



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Ecología de la relación entre las arañas Thomisidae y las inflorescencias de Dahlia coccinea (Asteraceae).

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

BIOLOGO

PRESENTA:

DIEGO CARMONA MORENO BELLO



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

Director de tesis:

Dr. Zenón Cano Santana



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

2004



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Ecología de la relación entre las arañas Thomisidae y
las inflorescencias de Dahlia coccinea (Asteraceae)."

realizado por Diego Carmona Moreno-Bello

con número de cuenta 09518722-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de:
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de Tesis

Propietario Dr. Zenón Cano Santana

Propietario Dr. Eduardo Morales Gillaumin

Propietario Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses

Suplente M. en C. Dulce María Figueroa Castro

Suplente M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez-Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Para mi abuelita con amor

“Si se detiene unos minutos a observar la disposición de los pájaros, uno en relación con el otro, el señor Palomar se siente preso en una trama cuya continuidad se extiende uniforme y sin brechas, como si también el formara parte de ese cuerpo en movimiento compuesto de centenares y centenares de cuerpos separados, pero cuyo conjunto constituye un objeto unitario, como una nube o una columna de humo o un surtidor, algo que aún en la fluidez de su sustancia alcanza en la forma una solidez propia. Pero basta que siga con la mirada una sola ave para que la disociación de los elementos vuelva a tomar la delantera y entonces la corriente que lo transportaba, la red que lo sostenía se disuelven y el efecto es de vértigo en la boca del estómago”.

Italo Calvino, Palomar, la invasión de los estorninos.

I'll find a place somewhere in the corner
I'm gonna waste the rest of my days
Just watching patiently from the window
Just waiting, season change, someday,
My dreams will pull you through that garden gate.

Brian Eno, Another Green World, 1975

ÁRBOL

Dos casi juntos,
Verdes colores
Miran nacer sus frutos.

Alejandra Carmona

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todos aquellos que aportaron una célula haploide, un cachito de espíritu, de sabiduría y materialidad a mi desarrollo.

En este estadio de vida por el que atravieso quisiera agradecer a mis sinodales. Gracias al Dr. Eduardo Morales por haber sugerido ideas y conceptos interesantes que matizan este trabajo y que no dejarán de pulular cual abejorro por mi mente. Gracias a la Dra. Gabriela Castaño por haberse adentrado en mi cabeza, como buena hormiguita, sugiriéndole más parsimonia. Gracias a la M. en C. Dulce Figueroa Castro por emocionarse con las dalias y sus chismes, es bueno tener alguien que conoce los mismos colores zumbidos olores y maldiciones que en el campo inhalamos. Gracias al M. en C. Iván Castellanos por sus sangrientos latigazos y por sus comentarios apuñalados en mi tesis, que indudablemente la mejoraron y curtieron mi piel. Gracias al Dr. Johansen y Aurea Mújica, al Biol. Rafael Gaviño y al Lab. de Microartrópodos. Por otro lado agradezco a los profesores Dr. Jorge Meave, Dra. Silvia Castillo, Dra. Tere Valverde, Dra. Consuelo Bonfil y especialmente a la M. en C. Irene Pisanty (entrañable amiga) por haber creado un ambiente académico que impulsó mi crecimiento y me permitió sumergirme en el que hacer del científico, del ecólogo y del intelecto; realmente disfrute de las elevadas discusiones que se dieron en el Taller de Ecología y Manejo de Recursos de la Zona Centro de México.

Agradezco al profesor Andrés Porta y a Leti en quienes encontré un apoyo incondicional para que, en general, a los estudiantes nos vaya bien en la odisea que es titularse. Agradezco al programa de PROBETEL por haber apoyado y presionado a mi alma para terminar esta tesis. También quiero darles las gracias a amigos que me ayudaron en mis muestreos de campo como al Andrés, a la Itzia, a Tania, a Iván, a Dulce, a Erick, a Brian, al Germán, a Esteban, al Marcos y finalmente a Marusia por haber saltado conmigo entre las dalias. También le doy las gracias a amigos como Chucho-cigarro-coca, Paola, Isadora, al Cristóbal, Ramón, Ameli, Anaid, a Lusijaji, a la familia Aure Armando Oscar, al G...pepe, al gran David, y de nuevo al Germán y a muchos más amigos con los que disfruto debrayar y perderme en ideas y risas. Y también enormes gracias al Julu adulto por cederme sus horas de chat y permitirme trabajar en su nicho nocturno, además de darme

enormes ayudas en el procesamiento de imágenes y cibeyudas múltiples y ser una “sí padre” y divertida cuñada.

Agradezco eternamente a mi padre por haber dejado en mi el olor de la tierra húmeda y los colores y los sonidos del campo y lo horrible de estar encerrado en un cubículo, lo que en combinación me orilló a querer siempre estar afuera. A mi madre por hermosa y por enseñarme a crecer en muchas direcciones. A mi hermana porque para ubicarse se necesita un némesis, así que por ser una hermosa némesis y extraña buena amiga. No le doy gracias pero sí la bienvenida a alguien hermoso/a que va a ser bien querido/a (no es mío!!!). Finalmente quiero agradecer al Biol. Arcadio Ojeda por continuar la tarea de mi padre al perfumar mi mente con esencias naturales tarea que ahora fue realizada por mi entrañable amigo, el Dr. Zenón Cano Santana que junto con Italo Calvino potenció mi visión estética de la naturaleza así como mi compasión por las experiencias naturales gracias a su pasión, capacidad de asombro y gran calidad de ser humano. A mi Mariana-Suricata todo por ser todo mil gracias.

Índice

RESUMEN.....	I
I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Los efectos indirectos.....	1
1.1.1. Consecuencias de los efectos indirectos.....	5
1.1.2. Estudio de los efectos indirectos.....	6
1.2. Las cascadas tróficas.....	7
1.3. Ecología de los tomísidos.....	8
1.4. La coloración de los tomísidos.....	9
1.5. Selección de hábitat de los tomísidos y otros depredadores asociados a flores.....	10
1.6. Efecto de los depredadores asociados a flores.....	13
1.7. El sistema <i>Dahlia coccinea</i> -visitadores florales-tomísidos.....	15
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	17
III. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO.....	19
3.1. Sitio de estudio.....	19
3.2. Sistema de estudio.....	21
3.2.1. <i>Dahlia coccinea</i>	21
3.2.2. Los tomísidos.....	22
3.2.3. Los trips.....	24
IV. MÉTODOS.....	25
4.1. Historia natural.....	25
4.2. Uso y selección de hábitat.....	25
4.2.1. Muestreos de campo.....	25
4.2.2. Densidad de capítulos y oferta de cabezuelas de distinto color ligular.....	78
4.2.3. Niveles de infestación, densidad de tomísidos y proporción sexual.....	28
4.2.4. Análisis de uso de hábitat.....	29
4.2.5. Selección de hábitat.....	30
4.3. Abundancia de trips y edad de las inflorescencias.....	31
4.4. Efecto de los tomísidos sobre la producción de aquenios por cabezuela.....	31
4.5. Experimento de adición de hembras de <i>Misumenoides annulipes</i>	32
4.6. Variación diurna de las actividades depredatorias.....	32
V. RESULTADOS.....	34
5.1. Historia natural de los tomísidos.....	33
5.2. Densidad de capítulos y oferta de color.....	35
5.3. Niveles de infestación y densidad de tomísidos.....	36
5.4. Probabilidad de encuentro y proporción sexual.....	36
5.5. Tamaño corporal.....	39
5.6. Abundancia de trips y edad de inflorescencias.....	40
5.7. Presencia de tomísidos y abundancia de trips.....	41
5.8. Temperatura.....	41
5.9. Uso de capítulos florales en función de la altura.....	42
5.10. Preferencia de capítulos florales de distinto color ligular.....	45
5.11. Uso de cabezuelas de distinto tamaño.....	46
5.11.1. Longitud ligular.....	46
5.11.2. Diámetro del disco floral.....	47

