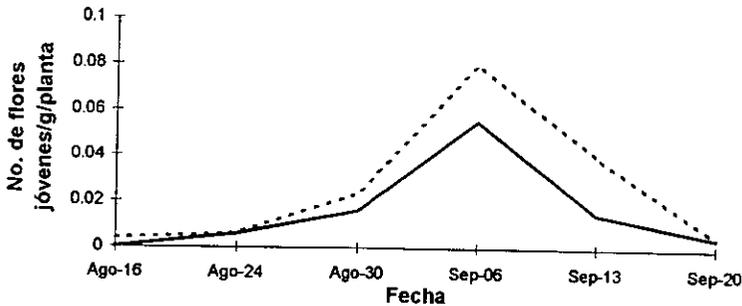
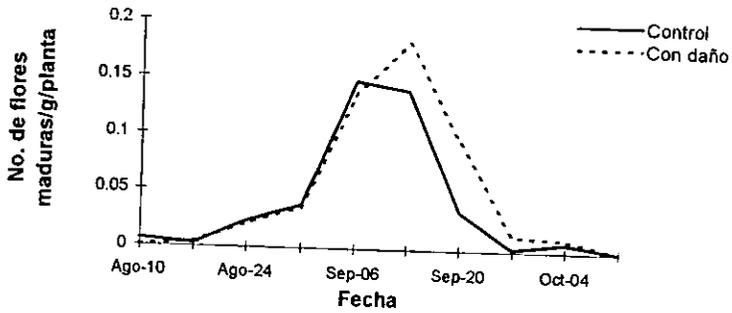
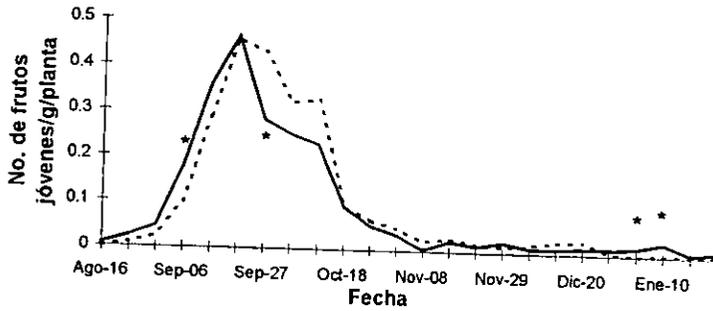


Figura 9. Fenología reproductiva de *Dahlia coccinea* comparando un tratamiento control (N=20) contra uno con daño sobre las flores del disco (N= 40) (28 jul. 1999-25 ene. 2000) a) Botones jóvenes, b) Botones maduros, c) Flores jóvenes, d) Flores maduras, e) Frutos jóvenes, f) Frutos maduros. Los asteriscos denotan las fechas en las que se encontraron diferencias significativas entre tratamientos.

d) Flor madura



e) Fruto joven



f) Fruto maduro

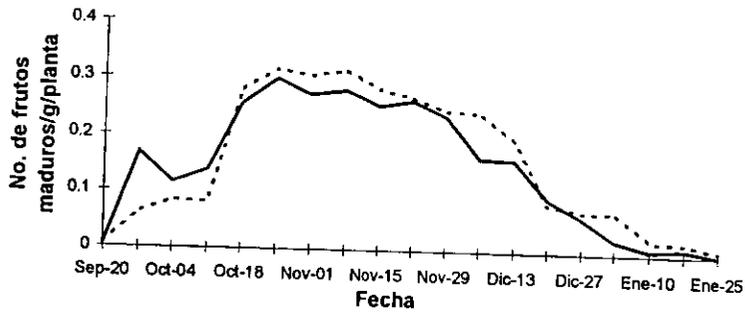


Figura 9. Continuación.

6.2.3. Peso de los aquenios. La correlación entre el peso seco de las plantas y el peso de los aquenios no fue significativa ($r=0.139$, $gl=36$, $P>0.05$). Se encontró un efecto significativo del *IDF* sobre el peso de los aquenios producidos (y). La ecuación que describe esta función es: $y= 2.178-0.034 \arcsen(IDF)^{\frac{1}{2}}$ ($r^2= 0.069$, $n= 459$, e.e. ordenada= 0.075 , e.e. pendiente= 0.006 ; $F= 33.771$, $gl= 457$, $P<<0.01$; Fig. 7).

Se encontraron diferencias significativas en el peso de los aquenios en relación al tratamiento ($F=21.635$, $gl=2$, $P<<0.05$). Los aquenios de las plantas control tuvieron un peso promedio de 2.23 ± 0.09 mg, mientras que los aquenios de las plantas D25 y D50 tuvieron un peso promedio de 1.53 ± 0.08 mg y 1.47 ± 0.11 mg, respectivamente (Fig. 8). La prueba de Tukey mostró que el peso promedio de los aquenios de las plantas con daño (D25 y D50) no difería entre ellas, pero sí en relación al peso promedio de los aquenios de las plantas control (Fig. 8).

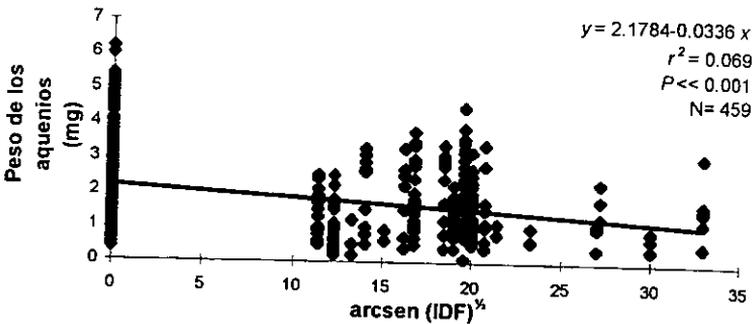


Figura 7. Correlación entre el índice de daño floral (*IDF*) y el peso de los aquenios producidos por *Dahlia coccinea*. N= Número de aquenios muestreados.

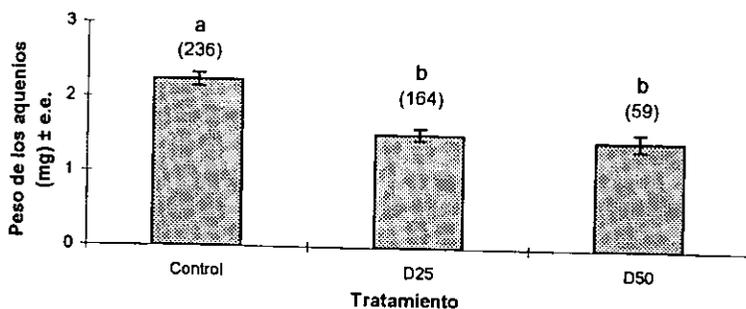


Figura 8. Peso de los achenos producidos por *D. coccinea* bajo diferentes niveles de daño sobre las flores del disco. D25 y D50 = remoción del 25% y del 50% de las flores del disco en las cabezuelas al inicio de la antesis, respectivamente. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$). Entre paréntesis se indica el número de achenos que fueron pesados.

6.2.4. Depredadores de frutos. Se encontró que la remoción de las flores del disco no afectó la frecuencia de infrutescencias con y sin daño ($\chi^2=0.019$, $gl=2$, $P > 0.05$) ni la de infrutescencias con y sin depredadores ($\chi^2=3.632$, $gl=2$, $P > 0.05$).

No se encontró una correlación significativa entre el *IDF* y la frecuencia de depredadores tanto al realizar una correlación lineal ($r=-0.192$, $gl=38$, $P > 0.05$) como al aplicar una correlación de Spearman ($r_s=-0.261$, $gl=40$, $P > 0.05$). De igual forma, tampoco se encontró una correlación significativa entre el *IDF* y la frecuencia de infrutescencias con daño ($r=-0.134$, $gl=38$, $P > 0.05$; $r_s=-0.201$, $gl=40$, $P > 0.05$).

6.2.5. Producción de estructuras reproductivas y fenología reproductiva. Se encontraron correlaciones significativamente positivas del peso de las plantas con el número máximo de cabezuelas ($r=0.75$, $gl=58$, $P < 0.05$), así como con el número de botones maduros ($r=0.408$, $gl=58$, $P < 0.05$), flores maduras ($r=0.345$, $gl=58$, $P < 0.05$) y frutos maduros ($r=0.311$, $gl=58$, $P < 0.05$). Estos resultados sugieren que la cantidad de recursos de que disponen las plantas (reflejados en su peso) puede tener un efecto sobre la producción de estructuras reproductivas de las plantas, lo cual resulta ser un elemento fenológico importante.

Se encontraron diferencias significativas (análisis secuencial de Bonferroni) en la fenología de los botones jóvenes ($\chi^2=40.478$, $gl=9$, $P<0.05$), de los frutos jóvenes ($\chi^2=40.342$, $gl=12$, $P<0.05$) y de los frutos maduros ($\chi^2=76.767$, $gl=16$, $P<0.05$).

El análisis de varianza para medidas repetidas sobre los datos ponderados considerando sólo los tratamientos control y con daño, así como el análisis secuencial de Bonferroni, mostraron que para todas las estructuras reproductivas existían efectos significativos del tiempo, sin embargo, para ninguna de las estructuras se mostraron efectos significativos del tratamiento (Tabla 2). Sólo en los frutos jóvenes se encontraron efectos significativos de la interacción tiempo \times tratamiento ($F=2.619$, $gl=23$, $P<0.05$; Tabla 2, Fig. 9e). Se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en el número de cabezuelas en etapa de fruto joven el 6 de septiembre ($F=5.651$, $gl=1$, $P<0.05$), el 27 de septiembre ($F=4.428$, $gl=1$, $P<0.05$) el 4 de enero ($F=4.783$, $gl=1$, $P<0.05$) y el 10 de enero ($F=5.199$, $gl=1$, $P<0.05$; Fig. 9e).

Tabla 2. Valores de P derivados del ANdeVA para medidas repetidas y de la prueba secuencial de Bonferroni para determinar el efecto del daño en las flores del disco sobre la producción relativa de cabezuelas (No. estructuras g^{-1}) en diferente etapa de desarrollo considerando sólo dos tratamientos (control y con daño).

Estructura reproductiva	Tratamiento (T)	Tiempo (t)	T x t
Botón joven	n.s.	< 0.05	n.s.
Botón maduro	n.s.	<0.05	n.s.
Flor joven	n.s.	<0.05	n.s.
Flor madura	n.s.	<0.05	n.s.
Fruto joven	n.s.	<0.05	<0.05
Fruto maduro	n.s.	<0.05	n.s.

La fenología reproductiva se describe como sigue. La fecha de mayor producción de botones jóvenes, botones maduros, flores jóvenes, frutos jóvenes y frutos maduros fue la misma en los dos tratamientos (semanas del 16 de agosto, 6 de septiembre, 6 de septiembre, 20 de septiembre y 25 de octubre, respectivamente). En las plantas control, la mayor producción de flores maduras se observó el 6 de septiembre, mientras que en las plantas con daño se registró una semana después (13 de septiembre; Fig. 9d).

6.3. Daño ligular

6.3.1. Producción de achenios por infrutescencia. Se encontró una correlación positiva y significativa entre el número de achenios por infrutescencia y el peso de las plantas ($r=0.362$, $gl=56$, $P<0.05$). De ahí que para realizar el análisis de varianza los datos de número de achenios por infrutescencia fueron ponderados en relación al peso seco de las plantas, ya que, al parecer, el peso de las plantas y por tanto la cantidad de recursos que éstas poseen, tiene cierta influencia sobre el número de achenios por planta que pueden ser producidos. La ecuación que describe la función a través de la cual el peso seco de las plantas (x) afecta al número de achenios promedio producidos por infrutescencia (y) es: $(y+0.5)^{1/2} = 28.561+0.586x$ ($r^2= 0.131$, $n= 58$, e.e. ordenada= 5.816, e.e. pendiente= 0.202; $F= 8.426$, $gl= 56$, $P<0.05$; Fig. 10).