5.12. Ubicación de las arañas en la cabezuela floral.....	48
5.13. Uso de capítulos en función de la edad.....	49
5.14. Selección de hábitat.....	50
5.15. Efecto de la presencia de los tomísidos en la producción de aquenios.....	52
5.16. Variación diurna de la actividad depredatoria.....	53
VI. DISCUSIÓN.....	54
6.1. Variación temporal en la densidad de capítulos.....	54
6.2. Densidad de tomísidos, probabilidad de encuentro y proporción sexual.....	54
6.3. Uso y selección de hábitat.....	55
6.3.1. Color ligular.....	55
6.3.2. Altura y distancia a la punta de la planta.....	56
6.3.3. Tamaño de las cabezuelas.....	56
6.3.4. Edad de las cabezuelas.....	57
6.3.5. Posición en la cabezuela.....	57
6.4. Actividad depredatoria de los tomísidos.....	58
6.5. Efecto de la presencia de tomísidos en la producción de aquenios.....	58
6.6. Bondad de los métodos.....	59
6.7. Conclusiones y perspectivas.....	61
LITERATURA CITADA.....	65

Carmona-MB, D. 2004. Ecología de la relación entre las arañas Thomisidae y las inflorescencias de *Dahlia coccinea* (Asteraceae). Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México 73 pp.

RESUMEN

En el presente trabajo se estudió la interacción ecológica que sostienen las arañas de la Familia Thomisidae y las inflorescencias de *Dahlia coccinea* (Asteraceae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Se identificaron tres especies de tomísidos asociados a los capítulos de *D. coccinea*: *Misumenops decorus* (Banks, 1898), *Misumenoides annulipes* (O.Pickard-Cambridge, 1891) y *Synema parvulum* (Hentz, 1847) la cual fue excluida del análisis por haberse registrado una sola vez. Se hicieron observaciones de campo para determinar el uso y la selección de hábitat por parte de *M. decorus* y *M. annulipes*, considerando la edad del capítulo, el color de las lígulas, la longitud ligular, el diámetro del disco floral, la altura de la planta, la altura de los capítulos en los que las arañas se encontraban presentes, la ubicación en la inflorescencia y el daño ligular. También se registró la densidad y el nivel de infestación de estas especies. Posteriormente, se analizó el efecto de la presencia de estas arañas, en especial de *M. annulipes*, sobre la producción de aquenios por cabezuela de *D. coccinea*. A la par de estos estudios se registraron eventos de la historia natural de ambas especies de tomísidos y del sistema en general. Se encontró que ambas especies se alimentaban fundamentalmente de trips mientras que la alimentación a base de abejas o abejorros era poco frecuente. Se identificaron las especies de trips asociadas a *D. coccinea*: *Frankliniella simplex* (Priesner), *F. minuta* (Moulton, 1907) y *F. occidentalis* (Pergande, 1895). Por último, se estudió la relación entre la presencia de *M. decorus* y *M. annulipes* en la abundancia de trips en capítulos de *D. coccinea*. Ambas especies de tomísidos usaron y seleccionaron de la misma manera el hábitat, basándose fundamentalmente en la edad de las cabezuelas de *D. coccinea*. La presencia de los tomísidos no afectó la abundancia de trips en los capítulos y, a pesar de no haber sido correlacionada la abundancia de éstos con la de los trips, se observaron patrones similares de colonización de los capítulos de *D. coccinea* en términos de su edad, encontrándose de manera general, una preferencia tanto de los tomísidos como de los trips por asentarse en capítulos de tres a cinco días de edad. Por otro lado, la presencia de los tomísidos, en general, así como la presencia de las hembras de *M. annulipes*, en particular, no afectó la producción de aquenios de *D. coccinea*. Se sugiere que el impacto que tienen los tomísidos con los capítulos de *D. coccinea* es débil debido a los bajos niveles de infestación, a una dieta basada fundamentalmente en trips, a una reducción de la presión de depredación relacionada con el tiempo de saciamiento, a una dependencia del tamaño corporal para atrapar a polinizadores de gran talla, a una alta vagilidad y un corto periodo de asentamiento en los capítulos.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Los efectos indirectos

En este trabajo se contempla que la interacción entre los tomísidos y los capítulos de *Dahlia coccinea* debe ser referida al marco teórico de los efectos indirectos, ya que la presencia de los tomísidos puede modificar de manera indirecta, la adecuación de *D. coccinea* al afectar la interacción que tienen los visitantes florales (polinizadores o herbívoros florales) con tales estructuras. Es por ello que en este capítulo se tratarán tales efectos.

Las interacciones interespecíficas, tales como la competencia, la depredación y el mutualismo, pueden propagarse a través de cadenas de tres o más especies al interior de una comunidad (Morin, 1999). Los efectos indirectos se definen como aquellos que ocurren cuando una especie *donadora* influye sobre una segunda especie, la *transmisora* y ésta a su vez sobre una tercera, la *receptora* (Abrams, 1987; Wootton, 1994a; Morin, 1999).

A pesar de no haber una terminología aún aceptada para referirse a la gran variedad de tipos de efectos indirectos, Wootton (1994a) definió dos mecanismos generales que dan lugar a éstos: (a) *las interacciones en cadena* y (b) *la modificación de interacciones* (Fig. 1.1). *El efecto indirecto por interacción en cadena* (Fig. 1.1a) se refiere a aquél que se transmite de una especie a otra debido únicamente a cambios en las densidades poblacionales de una o más especies intermediarias. Un ejemplo de este tipo de efecto indirecto es la competencia por explotación, cuando una especie reduce la abundancia de su presa la cual es compartida con otro depredador (Fig. 1.2b). *La modificación de interacciones* (Fig. 1.1b), por su parte, se refieren a que la variación en la abundancia de una especie puede, indirectamente, afectar la abundancia de una segunda especie al cambiar el tipo de interacción entre la segunda y una tercera especie. Por ejemplo, si se incrementa la densidad vegetal se puede incrementar indirectamente la abundancia de animales sujetos a depredación al permitirles esconderse de sus depredadores y disminuir la probabilidad de encuentro, por lo tanto, la intensidad de la interacción depredador-presa cambia.

Los efectos indirectos también han sido visualizados como efectos que pueden surgir por cambios en alguna variable física o química (Strauss, 1991; Wootton, 1994a).

Por ejemplo, la actividad de forrajeo de un pez puede cambiar el régimen de sedimentación en algún arroyo, teniendo un impacto negativo en los invertebrados o en las algas (Flecker, 1992; Pringle *et al.*, 1993).

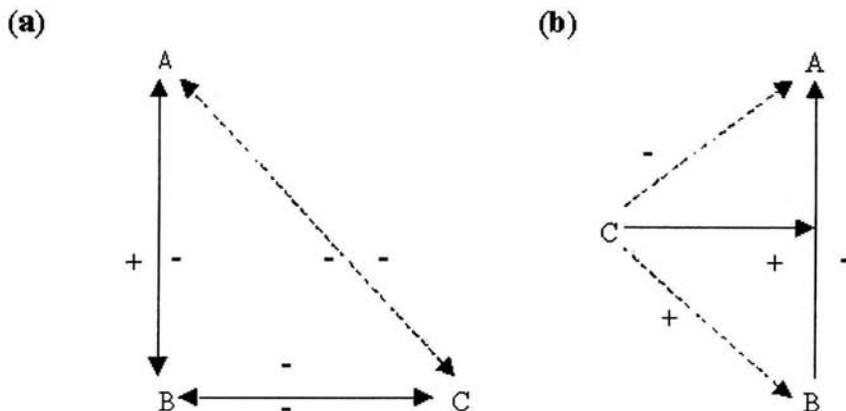


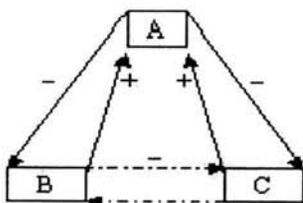
Figura 1.1. Representación gráfica de dos mecanismos que dan lugar a los efectos indirectos de acuerdo con Wootton 1994a. (a) Efecto indirecto por interacción en cadena: la especie C reduce la abundancia de la especie A al afectar la abundancia de la especie B. (b) Modificación de interacciones: la especie C indirectamente afecta a la especie A al modificar la manera en como las especies A y B interactúan. Las líneas punteadas denotan una interacción indirecta, mientras que las líneas continuas representan interacciones directas. Los círculos denotan la abundancia de las especies. +/- indica una interacción de depredación beneficiando a aquel que apunta la flecha, -/+ indica una interacción de competencia que afecta a aquellos a los que las flechas apuntan.

Según Wootton (1994a) y Morin (1999) los efectos indirectos que más han sido investigados son: (1) la competencia aparente, (2) la competencia por explotación, (3) las interacciones en cascadas tróficas, (4) el mutualismo indirecto por interferencia y por explotación, (5) el comensalismo indirecto, y (6) las interacciones de orden superior.

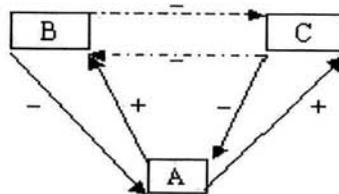
La competencia aparente ocurre cuando dos presas comparten un mismo depredador (Holt, 1977). En este caso, un incremento en la presa A causa un aumento del depredador y, consecuentemente, la abundancia de la presa B disminuye debido al incremento en la presión de depredación (ver Fig. 1.2a). La competencia por explotación, tiene lugar cuando una especie reduce indirectamente el tamaño poblacional de una segunda, al disminuir la abundancia de un recurso compartido (ver Fig. 1.2b). Las interacciones en cascadas tróficas son los efectos mediados por interacciones entre recursos y consumidores, y suele

asumirse que hay un mutualismo entre los depredadores y los productores primarios (Fig. 1.2c). El mutualismo indirecto ocurre cuando una especie **A** reduce la abundancia de una especie **B** la cual compite con una especie **C**, que al ser liberada parcial o totalmente de la presión de competencia aumenta su abundancia y consecuentemente la abundancia de su depredador (especie **D**). El mutualismo indirecto se presenta solo si esto ocurre en ambas direcciones, beneficiando tanto a la especie **A** como a la **D** (Fig. 1.2e). Se puede distinguir el mutualismo por interferencia del de explotación dependiendo del tipo de competencia que se presente entre las especies **B** y **C**. El comensalismo indirecto considera un esquema similar al del mutualismo indirecto pero, en este caso, los beneficios que tienen las especies **D** y **A** no son recíprocos. Finalmente, las interacciones de orden superior han sido usadas para describir cambios funcionales en la interacción entre dos especies mediada por una tercera siendo, según Wootton (1993), similares a las interacciones modificadoras. También han sido evocadas cada vez que un modelo basado en las interacciones de un subgrupo de especies ha fallado al predecir la dinámica de una comunidad completa (Abrams, 1983; Morin *et al.*, 1988; Wilbur y Fauth, 1990). Varios autores (Case y Bender, 1981; Billick y Case, 1994) mencionan que cuando dos especies interactúan se pueden estimar los coeficientes de la interacción, tales como coeficientes de competencia o tasa de ataque en términos de la función de respuesta. Usualmente estos coeficientes son propiedades particulares de la interacción, la cual se puede modificar al adicionar a una tercera especie; al cambio de estos coeficientes de interacción por la adición de una o más especies se le conoce como interacción de orden superior.

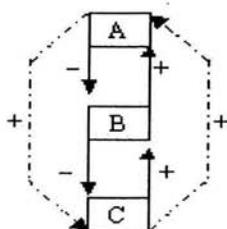
a) Competencia aparente



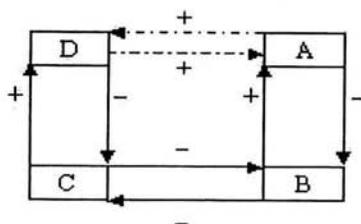
b) Competencia por explotación



c) Cascada trófica



d) Mutualismo indirecto por interferencia



e) Mutualismo indirecto por explotación

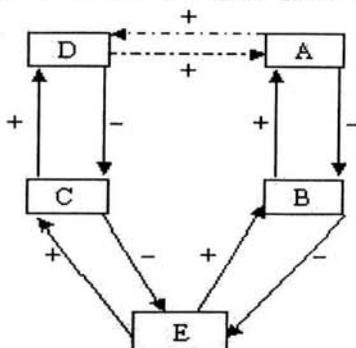


Figura 1.2. Representaciones gráficas de tipos de interacciones indirectas. Diferentes letras denotan diferentes especies. Las líneas punteadas denotan efectos indirectos mientras que las líneas continuas denotan efectos directos. El comensalismo indirecto puede darse en cualquier tipo de modelo mutualista (d, e) e incluso en las cascadas tróficas (c) siempre y cuando la interacción de dependencia y beneficio este desbalanceada. Adaptado de Wootton (1994a) y de Morin (1999).

1.1.1. *Consecuencias de los efectos indirectos.* Los estudios sobre los distintos tipos de efectos indirectos (Fig. 1.2) han servido para entender cómo diferentes tipos de relaciones entre especies afectan la ecología y la evolución de las interacciones. El hecho de que muchas de estas interacciones sean multiespecíficas y asimétricas, evidencian nuevos patrones ecológicos, que nos encaminan a postular que los efectos indirectos son *las unidades de interacciones evolutivas de una comunidad* (Strauss, 1991; Thompson, 1994).

Debido a que muchas de las interacciones que se dan al interior de una comunidad son multiespecíficas, asimétricas o no recíprocas los conceptos de coevolución sugeridos por varios autores (Ehrlich y Raven, 1964; Roughgarden, 1976; Janzen, 1980; Futuyma y Slatkin, 1983; en Oyama, 1999) se debilitan, ya que contemplan a la coevolución como un fenómeno entre dos especies que tienen efectos recíprocos y simultáneos.

Thompson (1994) discute que los efectos indirectos han sido ligados a los términos de coevolución multiespecífica, coevolución de gremios o coevolución difusa y que una propiedad de estos conceptos es el supuesto de que las unidades evolutivas de una interacción evolucionarán más en sistemas más complejos. Según este autor, uno de los mayores problemas que tienen los biólogos evolutivos es determinar el límite que evite llegar a teorías extremas como la de Gea (mejor conocida como Gaia). Sin embargo, este problema no es mayor al que se enfrentan aquéllos que quieren establecer los límites de los efectos mediados por un gen al considerar pleiotropías, epigenes y ramificaciones heterocrónicas.

Diversos autores (Paine, 1980; Vandermeer, 1980; Wilson, 1986; Higashi y Patten, 1989; D, Futuyma, com. pers.) sugieren que los efectos indirectos son muy importantes tanto en términos ecológicos como evolutivos, ya que pueden constituir el proceso más importante que determina el éxito de las especies. Wilson (1986), por ejemplo, sostiene que las especies pueden estar adaptadas no sólo a alimentarse eficientemente y a protegerse de los depredadores sino también a modificar a la comunidad de tal manera que las asas de retroalimentación les sean benéficas.

Junto con las interacciones directas los efectos indirectos determinan la dinámica poblacional, la distribución y abundancia de las especies, afectando y moldeando la estructura de la comunidades repercutiendo a nivel ecosistemico sobre las concentraciones de nutrientes y los flujos de energía (Begon *et al.*, 1996, Morin, 1999). Los efectos

indirectos pueden afectar también el comportamiento o incluso la genética de las poblaciones receptoras del efecto, complicando la interpretación de los experimentos ecológicos (Morin, 1999). A pesar de los problemas que presenta el estudio de tales interacciones por su alto grado de complejidad, éstas proveen un enfoque indispensable para entender la complejidad de las comunidades naturales (Morin, 1999).