El ANDeVA reveló que el número de achenios por infrutescencia por gramo de planta sí difirió significativamente entre tratamientos ($F=4.978$, $gl=2$, $P<0.05$). El número de achenios por infrutescencia por gramo de planta fue significativamente mayor en las plantas D50, las cuales produjeron en promedio 1.87 ± 0.09 achenios $\text{infrutescencia}^{-1} \text{ g}^{-1}$; mientras que las plantas control y D100 tuvieron una producción promedio de 1.69 ± 0.07 y 1.53 ± 0.06 achenios $\text{infrutescencia}^{-1} \text{ g}^{-1}$, respectivamente. La prueba de Tukey mostró que no existían diferencias entre la producción de achenios de las plantas D50 y las plantas control, así como entre éstas y las D100, pero sí, entre las plantas D50 y D100 (Fig. 11)

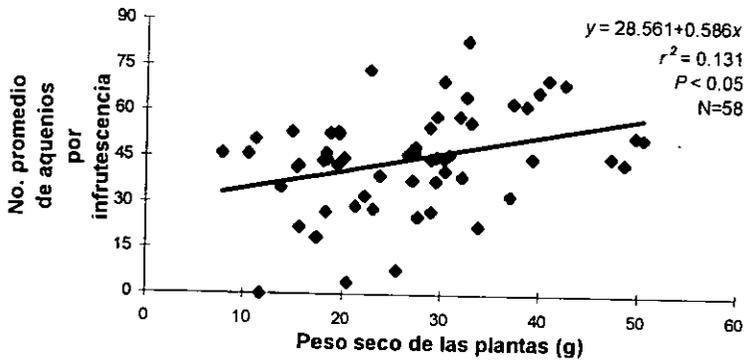


Figura 10. Correlación entre el peso seco de las plantas de *Dahlia coccinea* y el número promedio de achenes producidos por infrutescencia. N= número de plantas.

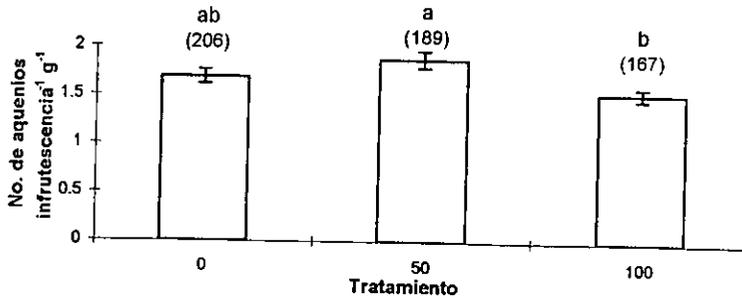


Figura 11. Producción de achenes por infrutescencia por gramo de planta de *Dahlia coccinea* bajo diferentes niveles de daño ligular. D50 y D100= remoción del 50% y del 100% de la longitud de todas las ligulas en todas las cabezuelas florales al inicio de la antesis, respectivamente. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0.05$). Entre paréntesis se indica el número de infrutescencias muestreadas.

En términos de número de aquenios por infrutescencia, sin ponderar los datos respecto al peso de las plantas no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($F=1.011$, $gl=2$, $P>0.05$). Las plantas control produjeron 48.4 ± 1.5 aquenios infrutescencia⁻¹, las D50 46.1 ± 1.4 y las D100 44.9 ± 1.6 aquenios infrutescencias⁻¹.

6.3.2. Peso de los aquenios. La correlación entre el peso de las plantas y el peso de los aquenios no fue significativa ($r=0.205$, $gl=56$, $P>0.05$).

Se encontraron diferencias significativas en el peso de los aquenios entre tratamientos ($F=7.157$, $gl=2$, $P<<0.05$). Los aquenios de las plantas control tuvieron un peso promedio de 2.78 ± 0.07 mg, mientras que los aquenios de las plantas D50 y D100 tuvieron un peso promedio de 2.42 ± 0.07 y 2.73 ± 0.08 mg, respectivamente (Fig. 12). La prueba de Tukey mostró que el peso promedio de los aquenios de las plantas control fue significativamente diferente del de las plantas D50, pero no del de las D100; mientras que estas últimas sí difirieron de las D50 (Fig. 12).

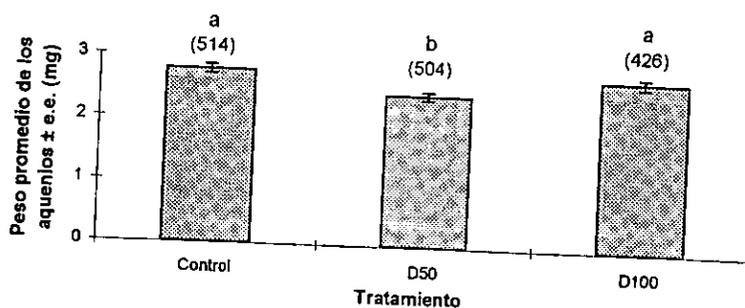


Figura 12. Peso promedio de los aquenios producidos por plantas de *Dahlia coccinea* sometidas a diferentes niveles de daño ligular. D50 y D100= remoción del 50% y del 100% de la longitud de todas las ligulas en todas las cabezuelas florales al inicio de la antesis, respectivamente. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($P<0.05$). Entre paréntesis se indica el número de aquenios.

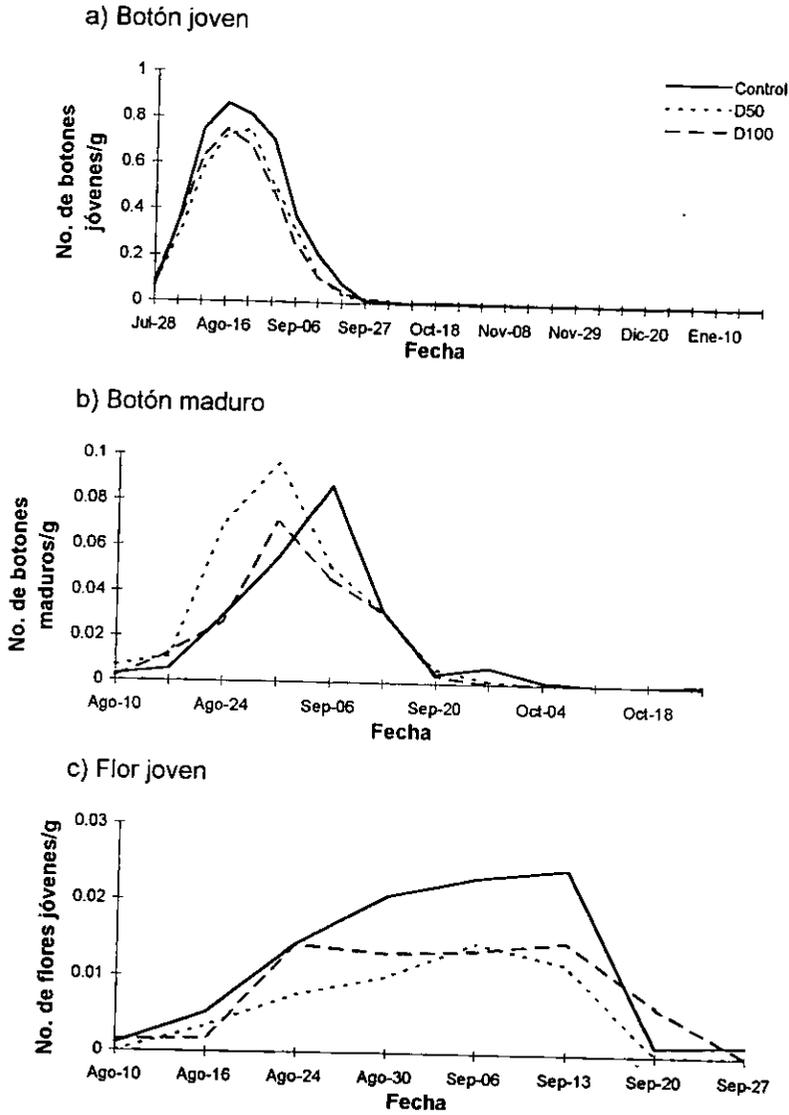
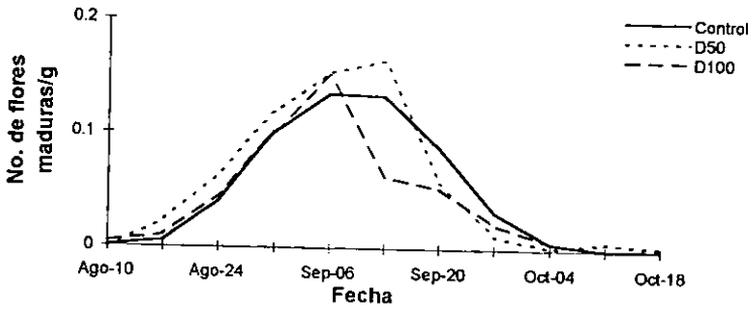
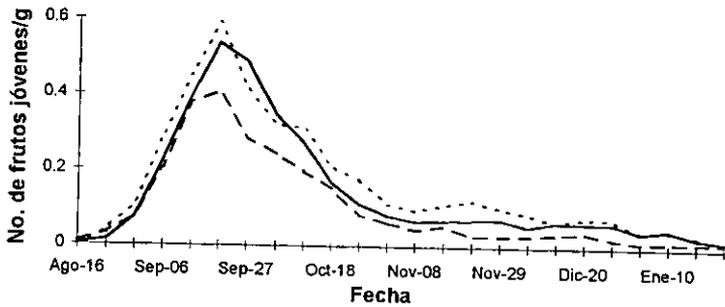


Figura 14. Fenología reproductiva de *Dahlia coccinea* bajo diferentes porcentajes de daño ligular (28 jul. 1999-25 ene. 2000). a) Botones jóvenes, b) botones maduros, c) flores jóvenes, d) flores maduras, e) frutos jóvenes, f) frutos maduros. D50 y D100= remoción del 50% y del 100% de la longitud de todas las ligulas en todas las cabezuelas florales al inicio de la antesis, respectivamente. N= 20 plantas por tratamiento.

d) Flor madura



e) Fruto joven



f) Fruto maduro

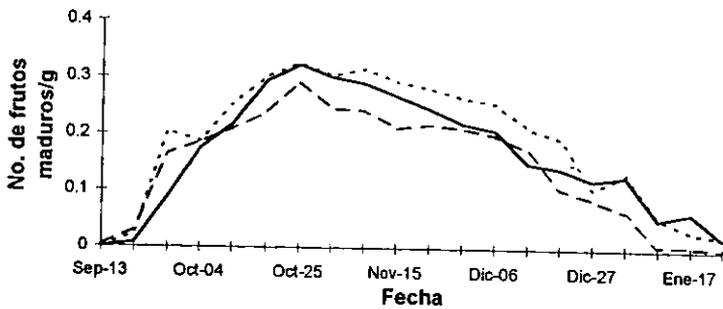


Figura 14. Continuación.

El análisis de varianza para medidas repetidas sobre los datos de producción absoluta (No. estructuras planta⁻¹) y el análisis secuencial de Bonferroni mostraron que para todas las estructuras reproductivas existía un efecto significativo del tiempo; sin embargo, para ninguna de las estructuras se mostró un efecto significativo del tratamiento ni de la interacción tratamiento × tiempo (Fig. 14; Tabla 4).