1.1.2. Estudio de los efectos indirectos. Para analizar los efectos indirectos se suele manipular especies que podrían tener efectos importantes sobre la estructura de la comunidad (especies clave) bajo el supuesto de que éstas tenderán a exhibir efectos indirectos fuertes (Strauss, 1991). Aunque muchos investigadores suelen considerar a las especies más abundantes como las que tienen interacciones fuertes, especies menos comunes pueden tener una influencia considerable sobre la estructura de la comunidad, es por ello que Wootton (1994a) aconseja tener un profundo conocimiento y entendimiento de la historia natural del sistema a analizar.

Muchos experimentos se han realizado por medio de la remoción y exclusión de especies ya que así se puede determinar el efecto de la abundancia de una especie en particular, sobre el resto de la comunidad, sin embargo, pocos investigadores han usado un gradiente de abundancia que va desde la ausencia hasta altas densidades (Strauss, 1991).

Bender *et al.* (1984) sugiere que si la remoción de una especie se mantiene por varias generaciones, se logran observar respuestas de la estructura de la comunidad mediadas tanto por efectos directos como por indirectos; sin embargo, esto no siempre se cumple.

Wootton (1994a) recomienda una técnica estadística conocida como análisis de trayectorias (*path analysis*) que permite determinar la importancia relativa de diferentes interacciones al interior de una comunidad (efectos indirectos vs efectos directos; Mitchell, 2001). Wootton (1994b) analizó, bajo esta óptica, el sistema de aves- *Leptasterias* sp.- *Nucella* sp.-*Pollicipes* sp.-*Mytilus* sp.-*Semibalanus* sp. de la zona intermareal rocosa de las costas de Washington y, mediante exclusiones y manipulaciones, formuló tres hipótesis alternativas de la dirección y causalidad de los efectos, las cuales fueron evaluadas con esta técnica, obteniendo como resultado un valor de devianza para cada interacción al interior del sistema aceptándose aquella hipótesis con mayor devianza. El análisis de trayectoria le permitió a Wootton (1994b) encontrar que las aves aumentaban la abundancia de *Nucella*

sp. al alimentarse de competidores de *Semibalanus* sp. (alimento preferido de *Nucella* sp.) tales como *Policipes* sp. y *Mytilus* sp.

1.2. Las cascadas tróficas

Las ideas de Hairston *et al.* (1960) y de Fretwell (1977) acerca de la importancia de la competencia y depredación como fuerzas reguladoras poblacionales a diferentes niveles tróficos evocan el fenómeno de las cascadas tróficas, sugiriendo la presencia de efectos indirectos. Sin embargo, el término de cascadas tróficas fue acuñado por Paine (1980) para describir cómo los efectos descendentes (i. e., “top-down”) que generan los depredadores, pueden afectar la abundancia de especies en niveles tróficos inferiores, no obstante, Murdoch (1966) señaló que los efectos indirectos se propagaban de manera ascendente (i. e.: “bottom-up”) al interior de múltiples niveles tróficos, a lo cual se le conoce con el nombre de efectos tri-tróficos cuando la interacción contiene tres niveles tróficos (Price *et al.*, 1980). Las fuerzas ascendentes se refieren a cómo la estructura de los niveles tróficos inferiores (disponibilidad de presas, abundancia, distribución y concentración de nutrientes) definen la estructura de los niveles superiores; mientras que las fuerzas descendentes se refieren al hecho de que la estructura (abundancia, biomasa, diversidad) de los niveles tróficos inferiores depende de los efectos de los consumidores de los niveles tróficos superiores (Begon *et al.*, 1996). Al considerar el efecto directo que tienen los carnívoros sobre los herbívoros se observa un mutualismo indirecto entre los carnívoros y los productores primarios (Pianka, 1994) debido a que los carnívoros disminuyen las actividades de consumo de los herbívoros sobre los vegetales, aumentando la adecuación de éstos, los que a su vez proporcionan recursos a las presas de los carnívoros. Las cascadas tróficas pueden presentar cadenas alimenticias de manera lineal en las cuales los efectos pasan directamente a otro nivel trófico; no obstante, desde el enfoque de las redes alimenticias reticuladas, se considera que estos efectos se dan de manera particular para cada especie, de tal manera que los efectos se presentan de manera difusa entre las especies adyacentes (Morin, 1999). Begon *et al.* (1996) critican la teoría de las fuerzas control por tratar de manera simplista a los productores primarios, a los herbívoros y a los carnívoros como unidades indiferenciadas, cuando puede presentarse heterogeneidad entre especies (especies de un mismo nivel trófico pueden estar limitadas por los recursos y otras por

depredadores), por haber heterogeneidad espacial (la relación de una especie con los recursos o con los depredadores variará de un sitio a otro) y por existir heterogeneidad temporal (las interacciones entre especies variarán en respuesta a las condiciones y circunstancias cambiantes).

1.3. Ecología de los tomísidos

Los Thomisidae, que en lo sucesivo se les llamará tomísidos, pertenecen a una Familia de arañas que usan a las flores como sitios de acecho, de tal manera que interactúan tanto con los insectos polinizadores como con los insectos herbívoros de partes florales (Gertsch, 1979; Morse, 1979). Estas arañas presentan un marcado dimorfismo sexual: las hembras son mucho más grandes (hasta de un orden de magnitud) que los machos (Fritz y Morse, 1985). Los tomísidos son generalistas y diurnos; razón por la cual dependen del sentido de la vista para ubicar su sitio de acecho y poder cazar (Foelix, 1996), aunque se ha registrado que *Misumena vatia* se alimenta durante la noche (Morse, 1981; Lokley *et al.*, 1989). Las principales presas de los tomísidos son abejorros, abejas y moscas (Morse, 1979, 1981, 1984, 1986a), aunque otros autores han registrado libélulas y mariposas (Lovell, 1915 citado en Lokley *et al.*, 1989). A pesar de que los tomísidos son generalistas, éstos eligen a su presa en función del tamaño, la ubicación espacial y temporal, la frecuencia de encuentro, así como la habilidad que posee la araña para capturarla (Morse, 1984). Ott *et al.* (1998) sugieren que la cercanía con la presa incrementa la probabilidad de captura. Morse (1984), por su parte, encontró que la mejor presa para *M. vatia* son los abejorros, ya que son los que más biomasa alimenticia le aportan. Este mismo autor calcula que si *M. vatia* se dedicase sólo a cazar abejorros en lugar de alternar con otras presas más pequeñas, su ganancia energética sería 8% más alta. Este autor argumenta que a *M. vatia* le conviene ser generalista ya que la disponibilidad de abejorros no es constante (Morse, 1984).

Los tomísidos aumentan su éxito como depredadores conforme se incrementa su experiencia (Bailey, 1985; Cloarec, 1991), pudiendo aumentar su repertorio de presas así como sus estrategias de ataque conforme incrementa su edad (Erickson y Morse, 1997; Morse, 1999a).

En términos de la reproducción de tomísidos se ha observado que *Misumena vatia* custodia a la bolsa de huevos e incluso hasta a las crías un mes después de que emergen, ya

que son blancos de parásitos y otros depredadores, en particular de himenópteros de la Familia Ichneumonidae, que buscan ovipositar en las crías de estas arañas (Morse, 1985). Evidentemente, el tamaño de la araña define la calidad de cuidado parental, es decir: las hembras de *M. vatia* más grandes repelen con mayor eficiencia el ataque de las avispa parasitoides, y por ello los ovisacos de las arañas pequeñas, a pesar de ser menos grandes y vistosos, sufren de mayores niveles de parasitismo (Morse, 1988a).

Se sabe que los géneros *Misumena*, *Misumenops* y *Misumenoides* tienden a alterar la morfología floral al unir los pétalos con su telaña formando una estructura cilíndrica (Ott *et al.*, 1998), se desconoce la función de esta estructura y apenas se está estudiando tal conducta; sin embargo, Schmalhofer (1999) y Reichert y Tracy (1975) sugieren que puede facilitar la termorregulación e incrementar las probabilidades de cacería. También se sugiere que esta conducta sirve como refugio para pernoctar y para evadir el ataque de arañas Salticidae o de avispa (Morse, 1981, 1989, 1992; Ott *et al.*, 1998).