Por su parte, con el ANDeVA para medidas repetidas (con datos relativos) y con el análisis secuencial de Bonferroni, también se encontraron diferencias significativas respecto al tiempo para todas las estructuras, pero no se encontró un efecto significativo del tratamiento ni de la interacción tiempo × tratamiento en ningún caso (Tabla 4).

Las fechas de mayor producción de botones jóvenes de las plantas de los tres tratamientos no fueron significativamente diferentes. Las plantas D0 y D100 presentaron la mayor producción el 16 de agosto, mientras que las plantas D50 la presentaron una semana después (24 de agosto; Fig. 14a).

Tabla 4. Valores de *P* derivados de ANDeVA para medidas repetidas y del análisis secuencial de Bonferroni para determinar el efecto del daño ligular sobre la producción absoluta (No. estructuras planta⁻¹) y relativa (No. estructuras g⁻¹) de cabezuelas en diferente etapa de desarrollo.

	Producción absoluta			Producción relativa		
	Tratamiento (T)	Tiempo (t)	T x t	Tratamiento (T)	Tiempo (t)	T x t
Botón joven	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	<0.05	n.s.
Botón maduro	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	<0.05	n.s.
Flor joven	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	<0.05	n.s.
Flor madura	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	<0.05	n.s.
Fruto joven	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	<0.05	n.s.
Fruto maduro	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	<0.05	n.s.

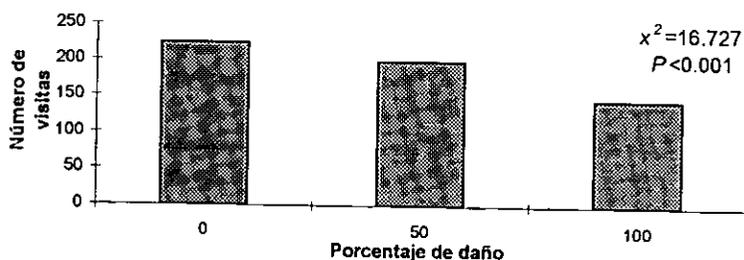
Las fechas de mayor producción de botones maduros de las plantas de los tres tratamientos no fueron significativamente diferentes. En las plantas con daño, la mayor producción de botones maduros se registró el 30 de agosto, mientras que en las plantas control ocurrió una semana después (6 de septiembre; Fig. 14b). Se registró un claro desfase en el pico de producción de botones maduros para las plantas con daño. Hubo una marcada sobreproducción de cabezuelas en estadio de botón maduro en las plantas D50 (a finales de agosto), mientras que en las plantas control la mayor producción de botones jóvenes se presentó una semana después. Aunque el pico de mayor producción coincide para las plantas D50 y D100, resulta notoria la mayor producción de las plantas D50 desde dos semanas antes.

Las plantas D0 tuvieron la mayor producción de flores jóvenes el 13 de septiembre, las plantas D50 una semana antes (6 de septiembre) y las plantas D100 la presentaron el 24 de agosto (Fig. 14c).

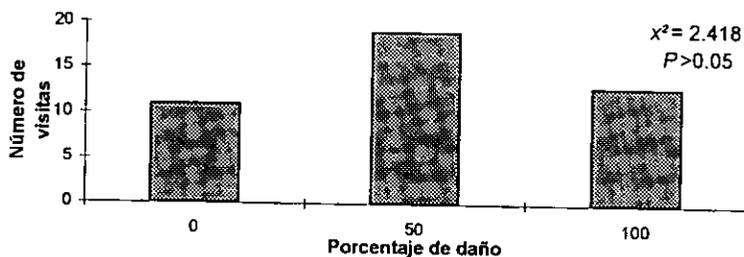
La mayor producción de flores maduras (en términos absolutos) se presentó en la misma fecha en las plantas control y las plantas D100 (6 de septiembre), mientras que en las plantas D50, la mayor producción de dichas estructuras se observó el 13 de septiembre (Fig. 14d). La fenología de este estadio reproductivo en las plantas control presentó un comportamiento gráfico semejante a una curva normal, en el que la mayor producción de flores no se observa sólo como un pico, sino que se mantuvo por alrededor de dos semanas (principios-medios de septiembre). En las plantas con daño se observó una mayor producción de flores; sin embargo, al menos para las plantas D100, tal producción decae de manera muy rápida, mientras que para las plantas D50 sí se mantiene por más tiempo, tal como en las plantas control, pero sin que su fenología gráfica se asemeje a una curva normal. Además, en las plantas D50 la producción de flores maduras se observó de manera más temprana que en las plantas control y D100 y de igual manera, al final de la temporada, en las últimas semanas de floración (12-18 de octubre) se puede observar aún una producción de flores maduras para las plantas D50, no así para las D100 y las control.

La mayor producción de frutos, tanto jóvenes como maduros se observó en las mismas fechas para todas las plantas (frutos jóvenes: 20 de septiembre; frutos maduros: 25 de octubre; Figs. 14e, f).

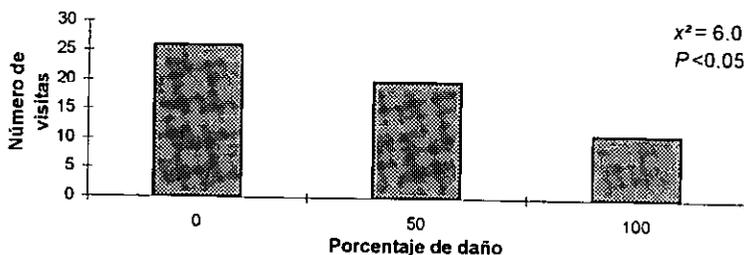
a) Datos acumulados de los tres días



b) 7 de septiembre



c) 8 de septiembre



d) 9 de septiembre

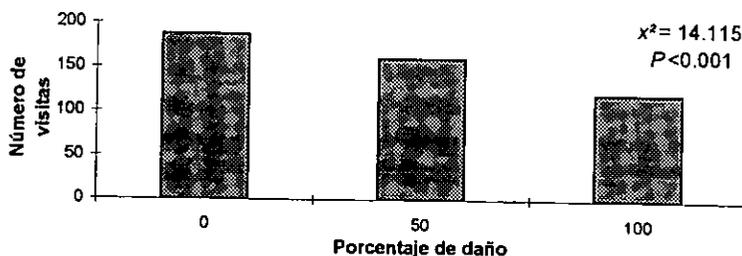


Figura 15. Frecuencia de visitantes florales observados sobre 105 cabezuelas de *D. coccinea* con diferentes porcentajes de daño ligular (35 cabezuelas por tratamiento). (a) Datos acumulados de los tres días de observación, (b) 7 de septiembre, (c) 8 de septiembre, y (d) 9 de septiembre. Note la diferencia de escalas en las cuatro gráficas.

VII. DISCUSIÓN

7.1. Niveles de daño floral y florívoros de *Dahlia coccinea*

Resulta indudable el hecho de que los porcentajes de daño aplicados experimentalmente a las cabezuelas de *D. coccinea* fueron mucho mayores a los encontrados en condiciones naturales, sobre todo en el caso del experimento de daño ligular, en el que el daño aplicado realmente fue muy grande. Sin embargo, en el caso del daño sobre las flores del disco, el daño aplicado no fue tan grande si se considera que el daño fue de entre 5.9 y 86.7% sobre todo el individuo, de manera que realmente no resulta tan alejado de los niveles de daño naturales en flores del disco, que fueron del orden de entre 2.8 y 18.8% por cada cabezuela.

Dahlia coccinea presentó un incremento de los niveles de daño floral conforme avanzó la temporada de floración, lo cual coincide con la temporada de mayor abundancia de insectos herbívoros (Anaya, 1999). Dicho incremento en los niveles de daño floral hacia finales de la temporada de floración puede estar relacionado con el hecho de que esta compuesta es un recurso muy importante para el chapulín *Sphenarium purpurascens*, el cual al alcanzar el estadio adulto requiere de mayor cantidad de recursos; además de que ha sido reportado como uno de los principales herbívoros florales de ésta y otras compuestas (Anaya, 1999). El momento en que este herbívoro alcanza el estadio adulto coincide con el final de la época de floración de *D. coccinea*, esto es, a finales de septiembre (Cano-Santana y Oyama, 1992; Camacho, 1999).

Los dos tipos de daño floral (sobre flores del disco y ligular) se encuentran presentes bajo condiciones naturales. Sin embargo, parece ser que hay una alternancia en cuanto a la preferencia de los herbívoros sobre cada estructura floral de acuerdo a la temporada reproductiva de *D. coccinea*. Al inicio de la temporada de floración el daño sobre las lígulas es ligeramente mayor, mientras que a finales del periodo reproductivo, las flores del disco tienen mayor porcentaje de daño. Esto tal vez pueda ser explicado en función de la fenología de *S. purpurascens*, uno de los herbívoros más importantes de esta especie (Anaya, 1999). Es posible que al inicio de la temporada de floración de *D. coccinea*, los recursos de los que dispone el chapulín sean muy variados, además de que aún se

encuentra en estadios ninfales, por lo que los niveles de herbivoría que puede ocasionar son menores y se reparten entre la gran cantidad de recursos que puede encontrar, incluyendo las hojas de *D. coccinea*. Sin embargo, al final de la temporada la cantidad de recursos disponibles para este chapulín ya no es la misma, debido a que la temporada de sequía está por iniciar, con lo que aumenta la competencia entre ellos (obs. pers.). Además, como los chapulines ya se encuentran en estadio adulto, sus mandíbulas son más fuertes como para consumir no sólo las flores del disco de *D. coccinea* (incluyendo los óvulos), sino también los frutos en desarrollo (obs. pers.).

Los niveles de daño floral encontrados en este trabajo coinciden con el reportado por Anaya (1999) para 1996. Él reporta que el porcentaje de herbivoría floral de *D. coccinea* es de 18.0 ± 2.8 ; el cual se aproxima con el último registro hecho en este trabajo en términos de daño sobre las flores del disco, en el que se encontró un porcentaje de daño floral de 18.8. De esta forma, el trabajo de Anaya (1999) sólo aborda los niveles de daño floral en una sola fecha a lo largo de la temporada de floración (agosto), pero no hace un seguimiento del cambio en los porcentajes de daño floral conforme avanza la temporada, tal y como se realizó en este trabajo.

En las cabezuelas florales de *D. coccinea* normalmente reside una gran cantidad de trips (obs. pers.), cuyo efecto sobre el éxito reproductivo de la compuesta de estudio seguramente está siendo subestimado. Se ha registrado que estos insectos pueden tener fuertes efectos sobre la tasa de polinización de *Haploppapus venetus* en la que se encontró que las plantas que no eran protegidas de los trips con insecticida tenían grandes pérdidas de polen, por lo que la tasa de polinización sufría un gran decremento (Louda, 1983). Sin embargo, la aplicación de insecticida en trabajos experimentales puede ser contraproducente, tal y como lo ha reportado Louda (1983) ya que en algunos casos, la aplicación de tal sustancia no sólo disminuye la depredación de semillas sino también la efectividad de los insectos polinizadores.

7.2. Daño sobre las flores del disco

7.2.1. Éxito reproductivo a nivel cabezuela. De igual forma que para el caso de la fenología reproductiva, el *IDF* aplicado para las plantas con daño (D25 y D50) puede ser una explicación a la ausencia de diferencias significativas en la producción y el peso de los achenios, ya que, como se mencionó antes, los porcentajes de remoción real de flores por capítulo ciertamente fueron los mismos para ambos tratamientos. De esta forma resulta imposible pensar que se pudieran encontrar diferencias significativas entre los dos tratamientos para dichas variables.

Sin embargo, y a pesar de estos problemas en el control de los porcentajes de daño, es innegable el hecho de que finalmente el éxito reproductivo a nivel cabezuela de *D. coccinea* se ve reducida con el daño sobre las flores del disco, ya que si se toman los valores de D25+D50 y se comparan con las plantas control, se observa una marcada disminución en la producción y el peso de los achenios. De acuerdo con esto se puede concluir que el éxito reproductivo a nivel cabezuela en términos de la función femenina de *D. coccinea* presenta una disminución como respuesta al daño en las flores del disco. Sin embargo, se tendrían que realizar estudios paralelos para determinar si la adecuación total (adecuación medida en términos de la función masculina más adecuación medida en términos de la función femenina) de esta compuesta puede estar siendo compensada a través de la adecuación en la función masculina, ya que, como ha sido sugerido en varios estudios, en muchas ocasiones las plantas pueden compensar las pérdidas ocasionadas por el daño floral a través de la función masculina (Hendrix y Trapp, 1981; Whitham y Mopper, 1985; Hendrix, 1987). De esta forma tendrían que hacerse estudios en los que se considerara tanto la adecuación medida en términos de la función masculina como en la femenina, tal y como se ha realizado en diversos trabajos (Hendrix y Trapp, 1981; Whitham y Mopper, 1985; Hendrix, 1987; Krupnick y Weis, 1998). De cualquier forma, es indudable que la herbivoría sobre las flores del disco está ocasionando un decremento en el éxito reproductivo a nivel cabezuela medida a través de la función femenina de esta compuesta.

Tal disminución en la producción de achenios en las plantas con daño respecto a las plantas control seguramente es el resultado de la menor frecuencia de visitantes florales que presentan las plantas con daño y que ha sido corroborado en diversos estudios con

diferentes especies vegetales (Krupnick y Weis, 1999; Mothershead y Marquis, 2000). Esto es debido a que las plantas que sufren daño floral muestran una reducción en su despliegue floral, lo que hace que las flores o las inflorescencias sean menos atractivas para los polinizadores y por tanto sean menos frecuentadas por ellos (Willson y Bertin, 1979; Waser, 1983; Wolfe, 1987; Stanton y Preston, 1988a; Campbell, 1989b; Young y Stanton, 1990; Eckhart, 1991; Krupnick y Weis, 1999; Mothershead y Marquis, 2000).

7.2.2. Producción de flores por cabezuela. Los resultados obtenidos en relación a la producción de flores por cabezuela antes y después del daño, muestran tres cosas. La primera es que el *IDF* tuvo un efecto significativo y negativo sobre la producción de achenios, tal y como lo indicó la correlación entre estas dos variables. La segunda es que se encontró que la cantidad de flores por cabezuela no difirió entre tratamientos. Esto tal vez se pueda explicar con el planteamiento de Krupnick y Weis (1998), acerca de que cuando el daño floral se produce sobre las estructuras femeninas, aumenta la disponibilidad de recursos y por tanto las plantas pueden tener una respuesta compensatoria en términos de un incremento en la producción de flores femeninas. De esta forma, al producirse daño sobre las flores del disco de *D. coccinea* es posible que se origine tal respuesta compensatoria, con lo que la producción de flores por cabezuela en las plantas con daño se iguala a la de las plantas control. Finalmente, la tercer observación es que dentro del periodo reproductivo de *D. coccinea*, la producción de flores dentro de cada cabezuela puede variar, ya que, por lo que se observó, es posible que conforme avanza el periodo reproductivo se incrementa el número de estructuras reproductivas en desarrollo y se produce una gran competencia por recursos (Marshall *et al.*, 1985). Al existir tal reducción y competencia por los recursos disponibles se pueden producir cambios en cualquiera de los componentes de la reproducción (Marshall *et al.*, 1985), como en el número de flores por planta (o en este caso, por cabezuela) y el número de frutos por infrutescencia (Marshall *et al.*, 1985), que son los componentes de la adecuación que se vieron disminuidos en el caso de *D. coccinea*. De ahí que el número de flores por cabezuela inicial haya sido significativamente diferente del proveniente de flores tardías de las plantas experimentales.

7.2.3. Depredadores de frutos. Los datos sugieren que los depredadores de frutos no tienen preferencias por alimentarse de frutos que hubieran sufrido o no algún porcentaje de daño en flores del disco. Aparentemente esto indicaría que aunque las cabezuelas florales hubiesen sido dañadas en un alto porcentaje, los herbívoros se seguirían alimentando de manera similar de ellas. De acuerdo con el *IDF*, el daño que se produjo en los dos tratamientos experimentales (D25 y D50) fue similar para ambos casos, lo que seguramente provocó que la prueba estadística no detectara diferencias significativas.

7.2.4. Fenología reproductiva. Los índices de daño floral (*IDF*) obtenidos para las plantas D25 y D50 mostraron que el daño neto en términos de porcentaje de flores del disco que fueron removidas en cada individuo experimental fue muy similar para las plantas de los dos tratamientos (entre 3.9 y 21.7% en las plantas D25 y entre 2.9 y 37.5% para las plantas D50), de tal forma que sólo se tuvieron plantas con daño (D25+D50) y plantas control.

Los resultados obtenidos con el ANdeVA de dos vías y con el análisis secuencial de Bonferroni muestran que los frutos jóvenes presentan una respuesta fenológica al daño sobre las flores del disco, mientras que los resultados de la χ^2 por estadio fenológico y el análisis secuencial de Bonferroni mostraron que además de los frutos jóvenes, también los botones jóvenes y los frutos maduros presentaron tal respuesta. Además de estos análisis, los resultados de un ANdeVA para medidas repetidas con valores absolutos y considerando los tres tratamientos originales y los de un análisis similar pero con valores relativos, así como de los análisis secuenciales de Bonferroni correspondientes en cada caso, mostraron un efecto significativo de la interacción tiempo x tratamiento en la fenología reproductiva de los frutos jóvenes. En conjunto, todos estos análisis están confirmando que definitivamente los frutos jóvenes presentan una respuesta fenológica ante el daño sobre las flores del disco. En este sentido, los resultados obtenidos reflejan el desfasamiento descrito por Crawley (1983), quien plantea que las plantas que sufren daño suelen presentar un retraso en su fenología reproductiva. Esto se observó claramente en el caso de los frutos jóvenes de *Dahlia coccinea* durante agosto y septiembre. Analizando los patrones fenológicos por fecha, se observó que el seis de septiembre y el cuatro y diez de enero las plantas con daño presentaron una producción significativamente menor de frutos jóvenes, mientras que el 27 de septiembre se observó una producción significativamente mayor en las plantas con daño.

Es posible que estos diferentes patrones entre las plantas con y sin daño estén relacionados en principio con una mayor producción de frutos jóvenes en las plantas control, los cuales al provenir de flores sin daño son polinizados en un periodo de tiempo menor, ya que son visitadas primero (Young y Stanton, 1990), de forma que inician el proceso de maduración más pronto, mientras que los frutos de las plantas con daño al provenir de flores dañadas y por tanto menos atractivas para los polinizadores empiezan a producir frutos más tarde (Krupnick y Weis, 1999; Mothershead y Marquis, 2000). Posteriormente, hacia finales de septiembre, la mayor producción de frutos jóvenes en plantas con daño tal vez se deba a algún mecanismo de aborción de los frutos jóvenes provenientes de flores dañadas, ya que como diversos autores han considerado, el daño a las estructuras reproductivas es un factor biótico que puede ocasionar aborción (Evans *et al.*, 1989; Krupnick y Weis, 1998). De esta forma, la planta puede estar optando por no invertir más recursos en frutos que producirán una baja cantidad de semillas; ya que en muchas de las plantas con daño se observó que los frutos que habían sido dañados permanecían durante más tiempo en un aparente proceso de maduración; el cual tal vez no era de maduración sino de reabsorción de recursos hacia otras partes de las plantas, como por ejemplo hacia los frutos remanentes, los primordios florales, las raíces, las hojas y las estructuras de perennación (Cockshull y Hughes, 1968). Sin embargo, para poder afirmar esta idea, resultaría indispensable realizar nuevos estudios. Por último, hacia el final del periodo reproductivo, quizás la menor cantidad de frutos jóvenes en las plantas con daño se deba a que el proceso de aborción y por tanto, de reabsorción de recursos, ha finalizado, de tal forma que ya han sido definitivamente abortados los frutos jóvenes que tenían daño, mientras que en las plantas control se sigue el proceso normal de maduración de los frutos provenientes de flores tardías que no tuvieron daño y que fueron polinizadas exitosamente.

Por otra parte, las diferencias fenológicas observadas con las diversas pruebas estadísticas en botones jóvenes y frutos maduros deben tomarse con mucha precaución, ya que para cada uno de estos estadios reproductivos sólo una prueba estadística indicó la existencia de diferencias significativas entre tratamientos. Es posible que las ligeras diferencias observadas en la fenología de los frutos maduros no estén tan lejos de la realidad, puesto que dicho estadio fenológico al ser una continuación del estadio de fruto

joven, también debería haber presentado efectos significativos. Sin embargo, es posible que no se haya observado un efecto significativo debido al tamaño de muestra, ya que conforme avanza el periodo reproductivo hay una pérdida de estructuras, con lo que la menor cantidad se observó justo en el estadio de fruto maduro. De cualquier manera, respecto a estos estadios reproductivos no se puede afirmar de manera contundente la existencia de una respuesta fenológica al daño sobre las flores del disco.

Finalmente, cabe mencionar que la respuesta fenológica observada en *D. coccinea* ante el daño sobre las flores del disco es más bien débil, puesto que en términos generales, el patrón que se registró en plantas control y en plantas con daño fue muy similar. Además, es posible que por el mismo hecho de ser una respuesta débil es que sólo se haya podido confirmar su efecto en un estadio fenológico y que por lo mismo las diferentes pruebas estadísticas hayan mostrado diferencias significativas en estadios fenológicos muy diversos, pero sólo en los frutos jóvenes de manera contundente.

7.3. Daño ligular

7.3.1. Éxito reproductivo a nivel cabezuela. Al parecer, el número de aquenios por infrutescencia por gramo de planta presenta un comportamiento como el descrito por McNaughton (1983a) para el daño foliar. En este caso lo que se observa es que el número de aquenios relativo es mayor para las plantas sin daño (D0) y con daño intermedio (D50) y menor para las plantas D100. De esta forma, tal parece que el aumento en la producción de aquenios por gramo de planta es una respuesta compensatoria ante un daño ligular intermedio, tal y como se ha observado en algunas especies vegetales de la Familia Apiaceae (Hendrix, 1979, 1987).

En contraste a lo anterior, el peso de los aquenios de plantas con niveles de daño ligular intermedio se ve disminuido, de forma que los aquenios de las plantas D50 presentaron el menor peso, mientras que en las plantas control y D100 este parámetro tuvo valores más altos y fue similar entre ambos tratamientos. Como se ha observado en otros sistemas, el incremento en el peso de semillas provenientes de flores dañadas es una de las posibles respuestas compensatorias ante el daño floral (sobre botones florales, pétalos, lígulas, estigmas, estilos y cualquier estructura floral) y que ha sido observada en algunas

especies de las familias Leguminosae y Capparaceae (Marshall *et al.*, 1985; Krupnick y Weis, 1998).