Los Thomisidae poseen los mayores intervalos de tolerancia al estrés térmico. Schmalhofer (1999) encontró que *Misumenoides formosipes* muestra una actividad de comportamiento normal en el intervalo de temperaturas de los 2.2° C a los 48.2° C, mientras que *Misumenops asperatus* la presenta en el intervalo - 1.4° C y 45.1° C.

1.4. La coloración de los tomísidos

En el campo se han observado tomísidos con el opistosoma de color rosa, anaranjado, pardo, verde, amarillo o blanco (Schmalhofer, 1999). Algunas especies pueden presentar cambios de coloración dependiendo del color del sustrato en el que se encuentra, con el objetivo de pasar desapercibidos (Holl, 1987). Estos cambios son reversibles y se pueden presentar tanto en adultos como en juveniles, al menos en *Misumena vatia* (Schmalhofer, 2000). Se tienen registros de cambios de coloración en *Misumenoides formosipes*, *M. asperatus* y en las hembras de *Misumena vatia* (Schmalhofer, 2000).

Los cambios de color se han estudiado más profundamente en *Misumena vatia*. Se sabe que se producen por carecer de cromatóforos en la capa hipodermal y por tener una cutícula translúcida, lo que provoca un color blanco resultado de la reflexión de la luz causada por los cristales de guanina que se encuentran en el intestino que, al ser estimulado por la luz amarilla libera pigmentos amarillos a la hipodermis (Schmalhofer, 2000).

Schmalhofer (2000) observó que en los tomísidos juveniles sin color y con tegumento translúcido, la pigmentación del opistosoma está en función de los pigmentos de sus presas, ya que éstas suelen ser fuertemente pigmentadas. Este mismo autor registró que las principales variables que pueden determinar el color del opistosoma son el número de presas ingeridas, la duración de la ingestión, la edad de la araña y los tipos de pigmentos. Además, propone que el incremento en la frecuencia de juveniles amarillos de *Misumenoides asperatus* y *M. formosipes* puede reflejar un incremento en la disponibilidad de plantas con flores amarillas, ya que se camuflajan con ellas. Por otro lado, las hembras adultas crípticas de *Misumena vatia* tienen una marcada preferencia por las flores amarillas (Greco y Kevan, 1994), aunque Schmalhofer (2000) sugiere que los beneficios de la crípsis se pueden encontrar tanto en arañas juveniles como adultas. Este último autor menciona que el color rosa o naranja no es detectable para los depredadores aunque el sustrato difiera del color.

1.5. Selección de hábitat de los tomísidos y otros depredadores asociados a flores

La teoría de la selección del hábitat se fundamenta en la tasa neta de recursos obtenidos y la calidad de éstos en diferentes ambientes mosaicos (Real, 1980). En el caso de los tomísidos, así como de otros depredadores asociados a inflorescencias, la selección del hábitat para el acecho de las presas, puede estar determinado por la tasa de visitación de insectos (Janetos, 1982; Olive, 1982).

La forma de forrajear de depredadores asociados a flores, tales como los tomísidos y los Phymatidae (Hemiptera) se puede estudiar en el marco de la teoría de forrajeo óptimo, de modo que, aquellos forrajeadores que no tienen un buen conocimiento del ambiente en el que se encuentran gastan mucho tiempo seleccionando los parches de calidad antes de tomar una decisión sobre el mejor parche para forrajear (Pyke, 1984).

Misumena vatia es la única especie de la Familia Thomisidae para la cual se han hecho estudios de selección de hábitat (Morse y Fritz, 1982; Morse, 1988b, 1993a; Greco y Kevan, 1994; Krell y Krämer, 1998). Esta especie selecciona el sitio a través de los sentidos de la visión y el tacto (Morse, 1988b; Greco y Kevan, 1994), aunque también se ha reportado que puede cazar durante la noche (Morse, 1981; Lockley *et al.*, 1989), sugiriendo

que el sentido de la vista no le es necesario para cazar (Lockley *et al.*, 1989). Las hembras de *M. vatia* prefieren asentarse en tallos con hojas para protegerse de los depredadores los cuales también ofrecen sitios para el apareo (Greco y Kevan, 1994; Sih, 1980). De hecho, la ubicación de *M. vatia* se encuentra en la disyuntiva entre la exposición a los depredadores, tales como las avispas (Muma y Jeffers, 1945; Doris, 1970; Olive, 1980), y por otro lado, asegurar el acceso a flores de calidad que provean de presas y de sitios para satisfacer sus necesidades reproductivas (cópula y oviposición) (Louda, 1982). Greco y Kevan (1994) encontraron que las hembras amarillas de *M. vatia*, muestran una intensa preferencia por seleccionar flores amarillas, lo cual sugiere que su coloración puede ser críptica.

Por otro lado, las hembras de *M. vatia* seleccionan su sitio de acecho independientemente de la calidad de la flor, pero consideran la presencia de presas, la protección contra depredadores y la disponibilidad de sitios para el apareo y la oviposición, de tal manera que las crías al eclosionar se encuentren una alta disponibilidad de presas y la suficiente protección (Morse, 1988b). En caso de que la abundancia de presas sea baja, las crías y ninfas de los primeros estadios de *M. vatia* pueden optar por dispersarse a otros parches usando su tela de seguridad para flotar (Morse, 1993b). La flotación confiere altos riesgos a las arañas ya que no tienen total control sobre el aterrizaje, sin embargo esto les permite explorar sitios en busca de recursos (Morse, 1993b). Antes de emplear este sistema de dispersión, se ha observado que hacen un exhaustivo sondeo de la zona y, en caso de correr un eminente riesgo de morir por inanición, éstas se van flotando en busca de un mejor lugar, incluso se ha visto que logran hacer viajes cortos a no más de unos metros, cayendo a veces en el parche que su progenitora explotó exitosamente (Morse, 1993b).

La inactividad de *M. vatia* después de la muda dura aproximadamente dos días (Morse, 1999a) y conlleva a cambios hormonales muy marcados (Browne, 1995; Foelix, 1996), los cuales pueden ocasionar que se pierda cualquier experiencia previa adquirida en cuanto a elección preferencial de parches o flores. Morse (1999a, b) ha analizado en detalle la selección de hábitat de *M. vatia*, encontrando que el lugar en donde la araña muda tiene un efecto significativo sobre la selección del próximo sitio de acecho, ya que esta especie, al parecer, recuerda el primer sustrato después del proceso de muda, lo que le confiere una preferencia hacia este tipo de ambiente. Es decir, la selección que haga el estadio anterior

en cuanto al sustrato sobre el cual va a mudar, definirá el éxito de forrajeo durante el estadio adulto, siendo un elemento importante en la adecuación de la araña.

Morse (1998) encontró que los machos adultos de *M. vatia* hacen la selección de flores de manera independiente de la búsqueda de las hembras adultas y de los atributos florales que denotan su calidad (calidad y cantidad de néctar, cantidad de polen o la proporción de flores maduras: flores senescentes en una inflorescencia). El principal atractor es la comida y aún si la flor es de alta calidad, los machos adultos permanecen poco tiempo en ella si no hay disponibilidad de presas. En contraste, los machos de estadios juveniles al igual que las hembras de todos los estadios pueden permanecer en un hábitat por más tiempo, a pesar de que haya una baja disponibilidad de presas. Lo anterior aumenta la probabilidad de encuentro con una hembra sin necesidad de una búsqueda activa. Por ejemplo, Morse (1998) encontró que los machos adultos de *M. vatia*, en flores de *Asclepias syriaca* (Asclepiadaceae), permanecen aproximadamente una hora aún siendo flores de alta calidad, mientras que las hembras y machos del penúltimo estadio e inferiores, que aún no tienen necesidades de conseguir pareja, se mantienen cerca de dos horas. Esta diferencia en la estrategia de forrajeo entre sexos es similar a la que presenta *Phymata americana* (Hemiptera: Phymatidae) (Greco y Kevan, 1994), en la cual las hembras son más pasivas y pasan más tiempo en las flores que los machos. Mason (1977) explica que tal comportamiento se debe a que los machos escogen los parches en función de la comida y de la posibilidad de encontrar pareja para la cópula, de tal manera que entre más flores visiten, aumenta la probabilidad de copular.