Considerando de manera conjunta los resultados de número y peso de aquenios, resulta inevitable tratar de entender cómo es que las plantas con daño ligular intermedio pueden producir más aquenios pero de menor peso y las plantas D100 producen menos aquenios pero con un peso mayor. Es posible que esto pueda ser explicado considerando algún mecanismo de la planta que pueda estar balanceando los costos y los beneficios que obtiene. En este sentido, es posible que la manutención de las lígulas completas (plantas control) y la remoción total de las mismas resulte menos costosa para la planta que la remoción parcial, de tal forma que las plantas D50 tienen que invertir más recursos en la manutención de esas lígulas parcialmente dañadas, que posiblemente sean una fuente de fuga de recursos debido a la desecación a la que se encuentran expuestas. Por otro lado, los beneficios que se pueden obtener de la manutención de las lígulas posiblemente sean mayores (en términos de frecuencia de visitas y por tanto, de recepción y exportación de polen) que el no tenerlas, por lo que las plantas control y D50 tendrían mayores beneficios que las plantas D100. Sin embargo, al hacer el balance de los costos y los beneficios, es posible que la ganancia neta para las plantas D100 sea mayor que para las plantas D50, de tal forma que las primeras pueden invertir en semillas de similar calidad a las que producen las plantas control; mientras que las plantas D50 tienen una ganancia menor, de tal forma que sólo llegan a equiparar a las plantas control en cantidad pero no en calidad de las semillas. De cualquier manera, para afirmar estas ideas sería necesario hacer otro tipo de estudios, como la realización de experimentos donde se pudiera cuantificar el porcentaje de germinación de las semillas provenientes de cada tratamiento experimental, e incluso hacer el seguimiento de la sobrevivencia y la demografía de las plántulas hasta la madurez, bajo condiciones naturales, tal y como ha sido sugerido por algunos autores (Waser, 1983; Paige y Whitham, 1987).

Así pues, se puede decir que el daño ligular está afectando el éxito reproductivo de *D. coccinea* a nivel cabezuela en términos de la función femenina, pero al igual que en el caso del daño sobre las flores del disco, sería recomendable determinar si este tipo de daño floral tiene algún efecto sobre la adecuación medida en términos de la función masculina, tal y

como se ha abordado en diferentes estudios (Hendrix y Trapp, 1981; Whitham y Mopper, 1985; Hendrix, 1987; Krupnick y Weis, 1998). Al mismo tiempo se recomienda hacer estudios que puedan determinar si las respuestas de las plantas dañadas realmente son de compensación y conocer cuál de los mecanismos que aparentemente presentaron las plantas es más efectivo para compensar las pérdidas ocasionadas por el daño floral, esto es, el incremento en el número de achenios o bien el incremento en el peso de los mismos.

7.3.2. Depredadores de frutos. Se encontró que los depredadores de frutos tienen una alta frecuencia en infrutescencias que no tuvieron daño ligular. Por observaciones de campo (Anaya, 1999; obs. pers.), parece ser que diversos insectos ovipositan sus huevecillos dentro de las flores o los frutos en desarrollo de *D. coccinea*, de manera que cuando los frutos alcanzan la madurez, dichos insectos se encuentran en estadio larval, alimentándose de las semillas. Los resultados obtenidos sugieren que dichos insectos prefieren ovipositar sobre cabezuelas florales que no tienen daño a hacerlo sobre aquéllas que lo presentan, lo cual posiblemente sea una manera en que estos insectos traten de asegurar que su descendencia tendrá asegurada la cantidad de recursos necesaria para su desarrollo. De esta forma, es posible que el factor crucial que esté determinando la preferencia de los depredadores de frutos y/o semillas sobre las plantas sin daño, tenga que ver con la existencia de cierta sincronía entre la fenología reproductiva de las plantas y la fenología de los insectos depredadores. En este sentido, tal vez los depredadores prefieren ovipositar sobre cabezuelas en estadio de flor madura, de manera que para cuando emerjan las larvas, las cabezuelas se encuentren en estadio de fruto, para que cuando se llegue el momento de la dispersión de los frutos, tal vez los depredadores ya hayan entrado en estadio pupal, para emerger en la siguiente temporada de floración, ovipositar sobre las flores y continuar con ese ciclo sincrónico. De ahí que posiblemente las flores D50 y sobre todo las D100 no fueron preferidas por dichos insectos, ya que tal vez ante los depredadores, las flores D50 ya se encontraban mucho más cerca de la senescencia y las D100 prácticamente eran frutos jóvenes con lo que al ovipositar sobre tales estructuras posiblemente se perdería la sincronía fenológica (entre plantas y depredadores) y por lo tanto la población del insecto podría verse muy afectada. Además, las flores con daño posiblemente sean señal de bajo contenido de recursos para los depredadores de semillas o incluso tal vez ni siquiera sean

identificadas por ellos, por lo que ovipositan sobre cabezuelas sin daño, cuyas características visuales seguramente se asocian a la abundancia de recursos disponibles para los depredadores. Hemborg y Després (1999) ofrecen una explicación similar acerca de la preferencia de oviposición de hembras del Orden Diptera sobre flores maduras. Ellos argumentan que los parásitos prefieren ovipositar sobre flores más grandes, ya que dada su visibilidad son atraídas por flores de mayor tamaño al igual que los polinizadores; además de que al ovipositar sobre flores grandes existen menos posibilidades de que se genere competencia por recursos entre las larvas que se desarrollarán. De cualquier manera, para corroborar estas ideas sería indispensable realizar más observaciones de campo.

7.3.3. Fenología reproductiva. Los resultados obtenidos con los ANDeVa y con los análisis secuenciales de Bonferroni correspondientes en cada caso mostraron de manera contundente que no existe un efecto significativo del daño ligular sobre la fenología de los diversos estadios reproductivos. Los resultados obtenidos con las pruebas de χ^2 y el análisis de Bonferroni correspondiente parecen indicar un posible efecto del daño ligular sobre la fenología reproductiva de los frutos jóvenes y de los frutos maduros. Sin embargo, dado que sólo una prueba estadística conduce a tal observación, se puede concluir que no hay un efecto de este tipo de daño floral sobre la fenología reproductiva de *D. coccinea*. Esto se respalda aún más si se considera que los niveles de daño ligular que se aplicaron experimentalmente fueron mucho mayores a los encontrados bajo condiciones naturales.

En este sentido, se hubiese esperado que las plantas D100 presentaran un alargamiento en su fenología reproductiva, tal y como lo ha propuesto Crawley (1983) para especies que sufren daño muy intenso; ya que como ha sido observado por otros autores, las flores con daño son menos atractivas y reciben menos visitas de los polinizadores (Willson y Bertin, 1979; Waser, 1983; Wolfe, 1987; Stanton y Preston, 1988a; Campbell, 1989b; Young y Stanton, 1990; Eckhart, 1991; Krupnick y Weis, 1999; Mothershead y Marquis, 2000), por lo que al no ser polinizadas rápidamente se produce un incremento en la longevidad de las flores (Ashman y Schoen, 1994; Proctor y Harder, 1995; Schoen y Ashman, 1995; Clayton y Aizen, 1996). Sin embargo, esto podría conducir a la planta a una inversión de recursos que quizás no resultaría del todo compensada en términos de éxito reproductivo. En este sentido, es posible que se produzca un mecanismo de compensación

al invertir más recursos sobre las cabezuelas ya polinizadas (aunque tal vez no con el polen de mejor calidad) de manera que las semillas ya producidas lleguen a buen término y con una buena cantidad de recursos almacenados y disponibles para el momento de la germinación y el reclutamiento. De esta manera, la planta puede estar compensando a través de la calidad de las semillas (en términos de peso), tal y como lo han reportado diversos autores en otras especies vegetales (Woronecki *et al.*, 1980; Marshall *et al.*, 1985; Krupnick y Weis, 1998), y no sobre una mayor producción de estructuras reproductivas maternas, que al desarrollarse tardíamente se verían más expuestas al daño por depredadores, sobre todo por los adultos de *S. purpurascens*. Otro posible mecanismo compensatorio es el observado en las plantas con daño intermedio (D50), en las que es posible que la mayor producción de estas estructuras por gramo de planta sea producto de un mecanismo compensatorio, similar al observado por diversos autores en otros sistemas de estudio (Hendrix, 1979; Hendrix y Trapp, 1981; Islam y Crawley, 1983; Hendrix, 1984; Paige y Whitham, 1987; Mutikainen y Ojala, 1993; Lowenberg, 1994). Sin embargo, habrá que evaluar si tal compensación efectivamente resulta en un aumento en la adecuación de las plantas.

7.4. Daño ligular y frecuencia de visitantes florales

La frecuencia de visitantes florales observados sobre las cabezuelas de las plantas de cada uno de los tratamientos muestra la importancia que pueden tener los atrayentes florales, así como los efectos indirectos que tienen los herbívoros florales sobre el comportamiento de los polinizadores y el éxito reproductivo de las plantas; tal y como ha sido sugerido por Galen (1989), Campbell *et al.* (1991), Johnson *et al.* (1995) y Krupnick y Weis (1999). Las cabezuelas que no presentaron daño fueron más atractivas y por tanto más visitadas que los capítulos con daño y dentro de éstos, los que tuvieron mayor porcentaje de daño resultaron poco atractivos para los visitantes florales, por lo que presentaron una baja frecuencia de visitas. Esto se observó en dos de los tres días de observación y con los datos acumulados de los tres días. El siete de septiembre fue el único día en el que no se observó tal patrón de visitas, posiblemente debido a las condiciones climáticas que se presentaron en esa fecha, ya que se sabe que los insectos requieren de

temperaturas más bien altas y con bajo porcentaje de humedad para tener actividades normales (Krebs, 1985; Ibañez y Martínez, 1994; Keys *et al.*, 1995), todo lo contrario de lo observado en dicho día de muestreo, en el que hubo mucha humedad ya que fue un día muy lluvioso y la temperatura fue más bien baja.

Por otra parte, al parecer la frecuencia de visitas sí está afectando la calidad de las semillas producidas; ya que los aquenios de las cabezuelas control tuvieron un peso significativamente mayor al de los aquenios provenientes de capítulos con daño. Dado que en este experimento se encontraban mezcladas cabezuelas con y sin daño en la misma planta, tales resultados podrían indicar que las plantas están invirtiendo más recursos sobre las cabezuelas que no presentaron daño o bien, que quizás la calidad del polen recibido por los capítulos sin daño sea mucho mejor, de manera que la planta prefiere invertir más recursos en la maduración de tales cabezuelas; ya que como se plantea en algunos estudios, las plantas pueden hacer una elección de las flores fertilizadas con polen de mejor calidad y a éstas es a las que se favorecerá hasta la maduración de los frutos (Janzen, 1977; Willson y Price, 1977; Stephenson, 1981; Heithaus *et al.*, 1982; Ehrlén, 1991). En este sentido, las cabezuelas que no tuvieron daño ligular seguramente fueron más atractivas para los visitantes florales y tal y como lo muestran los resultados de este trabajo y de estudios con otras especies vegetales, tuvieron mayor frecuencia de visitas (Willson y Bertin, 1977; Waser, 1983; Wolfe, 1987; Stanton y Preston, 1988a; Campbell, 1989a; Young y Stanton, 1990; Eckhart, 1991; Mothershead y Marquis, 2000). Esto posiblemente permitió la deposición de una mayor cantidad de polen y por tanto, de polen con alta variabilidad genética, con lo que, tal y como algunos autores han sugerido, la planta pudo hacer una elección genética (Janzen, 1977; Stephenson, 1981; Heithaus *et al.*, 1982), favoreciendo el desarrollo de los frutos producidos con polen de mejor calidad o que fueron producidos con más cantidad de polen y que permitirá producir mejor y mayor descendencia, mientras que los frutos producidos con polen de menor calidad y cuyas semillas difícilmente llegarán a germinar serán abortados (Janzen, 1977; Stephenson, 1981; Heithaus *et al.*, 1982; Ehrlén, 1991). Por su parte, las cabezuelas con daño ligular tal vez recibieron polen de menor calidad o en menor cantidad, con lo que las semillas producidas podrían poseer deficiencias genéticas o fisiológicas (Willson y Price, 1977), de tal forma que en dado caso la planta

optaría por no invertir tantos recursos en dichas semillas. De ahí que su calidad sea menor que la de las semillas provenientes de las plantas control.