Otro factor que parece ser importante en la atracción y selección de sitio de acecho de los tomísidos son los estímulos químicos (Tietjen y Rovner, 1982; Barth, 1993). Se ha registrado que *Xysticus* sp. es atraído por los aldehídos eugenol-2-octenal y el eugenol-2-decenal (Aldrich y Barros, 1995), que son aceites esenciales de plantas de diferentes familias y repelen o atraen insectos por lo cual son indicadores del tipo de presas que atrae un sitio de acecho (Krell y Krämer, 1998). Por otro lado, Aldrich y Barros (1995) sugieren que estas dos sustancias tienen los mismos componentes que las feromonas de las hembras de *Xysticus* sp. y tienen una gran similitud con una secreción defensiva de los hemípteros (Krell y Krämer, 1998).

Se puede concluir que los tomísidos seleccionan de manera diferencial su sitio de acecho dependiendo de los rasgos de cada araña y de la planta hospedera, tales como: el sexo y las características florales, como: la calidad de la flor (calidad y cantidad de néctar, cantidad de polen o la proporción de flores maduras: flores senescentes en una inflorescencia), color, presencia de estructuras que proporcionen refugio de los depredadores y un sitio donde anidar, así como la presencia de presas y compuestos químicos secretados por las plantas (Tietjen y Rovner, 1982; Morse, 1998; Barth, 1993), su primera impresión después de la muda y el estadio de desarrollo en el que se encuentren (Morse, 1998; Morse, 1999a, b). No obstante, a veces seleccionan el sitio al azar cuando éste es deficiente, optando por dejarse llevar por el viento usando su tela de seguridad (Morse, 1993b).

1.6. Efectos de los depredadores asociados a flores

Las flores atraen tanto a insectos polinizadores como a insectos herbívoros (Salisbury, 1942; Whittaker, 1979). La concentración visual y espacial de los recursos florales, así como su calidad, atraen a los insectos polinizadores (Baker y Hurd, 1968), así como a los herbívoros florales, de tal manera que las características florales y su fenología determinan, en parte, la variación en la cantidad de polinizadores, de herbívoros florales y, subsecuentemente, de depredadores de semillas, de tal manera que todos determinan la adecuación de las plantas (Harper, 1977; Crawley, 1983, 1989; Denno y McClure, 1983).

Otro gremio de organismos asociado a las estructuras florales es el de los depredadores que atacan a los visitantes florales, los cuales pueden modificar el balance entre el proceso de polinización (mutualismo) y el de la depredación de semillas (Louda, 1982). Así, el efecto de los depredadores de visitantes florales puede establecer una interacción de orden superior. Sin embargo, el papel que juegan dichas interacciones para el éxito reproductivo de las plantas aún no ha sido bien comprendido (Cates *et al.*, 1977; Price *et al.*, 1980).

Se ha sugerido que los depredadores que cazan en flores pueden ser parte de los diversos mecanismos que tienen las plantas para evitar la herbivoría floral (Price *et al.*, 1980). La presencia de dichos depredadores también puede tener un costo implícito, ya que pueden causar una reducción en la frecuencia de visitas de los insectos polinizadores,

repercutiendo en la fecundidad de la planta (Louda, 1982). La depredación de las arañas que acechan en la flor, puede tener un efecto de interferencia análogo al que se presenta en algunos sistemas mutualistas entre plantas y hormigas al momento de que estas últimas excluyen tanto a los herbívoros como a los polinizadores (Carroll y Janzen, 1973; Bentley, 1976; Messina, 1981; Skinner y Whittaker, 1981, Louda; 1982).

El efecto neto de la presencia y actividad de depredadores de visitantes florales sobre la adecuación de la planta hospedera, se presenta durante la antesis y depende del tiempo de estancia de los depredadores, de su eficiencia y de la densidad de éstos sobre la población del huésped (Ott *et al.*, 1998). La conducta del depredador evidentemente tiene un efecto central en este tipo de interacción. Por ejemplo, Ott *et al.* (1998) en el sistema *Phlox roemeriana* (Polemoniaceae)-*Misumenops celer* (Thomisidae) encontraron que la araña construye una estructura en forma cilíndrica atando los pétalos con su telaraña, lo cual puede advertir a los polinizadores del riesgo de depredación. Así, se complica el forrajeo de los polinizadores, ya que aumenta el tiempo de forrajeo y el riesgo de depredación ocasionando una disminución en la producción de semillas del 38%.

Louda (1982) y Ott *et al.* (1998) discuten que el resultado neto de la interacción entre las plantas y los animales, está definido por el tiempo en que se mantiene la interacción entre cada gremio. Estos autores sugieren que la fenología de cada gremio y la forma de responder de cada población a las condiciones ambientales, confiere a cada uno de los interactuantes la potencialidad para determinar los resultados de la interacción. Un ejemplo es el que presenta Arango *et al.* (2001), donde reporta una disminución en la producción de semillas de *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae) por la presencia de *Peucetia viridans* (Oxyopidae), pero sólo en aquellos meses en los que la abundancia de polinizadores fue baja ya que, según este autor, el incremento en la abundancia de los visitantes florales satura a la araña y el efecto de ésta sobre la producción de semillas se ve mermado, de tal manera que la fenología del gremio de los visitantes florales afecta la interacción de las arañas y las flores. Louda (1982), por otro lado, encontró que si arañas de *P. viridans* se encuentran activas antes de la floración de *Haploppapus venetus* (Asteraceae), pueden afectar negativamente la actividad de los visitantes florales, mientras que si la fenología de estas arañas se atrasa hasta después de la floración, las estructuras reproductivas se verán más afectadas por los herbívoros florales, de tal manera que el éxito

reproductivo de la planta se verá afectado por la fenología de las arañas. Louda (1982) discute que la interacción está acotada por el efecto negativo que se puede dar por la exclusión completa de los insectos visitantes florales por parte del depredador, teniendo una repercusión negativa sobre la fecundidad de éste, al haber reducido la disponibilidad de alimento.

Louda (1982) sugiere que si el balance entre insectos polinizadores y herbívoros florales es positivo para la planta cuando la araña está presente, entonces las características que atraen a las arañas se deben reforzar selectivamente. Sin embargo, esta misma autora reconoce que hay pocos estudios relevantes que prueben esta hipótesis. Ott *et al.* (1998) señalan que hay pocos estudios (Louda, 1982; Morse, 1986b; Wilkinson *et al.*, 1991) acerca de cómo la presencia de depredadores de visitantes florales afecta la adecuación de las plantas. En el trabajo de Louda (1982) se concluye que *Peucetia viridans* reduce significativamente la producción de semillas por inflorescencia en *Haplopappus venetus*; sin embargo, las semillas obtenidas, incrementan significativamente su viabilidad al haber sido reducida la acción de los herbívoros florales, dando como resultado final un mayor reclutamiento de plántulas al estar presente *P. viridans*. Morse (1986b) y Wilkinson *et al.* (1991) encontraron que las arañas Thomisidae y Salticidae no afectaron significativamente las tasas de visita de los insectos, ni la producción de semillas de *Daucus carota* (Apiaceae) y de *Asclepias syriaca* (Asclepiadaceae), respectivamente, sin embargo, no midieron la calidad de éstas tal y como lo hizo Louda (1982).