7.5. Herbivoría floral y fenología reproductiva de *Dahlia coccinea*

En relación a la fenología reproductiva, las plantas sometidas a daño sobre las flores del disco presentaron respuestas fenológicas contundentes en los frutos jóvenes; mientras que las plantas del experimento de daño ligular no mostraron cambios fenológicos en ninguna de las estructuras reproductivas como respuesta al daño. Sin embargo, la respuesta observada en las plantas sometidas a daño sobre las flores del disco fue muy débil y las respuestas fenológicas observadas en otros estadios reproductivos, tanto para plantas con daño en flores del disco como con daño ligular, no fueron del todo contundentes, por lo que se requeriría de nuevas observaciones experimentales.

A pesar de que sí se observaron tales cambios en los patrones fenológicos, es posible que en las plantas del experimento de daño sobre flores del disco estos cambios no se hayan dado por completo como una respuesta al daño floral; sino que posiblemente existan otros factores que estén afectando los patrones fenológicos de *D. coccinea*, entre ellos se puede considerar a los factores abióticos característicos del microambiente bajo el cual se encontraba cada una de las plantas experimentales y que puede ocasionarles estrés fisiológico; a la disponibilidad de nutrimentos y a la intensidad del daño por herbívoros a las inflorescencias o a las flores de las plantas (Louda y Potvin, 1995). De igual forma, también podría considerarse el efecto de la herbivoría foliar y la combinación de varios de estos factores. Los cambios fenológicos observados en los frutos jóvenes es posible que sí se encuentren más directamente determinados por los efectos directos y/o indirectos de la herbivoría floral.

La fenología reproductiva es una característica que puede ser moldeada por selección natural, por lo que se esperaría que las plantas que florecen tardíamente se vieran desfavorecidas debido a las pérdidas producidas por el incremento de daño por herbívoros, sobre todo de *Sphenarium purpurascens*. Sin embargo, es posible que las plantas con floración temprana no se vieran favorecidas del todo, ya que al florecer tempranamente es posible que se encuentren pocas plantas en floración y por lo tanto las fuentes de polen y la

disponibilidad de polinizadores se verán reducidas, con lo que quizás la calidad de las semillas producidas no sea muy buena. Además, si se viera favorecida la floración temprana habría menos plantas de *D. coccinea* y de otras especies en floración, lo que por un lado disminuiría la competencia tanto inter como intraespecífica por polinizadores, pero por el otro incrementaría las posibilidades de depredación de semillas, tal y como se encontró en *Ipomopsis aggregata* (Brody, 1997). Esta especie presentó cerca del 80% de sus flores infestadas por depredadores de semillas cuando florecía sola (Brody, 1997). El efecto de los herbívoros florales sobre la fenología reproductiva de otra compuesta, *Helianthus annuus*, ha sido observado por Pilson (2000). Ella observó que las plantas podían maximizar su adecuación a través de la producción de pequeñas inflorescencias tardías que escapasen del daño floral o a través de la producción de grandes inflorescencias que sufrieran de un gran daño. De esta forma el ataque de los insectos en sí mismo puede ser una presión selectiva actuando sobre la fenología floral de las plantas.

7.6. Herbivoría floral, polinización y depredadores de semillas

El experimento de visitantes florales también mostró que hay diferencias significativas en la frecuencia de visitas de los polinizadores de acuerdo al porcentaje de daño. Esto concuerda con la hipótesis de que las plantas más atractivas recibirán y donarán más polen que las plantas menos atractivas, dado que la apariencia visual de las flores se incrementa conforme lo hace el tamaño y número de las flores, lo que a su vez produce un incremento en la frecuencia de visitas de los polinizadores (Willson y Bertin, 1979; Waser, 1983; Wolfe, 1987; Stanton y Preston, 1988a; Campbell, 1989b; Young y Stanton, 1990; Eckhart, 1991; Mothershead y Marquis, 2000). Los resultados que corroboran esta hipótesis fueron realizados en un experimento en el que los efectos del daño ligular eran observados a nivel cabezuela, por lo que indudablemente que el efecto de este tipo de daño se verá incrementado cuando el daño se aplica a nivel individuo, ya que en ese caso el número de flores en anthesis funge como una clave visual muy importante para los visitantes florales, ya que como Kevan y Baker (1983) plantean, el tamaño de las flores, el contraste que tengan con el entorno y la presencia de guías de néctar son las principales claves empleadas por los insectos para visitar las flores. En este sentido, las cabezuelas con 100%

de daño posiblemente tendrán la apariencia de frutos jóvenes en desarrollo ante los ojos de los polinizadores. Los resultados de este experimento efectivamente demuestran que las cabezuelas con mayor daño ligular presentan una marcada disminución en la tasa de visitantes florales, sin embargo, esa frecuencia de visitas no es tan baja como para igualarse a cero, de tal forma que a pesar de que las flores son aparentemente menos atractivas, los polinizadores sí las siguen visitando, por lo que la producción de aquenios tampoco se reduce a cero; tal y como se observó en la producción de aquenios de las plantas D100 del experimento de daño ligular.

Cabe mencionar que en las observaciones de historia natural se encontró que efectivamente, las plantas de *D. coccinea* sí presentan los dos tipos de daño floral analizados en este trabajo, sin embargo, los porcentajes de daño encontrados bajo condiciones naturales son mucho menores que los porcentajes aplicados en los experimentos, por lo que las respuestas al daño floral que se obtuvieron con los experimentos son exageradas en relación a las que normalmente se podrían encontrar bajo condiciones naturales.

Por otra parte, las observaciones de frecuencia de herbívoros en infrutescencias provenientes del experimento de daño ligular, muestran que los herbívoros tuvieron una marcada preferencia por las flores del tratamiento control. Esto significa una presión biótica más para las plantas de *D. coccinea*, ya que por un lado se encuentran los herbívoros florales (objeto de estudio en este trabajo), por otro los herbívoros depredadores de semillas y los herbívoros foliares y, finalmente, los polinizadores, ya que la ausencia o presencia de ellos estará determinando en gran medida el éxito reproductivo de esta compuesta, dado que es totalmente dependiente de los insectos diurnos para su polinización (Figueroa-Castro, 1997). Por lo tanto, la acción conjunta de al menos estas cuatro presiones bióticas, podría mostrar un escenario mucho más real y complicado, de manera que se refleje el papel de cada uno de estos factores sobre el éxito de *D. coccinea*, no sólo a nivel reproductivo, sino también en términos de sobrevivencia y crecimiento. De esta forma, es posible que este tipo de presiones de selección para atraer a los polinizadores y al mismo tiempo evitar a los depredadores de semillas, estén influyendo en la evolución de la

fenología floral y de la morfología floral de *D. coccinea* tal y como lo ha mencionado Galen (1999) para *Polemonium viscosum*.

7.7. Herbivoría floral y éxito reproductivo de *Dahlia coccinea*

Dahlia coccinea presenta daño floral y este tipo de herbivoría está afectando su éxito reproductivo, al menos a nivel cabezuela y en términos de la función femenina.

Los porcentajes de daño en flores del disco registrados bajo condiciones naturales no reflejan los niveles de daño reales sobre cada individuo en el campo y la manera en que está siendo afectado su éxito reproductivo, ya que para poder determinar esto sería necesario observar los porcentajes de daño sobre las flores del disco en condiciones naturales pero sobre todas las cabezuelas de un individuo determinado. De acuerdo con esto, los porcentajes de daño sobre las flores del disco aplicadas a las plantas experimentales a nivel individuo muy posiblemente estén reflejando la realidad, sobre todo hacia el final de la temporada de floración.

Los dos tipos de daño floral estudiados en este trabajo muestran diferentes respuestas por parte de *D. coccinea*; sin embargo, existen respuestas comunes a ambos, como por ejemplo, la clara disminución en el éxito reproductivo de las plantas a nivel cabezuela, medida en términos de la función femenina, es decir en función del número y la calidad de las semillas producidas por capítulo. Así pues, los posibles mecanismos compensatorios empleados por *D. coccinea* como respuesta al daño floral incluirían el incremento en el número de aquenios por capítulo, en el peso de los aquenios, en el número de flores por cabezuela y en la producción de estructuras reproductivas, tal y como diversos autores lo han reportado para otros sistemas de estudio (Woronecki *et al.*, 1980; Marshall *et al.*, 1985; Hendrix, 1987; Garrish y Lee, 1989; Krupnick y Weis, 1998). Sin embargo, el incremento en la producción de estructuras reproductivas como respuesta al daño floral debe ser considerado con cuidado, ya que los resultados aquí presentados sólo sugieren la existencia de tal mecanismo pero no lo respaldan del todo, ya que no se tienen datos de incremento en el número de estructuras reproductivas después de un periodo de daño floral; por lo que sería necesaria la realización de nuevos estudios.

En cuanto a la cantidad y calidad de las semillas producidas bajo cada uno de los experimentos, nuevamente se observan patrones de respuesta diferentes ante cada tipo de daño floral. Por una parte, para las plantas que tuvieron daño en flores del disco hay una clara disminución tanto en calidad como en cantidad de aquenios, mientras que para las plantas que tuvieron daño ligular la respuesta no es tan clara, de manera que en las plantas con daño ligular intermedio hay una respuesta aparentemente compensatoria en la cantidad de aquenios, mientras que en las plantas con mayor daño, la respuesta aparentemente compensatoria se produjo en la calidad de los aquenios. De acuerdo con esto, es claro que las plantas con daño en las flores del disco sí presentan una disminución en su éxito reproductivo a nivel cabezuela, al menos medida en la función femenina, mientras que para las plantas con daño ligular, esta disminución en el éxito reproductivo no es tan clara. Y, aunque es posible que sí exista, para afirmarlo se tendrían que realizar diversos estudios. Entre los que se mencionan en la literatura se encuentran estudios para observar el porcentaje de germinación de las semillas, así como la realización del seguimiento de la sobrevivencia y la demografía de las plántulas hasta la madurez y bajo condiciones naturales (Waser, 1983; Paige y Whitham, 1987). Sin embargo, estos estudios están enfocados en la observación del efecto del daño floral sobre el éxito reproductivo de las plantas medida sólo en términos de la función femenina; por lo que se recomendaría realizar estudios que también permitieran establecer el efecto de dicho daño sobre el éxito reproductivo de las plantas pero en la función masculina, esto es, a través de la pérdida de polen que se produce junto con el daño provocado por los herbívoros florales (Hendrix, 1987). De esta forma se podría tener una medida neta del efecto de los herbívoros florales sobre la adecuación total de las plantas, ya que como Krupnick y Weis lo han mencionado (1998), los herbívoros florales no sólo afectan el éxito reproductivo de la función femenina sino también de la masculina.

Los resultados del número y peso de los aquenios obtenidos bajo el experimento de daño ligular en relación al de visitantes florales arrojan diferente tipo de información, ya que para el primer experimento, el efecto de la herbivoría floral y por tanto las respuestas que se obtienen son a nivel de individuo, mientras que para el segundo caso, el efecto y sus respuestas son a nivel de cabezuela. De esta forma, para el experimento a nivel individuo,

como ya antes se mencionó, tanto la cantidad como la calidad de los aquenios se ven afectados, dependiendo del nivel de daño que hayan sufrido las plantas. Por su parte, en el experimento a nivel cabezuela se encontró que la remoción ligular sólo afecta la calidad de los aquenios, pero no la cantidad.

A nivel individuo, la calidad de los aquenios (en términos de su peso) fue significativamente menor para las plantas con daño intermedio, mientras que a nivel cabezuela, la calidad fue significativamente mayor para las plantas sin daño ligular (D0) en relación a la calidad de los aquenios de las plantas con daño ligular (D50 y D100), entre las cuales no hubo diferencias significativas. Esto posiblemente se encuentre relacionado con la intensidad de daño que sufren las plantas y la cantidad de recursos de que dispongan para compensar las pérdidas producto del daño. A nivel individuo, todas las cabezuelas de las plantas sufrieron daño ligular, lo cual tuvo fuertes efectos negativos en términos de la frecuencia de posibles polinizadores que visitaron las cabezuelas florales con mayor daño; por lo que el éxito reproductivo de la planta entera estaba en riesgo de disminuir drásticamente. Así que posiblemente existan diversos mecanismos desarrollados por las plantas que sufren daño que les permiten conservar su éxito reproductivo en un nivel aceptable. Por otra parte, en el caso del daño a nivel cabezuela, la intensidad de daño no resulta tan fuerte, ya que fue un bajo porcentaje de cabezuelas por planta el que sufrió daño. De esta forma, la planta puede hacer una reasignación de recursos mucho más planeada, de manera que favorezca a las infrutescencias que no tuvieron daño alguno (Cockshull y Hughes, 1968). Dicha reasignación de recursos podría darse a expensas de abortar frutos jóvenes que tuvieron baja calidad, que van a tener una baja producción de semillas o cuyo éxito reproductivo estuvo dado más bien a través de la función masculina y no femenina, o bien a través de una maduración de un menor número de infrutescencias pero cuyas semillas sean de mejor calidad. En este caso la planta no tiene una presión tan fuerte en el sentido de que si una o dos de sus cabezuelas sufrieron daño, existe una mayor proporción de capítulos que no lo sufrió y que es la que proveerá de un alto éxito reproductivo a ese individuo.

A nivel individuo, si la pérdida total de las lígulas implica un costo energético menor que el mantener lígulas con 50% de daño, entonces, la cantidad de recursos que tienen las

plantas con 100% de daño es mucho mayor (Krupnick y Weis, 1998), de tal forma que este exceso de recursos puede ser reasignado hacia los frutos en desarrollo y sobre todo hacia las semillas, de forma que aunque se produce un menor número de achenios por gramo de planta, los que se producen sí tienen una mejor calidad (en términos de los recursos que contienen), lo que podrá favorecer la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas. La reasignación de recursos hacia la calidad de las achenios y no hacia una mayor cantidad de flores, posiblemente esté relacionada con el hecho de que después de cierto periodo en el que la planta ha producido más flores que están siendo sujetas a daño continuo, la respuesta fisiológica adecuada de cada planta individual sea la de asignar más recursos hacia los achenios no dañados que continúan en proceso de desarrollo.

VIII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Del presente trabajo se puede concluir lo siguiente:

1. Los niveles de daño floral sufridos por *Dahlia coccinea* incrementan conforme avanza la temporada de floración de la especie. El chapulín *Sphenarium purpurascens* muy posiblemente sea el causante principal de tal incremento. Es indispensable la realización de nuevos estudios que permitan evaluar la importancia relativa que tiene cada herbívoro floral sobre la adecuación de *D. coccinea*.
2. La herbivoría floral afecta la fenología reproductiva de *D. coccinea*, al menos en el estadio de frutos jóvenes cuando se produce daño sobre las flores del disco; sin embargo, la respuesta fenológica al daño floral es sumamente débil. Resulta imprescindible la realización de nuevos estudios que permitan observar el efecto neto del daño floral sobre una posible respuesta compensatoria en términos de incremento de producción de estructuras reproductivas. Para ello será indispensable realizar nuevos ensayos experimentales de daño sobre las flores del disco en las que se pueda controlar de mejor manera el porcentaje de daño aplicado. De igual forma, es necesario realizar nuevos estudios que permitan determinar si los herbívoros florales están funcionando como una presión de selección que este moldeando en conjunto con los polinizadores, la fenología floral de la especie, tal y como fue planteado por Pilson (2000) para otra compuesta.
3. Existe un efecto de la herbivoría floral sobre el éxito reproductivo a nivel cabezuela (producción de aquenios) y en términos de la función femenina de *D. coccinea*. Resulta imprescindible determinar el efecto de la herbivoría floral sobre la adecuación total de la especie vegetal, esto es, determinando no sólo su efecto sobre algunos aspectos en términos de la función femenina (como en este trabajo) sino sobre todos los aspectos que contribuyen a la adecuación en relación a la función femenina, así como sobre la función masculina y no sólo a nivel cabezuela, sino también a nivel individuo, de manera que los efectos totales darán un panorama más claro y real sobre el efecto de la florivoría sobre la adecuación de esta compuesta.

4. Al parecer, *D. coccinea* presenta diversos mecanismos compensatorios como respuesta a la herbivoría floral, cada uno de ellos dependiendo del tipo y de la intensidad del daño sufrido. Los mecanismos observados difieren de los planteados en las hipótesis de este trabajo e incluyen el incremento en el número de aquenios por capítulo y en el peso de los aquenios. Resulta necesario determinar la importancia relativa de cada uno de estos mecanismos en la maximización de la adecuación de las plantas con daño considerando los costos y beneficios de cada uno de ellos.
5. La herbivoría ligular tiene un efecto negativo sobre la frecuencia de visitantes florales. Será imprescindible determinar el efecto que tiene la herbivoría ligular sobre cada uno de los posibles polinizadores de *D. coccinea* planteados por Figueroa-Castro (1997), así como la importancia relativa de cada uno de ellos sobre el éxito reproductivo de la especie vegetal. De manera adicional y de la misma importancia será el determinar si el daño sobre las flores del disco tiene el mismo efecto que el daño ligular sobre la frecuencia de visitantes florales.
6. La herbivoría ligular no sólo tiene un efecto negativo determinante sobre la frecuencia de polinizadores sino también sobre la frecuencia de depredadores de frutos. Sería importante determinar si tal efecto sobre los depredadores de semillas está determinado por lo planteado por Hemborg y Després (1999) acerca de las características morfológicas de las flores y la disponibilidad de recursos para la progenie de depredadores. Así mismo, sería interesante determinar el por qué no se encontró una preferencia similar de los depredadores ante el daño sobre las flores del disco.

LITERATURA CITADA

- Addicott, F.T. y J.L. Lyon. 1973. Physiological ecology of abscission. Pp. 85-124. En: Kozlowsky T.T. (ed). *Sheeding of Plants*. Academic Press, Nueva York.
- Albertson, F.W., A. Riegel y J.L. Launchbaugh. 1953. Effects of different intensities of clipping on short grasses in West-Central Kansas. *Ecology* 34: 1-20.
- Alcalá, M.R.E. 1994. Evaluación experimental de la teoría de la defensa en plantas: un estudio con *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae) en condiciones contrastantes de luz. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- 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. 49 pp.
- Amaya, L.R. 1998. Herbivoría artificial y crecimiento compensatorio en plántulas de 19 especies leñosas de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Anaya, M.C. 1999. Variación temporal de los niveles de herbivoría de las Compositae de la Reserva del Pedregal de San Angel (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- 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.
- Ashman, T.L. y D.J. Schoen. 1994. How long should flowers live? *Nature* 371: 788-791.
- Beattie, A.J., D.E. Breedlove y P.R. Ehrlich. 1973. The ecology of the pollinators and predators of *Frasera speciosa*. *Ecology* 54: 81-91.
- Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.
- Benseler, R.W. 1975. Floral biology of California bukceye. *Madroño* 23: 41-53.
- Bertness, M.D. y S.W. Shumway. 1992. Consumer driven pollen limitation of seed production in marsh grasses. *American Journal of Botany* 79: 288-293.
- Black, J.N. 1957. The early vegetative growth of three strains of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) in relation to size of seed. *Australian Journal of Agricultural Research* 8: 1-14.

- Bradbury, D. 1929. A comparative study of the developing and aborting fruits of *Prunus cerasus*. *American Journal of Botany* 16: 525-542.
- Breedlove, D.E. y P.R. Ehrlich. 1968. Plant-herbivore coevolution: lupines and Lycaenids. *Science* 162: 671-672.
- Brody, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78: 1624-1631.
- Brunet, J. 1996. Male reproductive success and variation in fruit and seed set in *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Ecology* 77: 2458-2471.
- Burd, M. 1998. "Excess" flower production and selective fruit abortion: a model of potential benefits. *Ecology* 79: 2123-2132.
- Camacho, C.E. 1999. Demografía y movilidad de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la Reserva del Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Campbell, D.R. 1989a. Inflorescence size: test of the male function hypothesis. *American Journal of Botany* 76: 730-738.
- Campbell, D.R. 1989b. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334.
- Campbell, D.R. 1991. Effects of floral traits on sequential components of fitness in *Ipomopsis aggregata*. *American Naturalist* 137: 713-737.
- Campbell, D.R., N.M. Waser y M.V. Price. 1996. Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 77: 1463-1472.
- Campbell, D.R., N.M. Waser, M.V. Price, E.A. Lynch y R.J. Mitchell. 1991. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45: 1458-1467.
- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium 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. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* 92: 405-409.

- Carrillo, T.C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. U.N.A.M., México. 177 pp.
- Carter, W. 1939. Injuries to plants caused by insect toxins. *The Botanical Review* 5: 273-326.
- 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.
- Cockshull, K.E. y A.P. Hughes. 1968. Accumulation of dry matter by *Chrysanthemum morifolium* after flower removal. *Nature* 217: 979-980.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press, Berkeley. 437 pp.
- Creswell, J.E. y C. Galen. 1991. Frequency-dependent selection and adaptive surfaces for floral character combinations: the pollination of *Polemonium viscosum*. *American Naturalist* 138: 1342-1353.
- Cunningham, S.A. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptronyx ghesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* 82: 1527-1536.
- Daugherty, D.M., M.H. Neustadt, C.W. Gehrke, L.E. Cavanah, L.F. Williams y D.E. Green. 1964. An evaluation of damage to soybeans by brown and green stink bugs. *Journal of Economic Entomology* 57: 719-722.
- Diggle, P.K. 1994. The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae): phenotypic plasticity and ontogenetic contingency. *American Journal of Botany* 81: 1354-1365.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. Pp. 141-165. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Dyer M.I. y U.G. Bokhari. 1976. Plant-animal interactions: studies of the effects of grasshopper grazing on blue grama grass. *Ecology* 57: 762-772.
- Eckhart, V.M. 1991. The effects of floral display on pollinator visitation vary among populations of *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Evolutionary Ecology* 5: 370-384.
- Ehrlén, J. 1991. Why do plants produce surplus flowers? A reserve-ovary model. *American Naturalist* 138: 918-933.
- Emms, S.K. 1993. Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation. *American Journal of Botany* 80: 914-923.

- English-Loeb, G.M. y R. Karban. 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia* 89: 588-595.
- Evans, E.W., C.C. Smith y R.P. Gendron. 1989. Timing of reproduction in a prairie legume: seasonal impacts of insects consuming flowers and seeds. *Oecologia* 78: 220-230.
- Figueroa-Castro, D.M. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas del Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Figueroa-Castro, D.M., Z. Cano-Santana y E. Camacho-Castillo. 1998. Producción de estructuras reproductivas y fenología reproductiva de cinco especies de compuestas en una comunidad xerófila. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 63: 67-74.
- Galen, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43: 882-890.
- Galen, C. 1992. Pollen dispersal dynamics in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 46: 1043-1051.
- Galen, C. 1996. Rates of floral evolution: adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 50: 120-125.
- Galen, C. 1999. Flowers and enemies: predation by nectar-thieving ants in relation to variation in floral form of an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 85: 426-434.
- Galen, C. y M.E.A. Newport. 1987. Bumble bee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 74: 20-23.
- García, E. 1964. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. García, México. 71 pp.
- Garrish, R.S. y T.D. Lee. 1989. Physiological integration in *Cassia fasciculata* Michx.: inflorescence removal and defoliation experiments. *Oecologia* 81: 279-284.
- Golding, F.D. 1945. Fruit-piercing Lepidoptera in Nigeria. *Bulletin of Entomological Research* 36: 181-184.
- Gruber, J. y F. Bangerth. 1990. Diffusible IAA and dominance phenomena in fruits of apple and tomato. *Physiologia Plantarum* 79: 354-358.
- Harder, L.D. 1983. Flower handling efficiency of bumble bees: morphological aspects of probing time. *Oecologia* 57: 274-280.

- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres. 892 pp.
- Harper, J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.
- 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.
- Hemborg, A.M. y L. Després. 1999. Oviposition by mutualistic seed-parasitic pollinators and its effects on annual fitness of single- and multi- flowered host plants. *Oecologia* 120: 427-436.
- Hendrix, S.D. 1979. Compensatory reproduction in a biennial herb following insect defloration. *Oecologia* 42:107-118.
- Hendrix, S.D. 1984. Reactions of *Heracleum lanatum* to floral herbivory by *Depressaria pastinacella*. *Ecology* 65:191-197.
- Hendrix, S.D. 1987. Floral herbivores and the Apiaceae: antagonistic or mutualistic interactions? *American Journal of Botany* 74: 642.
- Hendrix, S.D. y E.J. Trapp. 1981. Plant-herbivore interactions: insect induced changes in host plant sex expression and fecundity. *Oecologia* 49: 119-122.
- Hendrix, S.D. y E.J. Trapp. 1989. Floral herbivory in *Pastinaca sativa*: do compensatory responses offset reductions in fitness? *Evolution* 43:891-895.
- 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.
- Holtsford, T.P. 1985. Nonfruiting hermaphroditic flowers of *Calochortus leichtlinii* (Liliaceae): potential reproductive functions. *American Journal of Botany* 72: 1687-1694.
- Ibañez, B.S. y C. Martínez. 1994. *Artrópodos con Importancia en Salud Pública. Vol. I. Generalidades*. INDRE, SSA, México. 234 pp.
- Inouye, D.W. 1982. The consequences of herbivory: a mixed blessing for *Jurinea mollis* (Asteraceae). *Oikos* 39: 269-272.
- Islam, Z. y M.J. Crawley. 1983. Compensation and regrowth in ragwort (*Senecio jacobea*) attacked by cinnabar moth (*Tyria jacobaeae*). *Journal of Ecology* 71: 829-843.

- Jameson, D.J. 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review* 29: 532-594.
- Janzen, D.H. 1971. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. *Ecology* 52: 964-979.
- Janzen, D.H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *American Naturalist* 111: 365-371.
- Johnson, S.G., L.F. Delph y C.L. Elderkin. 1995. The effect of petal-size manipulation on pollen removal, seed set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana*. *Oecologia* 102: 174-179.
- Johnston, M.O. 1991. Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution* 45: 1468-1479.
- Jones, S.B. 1988. *Sistemática Vegetal*. McGraw-Hill, México. 536 pp.
- Karban, R. 1986. Interspecific competition between folivorous insects on *Erigeron glaucus*. *Ecology* 67: 1063-1072.
- Karban, R. y S.Y. Strauss. 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology* 74: 39-46.
- 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.
- Kozlowsky, T.T. y T. Keller. 1966. Food relations of woody plants. *Botanical Review* 32: 293-382.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia*. Harla, México. 753 pp.
- Kron, P., S.C. Stewart y A. Back. 1993. Self-compatibility, autonomous self-pollination, and insect-mediated pollination in the clonal species *Iris versicolor*. *Canadian Journal of Botany* 71: 1503-1509.
- Krupnick, G.A. 1996. The dimensions of floral herbivory: direct and indirect effects of *Meligethes rufimanus* on the male and female reproductive success of *I. arborea*. Tesis de doctorado, Universidad de California.

- Krupnick, G.A. y A.E. Weis. 1998. Floral herbivore effect on the sex expression of an andromonoecious plant, *Isomeris arborea* (Capparaceae). *Plant Ecology* 134: 151-162.
- Krupnick, G.A. y A.E. Weis. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 135-149.
- Krupnick, G.A., A.E. Weis y D.R. Campbell. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 125-134.
- Lee, T.D. y F.A. Bazzaz. 1980. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant *Abutilon theophrasti*. *Journal of Ecology* 68: 813-821.
- LePelley, R.H. 1942. The food and feeding habits of *Antestia* in Kenya. *Bulletin of Entomological Research* 33: 71-89.
- Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower- and seed-feeding insects. *Journal of Ecology* 70: 43-53.
- Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64: 511-521.
- Louda, S.M. y M.A. Potvin. 1995. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* 76:229-245.
- Lovett-Doust, J. y P.B. Cavers. 1982. Sex and gender dynamics in jack-in-the-pulpit, *Arisaema triphyllum* (Araceae). *Ecology* 63: 797-808.
- Lowenberg, G.J. 1994. Effects of floral herbivory on maternal reproduction in *Sanicula arctopoides* (Apiaceae). *Ecology* 75: 359-369.
- Lowenberg, G.J. 1997. Effects of floral herbivory, limited pollination, and intrinsic plant characteristics on phenotypic gender in *Sanicula arctopoides*. *Oecologia* 109: 279-285.
- Mann, L.K. y J. Robinson. 1950. Fertilization, seed development, and fruit growth as related to fruit set in the cantaloupe (*Cucumis melo* L.). *American Journal of Botany* 37: 685-697.
- Marshall, D.L. 1982. The nature and consequences of variation in the components of yield in *Sesbania macrocarpa*, *S. drummondii*, and *S. vesicaria*. Tesis de doctorado, Universidad de Texas.
- Marshall, D.L.; D.A. Levin y N.L. Fowler. 1985. Plasticity in yield components in response to fruit depredation and date of fruit initiation in three species of *Sesbania* (Leguminosae). *Journal of Ecology* 73: 71-81.

- May, P.G. y E.E. Spears. 1988. Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae). *American Journal of Botany* 75: 1830-1841.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113: 691-703.
- McNaughton, S.J. 1983a. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S.J. 1983b. Physiological and ecological implications of herbivory. Pp. 657-677. En: Lang, O.L. y P.S. Nobel (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12C. Springer-Verlag, Berlin.
- Miller, N.C.E. 1932. Observations on *Melamphaus faber*, F. (Hem., Pyrrhocoridae) and descriptions of early stages. *Bulletin of Entomological Research* 23: 195-201.
- Mothershead, K. y R.J. Marquis. 2000. Fitness impact of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40.
- Motten, A.F. 1982. Autogamy and competition for pollinators in *Hepatica americana* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 69: 1296-1305.
- Mutikainen, P. y A. Ojala. 1993. Simulated herbivory and air pollution: growth and reproduction of an evergreen dwarf shrub, *Empetrum nigrum*. *Acta Oecologica* 14:771-780.
- Nakamura, R.R. 1986. Maternal investment and fruit abortion in *Phaseolus vulgaris*. *American Journal of Botany* 73:1049-1057.
- 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.
- Nickel, J.L. 1958. Agricultural insects of the Paraguayan Chaco. *Journal of Economic Entomology* 51: 633-637.
- Owen, D.F. 1980. How plants may benefit from the animals that eat them. *Oikos* 35: 230-235.
- Owen, D.F. y R.G. Wiegert. 1982. Beating the walnut tree: more on grass/grazer mutualism. *Oikos* 39: 115-116.
- Paige, K.N. y T.G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129: 407-416.

- Pellmyr, O. y C.J. Huth. 1994. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature* 372: 257-260.
- Phillips, J.S. 1940. Immature nutfall of coconuts in the Solomon islands. *Bulletin of Entomological Research* 31: 295-316.
- Pianka, E.R. 1978. *Evolutionary Ecology*. Harper y Row, Nueva York. 397 pp.
- Pilson, D. 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia* 122: 72-82.
- Primack, R.B. y D.G. Lloyd. 1980. Andromonoecy in the New Zealand montane shrub manuka, *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *American Journal of Botany* 67: 361-368.
- 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.
- Rathcke, B. y L. Real. 1993. Autogamy and inbreeding depression in mountain laurel, *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *American Journal of Botany* 80: 143-146.
- Regal, P.J. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196: 622-629.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- Richter, K.S. y A.E. Weis. 1995. Differential abortion in the yucca. *Nature* 376: 557-558.
- 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 Ángel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas I.P.N.* 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.
- Schoen, D.J. 1982. The breeding system of *Gilia achilleifolia*: variation in floral characteristics and outcrossing rate. *Evolution* 36: 352-360.

- 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.
- Shykoff, J.A., E. Bucheli y O. Kaltz. 1997. Anther smut disease in *Dianthus silvester* (Caryophyllaceae): natural selection on floral traits. *Evolution* 51: 383-392.
- 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.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf (eds.). 1995. *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Freeman, Nueva York. 887 pp.
- Solomon, B.P. 1985. Environmentally influenced changes in sex expression in an andromonoecious plant. *Ecology* 66: 1321-1332.
- Sorensen, P.D. 1969. Revision of the genus *Dahlia* (Compositae, Heliantheae-Coreopsidinae). *Rhodora* 71: 309-416.
- Stanton, M.L. y R.E. Preston. 1988a. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 75: 528-539.
- Stanton, M.L. y R.E. Preston. 1988b. A qualitative model for evaluating the effects of flower attractiveness on male and female fitness in plants. *American Journal of Botany* 75: 540-544.
- Stanton, M.L., A.A. Snow, S.N. Handel y J. Berezky. 1989. The impact of a flower-color polymorphism on matting patterns in experimental populations of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.). *Evolution* 43: 335-346.
- Stephenson, A.G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 57-64.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- Stephenson, A.G. 1984. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). *Ecology* 65: 113-121.
- Stephenson, A.G. y J.A. Winsor. 1986. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* 40: 453-458.

- 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.
- Tamas, J.A., D.H. Wallace, P.M. Ludford y J.L. Ozbun. 1979. Effect of older fruits on abortion and abscisic acid concentration of younger fruits in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiology* 64: 620-622.
- 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.
- van der Meijden, E. y R.E. van der Waals-Kooi. 1979. The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system. I. Reproductive strategy and the biennial habit. *Journal of Ecology* 67: 131-153.
- vanSteveninck, R.F.M. 1957. Factors affecting the abscission of reproductive organs in yellow lupines (*Lupinus luteus* L.). *Journal of Experimental Botany* 8: 373-381.
- Wallace, D.D. y D.J. O'Dowd. 1989. The effect of nutrients and inflorescence damage by insects on fruit-set by *Banksia spinulosa*. *Oecologia* 79: 482-488.
- Waser, N.M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. Pp. 241-285. En: *Pollination Biology*. Academic Press, Londres.
- Whitham, T.G. y S. Mopper. 1985. Chronic herbivory: impacts on architecture and sex expression on pinyon pine. *Science* 228: 1089-1091.
- Willson, M.F. y R.I. Bertin. 1979. Flower-visitors, nectar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. *Canadian Journal of Botany* 57: 1380-1388.
- Willson, M.F. y P.W. Price. 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31: 495-511.
- Wolfe, L.M. 1987. Inflorescence size and pollinaria removal in *Asclepias curassavica* and *Epidendrum radicans*. *Biotropica* 19: 86-89.
- Woronecki, P.P., R.A. Stehn y R.A. Dolbeer. 1980. Compensatory response of maturing corn kernels following simulated damage by birds. *Journal of Applied Ecology* 17: 737-746.
- Young, H.J. y M.L. Stanton. 1990. Influences of floral visitation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71:536-547.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Nueva Jersey. 718 pp.

Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: pre-dispersal seed predation. *Ecology* 61: 502-506.