1.7. El sistema *Dahlia coccinea*-visitadores florales-tomísidos

Ibarra (1979) menciona que las arañas de la Familia Thomisidae observadas en el Pedregal de San Ángel están asociadas al estrato vegetal, incluso menciona que *Misumenops decorus* es la especie más abundante sobre la vegetación en esta localidad. A pesar de esto, no se ha estudiado de manera profunda la interacción que tiene la Familia Thomisidae con las especies vegetales. Se ha observado que especies pertenecientes a esta Familia se encuentran asociadas a los capítulos florales de *Dahlia coccinea* (Asteraceae; Z. Cano-Santana, com. pers.) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, sin embargo no se han identificado cuáles son, ni el papel que desempeñan en la adecuación de esta hierba.

El hecho de que *D. coccinea* presente una fuerte auto-incompatibilidad la hace altamente dependiente de los visitantes florales atrayendo a sus cabezuelas a al menos 37 especies de visitantes, pero siendo los diurnos, en especial, *Apis mellifera*, *Bombus* spp. y moscas del género *Cheilosia*, los más importantes para su polinización (Figueroa-Castro, 1997; Figueroa-Castro y Cano-Santana, 2004). Por lo tanto, los cambios en la abundancia de visitantes florales podría comprometer el éxito reproductivo de esta especie vegetal. Se puede observar una modificación en la frecuencia de visitas por parte de los polinizadores en función del despliegue floral (Willson y Bertin, 1979). Por ejemplo, Figueroa-Castro (2001) reportó que los daños ocasionados en las flores del disco y en las lígulas de *D. coccinea* reducen la producción, el tamaño y la calidad de los achenios. Ambos resultados se debieron a una reducción en el despliegue floral y, consecuentemente, a una reducción en la visitación por parte de los polinizadores. Estas modificaciones en las estructuras florales son básicamente ocasionadas por la acción de herbívoros, principalmente del chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera:Pyrgomorphidae; Anaya, 1999; Figueroa-Castro, 2001), de tal manera que la intensidad del daño floral está en función de la fenología de la interacción entre *D. coccinea* y *S. purpurascens*. En particular, *D. coccinea* presentó un incremento en los niveles de daño conforme avanzó la temporada de floración (y más notoriamente al final de la época de floración, en septiembre; Anaya, 1999), lo cual coincide con una alta biomasa por unidad de área de herbívoros florales (Anaya, 1999), en especial del chapulín *S. purpurascens* (Cano-Santana, 1994), el cual se encuentra en estadio adulto, presentando las mandíbulas bien desarrolladas (con las cuales pueden comer infrutescencias y óvulos) y en una intensa competencia por los recursos debido a que comienza la época de secas y los recursos dejan de ser tan variados como sucede en la época de lluvias. También las estructuras blanco de los herbívoros cambian con respecto a la fecha: al inicio de la floración el daño es ligeramente mayor sobre las lígulas mientras que a finales de la temporada, el daño sobre las flores del disco es mayor (Figueroa-Castro, 2001).

Los trips (Tysanoptera) son otros herbívoros florales de *D. coccinea* que se mencionan en el trabajo de Figueroa-Castro (2001). Estos insectos seguramente tienen efectos relevantes sobre el éxito reproductivo de *D. coccinea*, sin embargo es muy probable que estén siendo subestimados. Tanto trips como algunos coleópteros (Bruchidae) usan los

capítulos de *D. coccinea* como fuente de alimento y como refugio, debido a que éstos proporcionan sitios de protección y de calor (Figueroa-Castro, 1997), lo cual posiblemente también atraiga a los tomísidos.

Como se ha esbozado, los efectos de los herbívoros y de los polinizadores son relativamente claros en términos del éxito reproductivo de *D. coccinea*, sin embargo no se conoce el efecto de los tomísidos en la adecuación de *D. coccinea* ni la importancia que ésta tiene para la ecología de estas arañas (obs. pers. ver Fig. 2.1). Este trabajo está planteado bajo la premisa de aportar conocimientos para resolver esta interrogante.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es determinar el efecto de los tomísidos y en especial de las hembras de *Misumenoides annulipes* (Thomisidae) sobre el éxito reproductivo a nivel de cabezuelas de *Dahlia coccinea* en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Los objetivos particulares son los siguientes:

1. Determinar las especies de tomísidos asociados a los capítulos de *D. coccinea*
2. Determinar la densidad de capítulos florales de *D. coccinea*.
3. Conocer los atributos del hábitat floral (color de las lígulas, edad de la inflorescencia, tamaño de la planta, tamaño de las lígulas y del disco floral) usados por los tomísidos.
4. Determinar los atributos de los hábitats florales preferidos por los tomísidos asociados a *D. coccinea*.
5. Determinar la probabilidad de encuentro entre las diferentes especies de tomísidos y entre los sexos, así como la proporción sexual de *M. annulipes*.
6. Determinar la relación entre la abundancia de trips, la edad del capítulo y la presencia de tomísidos.
7. Conocer los patrones de actividad depredatoria de *M. decorus* y *M. annulipes*.

Las hipótesis que se plantean son las siguientes:

1. Debido a que algunos tomísidos presentan crípsis se espera que haya una preferencia diferencial en función del color ligular de capítulos de *Dahlia coccinea*. Dado que las hembras de *M. annulipes* son de color amarillo, se espera una preferencia por parte de éstas por las lígulas de color amarillo.
2. Aquellas flores con lígulas y disco floral mayores serán preferidas por los tomísidos por ser más eficientes al atraer polinizadores según lo sugiere Figueroa-Castro (2001).
3. Los capítulos de mayor edad serán preferidos por los tomísidos ya que proveerán de mayores recursos a los visitantes florales, incrementando la abundancia de presas potenciales para éstas arañas.
4. La abundancia de trips se encontrará correlacionada positivamente con la edad de la inflorescencia debido a mayor presencia de recursos y/o a un mayor tiempo de exposición.
5. Debido a que los tomísidos también se alimentan de trips, la abundancia de éstos determinará la presencia de los tomísidos.
6. La presencia de los tomísidos disminuirá la abundancia de trips, teniendo un efecto positivo sobre *D. coccinea*; pero por otro lado, la presencia de los tomísidos reducirá la tasa de visitas de los polinizadores teniendo un efecto negativo. El efecto de la reducción, tanto de la abundancia de trips como de la visitación de polinizadores será de la misma intensidad anulándose los efectos de la interacción, la interacción por parte de los tomísidos con dichos elementos interactuantes será muy débil y no se evidenciará efecto alguno de los tomísidos sobre el éxito reproductivo de *D. coccinea* (Fig. 2.1).

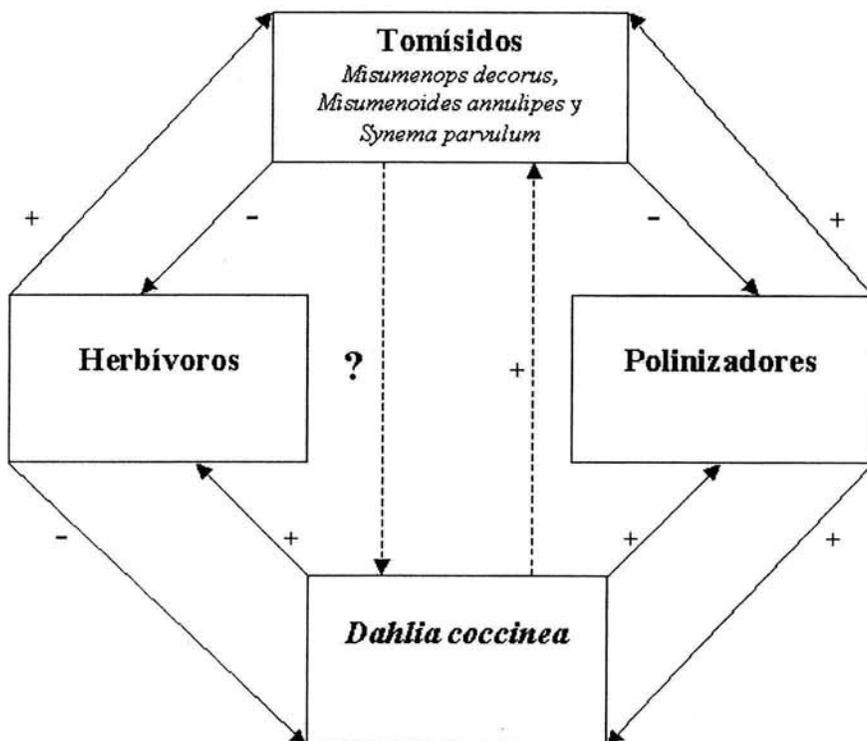


Figura 2.1. Diagrama hipotético de interacciones en el sistema *D. coccinea*-visitadores florales-tomisidos. Líneas continuas denotan efectos directos mientras que las punteadas denotan interacciones indirectas.

III. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO

3.1. Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la Reserva del Pedregal de San Ángel, la cual se encuentra contenida en el Pedregal de San Ángel (19°19'50''N, 99°11'03''O), que se encuentra en la mitad meridional de la República Mexicana, en la confluencia biogeográfica entre las zonas Neártica y la Neotropical, delimitado al S por el macizo central del Ajusco y al O por la Sierra de las Cruces (Rzedowski, 1954; Alvarez *et al.*, 1982), a los 19° 17' N y 99° 11' O, entre los 2250 y 3100 msnm (Alvarez *et al.*, 1982). Presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano que corresponde a Cb(w1)(w) según la clasificación de Köppen

modificada por García (1964). La temporada de lluvias es de junio a octubre, mientras que la de secas ocurre de noviembre a mayo (Rzedowski, 1954; Soberón *et al.*, 1991). En la Reserva del Pedregal de San Ángel, que se encuentra a 2278 msnm, la precipitación promedio anual es de 835.2 mm y la temperatura media anual es de 16.1°C, con variaciones extremas que van desde los -5°C hasta los 33.6°C (César-García, 2002). La Reserva, como todo el Pedregal, se originó de la erupción del Xitle y conos adyacentes, como consecuencia de los derrames que al solidificarse dieron lugar a un terreno altamente heterogéneo (Alvarez *et al.*, 1982). Este lugar presenta numerosas hondonadas, hoyos, grietas, cuevas y promontorios rocosos, variación altitudinal, exposición diferencial de luz y viento, así como una variabilidad en la cantidad de suelo acumulado, lo que genera una gran diversidad de micro y macroambientes, favoreciendo la presencia de una alta riqueza específica (Rzedowski, 1954; Alvarez *et al.*, 1982; Valiente-Banuet y De Luna, 1990; Cano-Santana y Meave, 1996). La edad del Pedregal de San Ángel es de 2000 años (Carrillo, 1995; Cano-Santana y Meave, 1996), contando, originalmente con una extensión de 8000 ha. En 1985 este sitio se declaró como una zona ecológica inafectable (Alvarez *et al.*, 1982), abarcando, en 1997 una extensión de 176 ha (UNAM, 1997). En la Reserva, Valiente-Banuet y De Luna (1990) encontraron 301 especies vegetales agrupadas en 61 familias de las cuales las más importantes son: Asteraceae (20%), Poaceae (11%), Orchidaceae (7%) y Fabaceae (5%). Las especies más importantes, en cuanto a aporte de productividad primaria neta aérea (PPNA) son, en orden decreciente: *Verbesina virgata* (Asteraceae), *Muhlenbergia robusta* (Poaceae), *Buddleia cordata* (Loganiaceae), *Dahlia coccinea* (Asteraceae), *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae), *Manfreda brachystachya* (Amaryllidaceae), *Cissus sicyoides* (Vitaceae) *Buddleia parviflora* (Loganiaceae), *Eupatorium petiolare* (Asteraceae), *Eysenhardtia polystachya* (Fabaceae) y *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae) (Cano-Santana, 1994). Dentro de la Reserva se han registrado 22 especies de mamíferos, 106 de aves, 10 de reptiles y tres de anfibios (Álvarez *et al.*, 1982; Arizmendi *et al.*, 1994; Negrete y Soberón, 1994), por su parte Ibarra (1979) encontró 17 Familias de arañas Labidognatha, de las cuales Araneidae presentó siete géneros, Salticidae seis y Thomisidae cinco.

3.2. Sistema de estudio

3.2.1. *Dahlia coccinea*. *Dahlia coccinea* (Asteraceae) es una hierba perenne que mide entre 0.4 a 2.0 m de altura (Sørensen, 1969; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985). Su distribución geográfica abarca Sinaloa, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas en el norte de México, llegando hasta el sur y sureste de México y Guatemala, incluyendo la zona central del país (Sørensen, 1969; Rzedowski y Rzedowski, 1985). Se encuentra asociada a acantilados, pendientes rocosas escarpadas, a orillas de caminos, en pastizales, matorrales y bosques de *Pinus* y *Quercus* en zonas que van de los 1000 a los 4300 msnm (Sørensen, 1969; Sánchez 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985). Es una compuesta muy abundante en la Reserva del Pedregal de San Ángel (Figuroa-Castro, 2001) y ha sido ubicada por Cano-Santana (1994) en el cuarto lugar en importancia en cuanto a su aporte en la productividad primaria neta aérea de la reserva del Pedregal de San Ángel, en términos de biomasa (9.6%).

El periodo reproductivo de *Dahlia coccinea* en el Pedregal de San Ángel ha sido registrado a principios de julio, extendiéndose hasta finales de mayo del siguiente año (Figuroa-Castro, 1997; Figuroa-Castro *et al.*, 1998). La mayor cantidad de cabezuelas con flores maduras se presentan en agosto y septiembre (Sánchez, 1980; Figuroa-Castro, 1997; Figuroa-Castro *et al.*, 1998). La duración promedio de las cabezuelas con flores en antesis es de cinco días (Figuroa-Castro, 1997). Las cabezuelas tienen un diámetro entre 5 y 6 cm y constan de entre 70 y 160 flores hermafroditas y fértiles (Sørensen, 1969; Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985) y de ocho flores marginales liguladas, que en algunos casos presentan movimientos ligulares (Figuroa-Castro, 1997; Z. Cano-Santana, com. pers.) que pudieran ser un mecanismo que ha desarrollado evolutivamente la especie, el cual evita perder el polen cuando la polinización no es eficiente, ya que durante la noche no se presentan polinizadores efectivos (Figuroa-Castro, 1997).

Las horas más intensas de visitas de polinizadores son aquellas en las que se presenta la mayor temperatura y los menores niveles de humedad, condiciones que se presentan entre las 11:00 y 16:00, según lo sugieren los datos de Figuroa-Castro (1997). Esta planta presenta características florales atractivas para los insectos antófilos, como el

gran tamaño de lígulas y diversos colores muy llamativos, que van desde amarillo a rojo, pasando por el anaranjado (Figuroa-Castro, 1997).

En el 2001, a inicios de la época de floración, se observó la presencia de ninfas de *S. purpurascens* en los capítulos de *D. coccinea*, presentándose herbivoría floral en estas estructuras, tal y como lo describe Figuroa-Castro (2001). Contrastantemente, en el año 2002 la temporada de lluvias se atrasó, modificando la fenología de *D. coccinea*, provocando que los estadios avanzados de *S. purpurascens* atacaran los meristemos primarios de esta hierba, evitando el crecimiento y la producción de capítulos (obs. pers.).

3.2.2. *Los tomísidos.* Las arañas de la familia Thomisidae, a las cuales se les conoce comúnmente como arañas cangrejo, presentan ocho ojos en dos filas (4, 4), sus quelíceros son uncados (Ibarra, 1979) con el retromargen sin dientes y el promargen con cero o dos dientes; cuando menos las patas I y II son laterígradas; sus pretarsos tienen dos uñas, su opistosoma generalmente es ovalado; tienen un par de estigmas filotraqueales y un estigma traqueal. Las hembras entelegineas; no tienen cribelo; tienen tres pares de hileras; su cuerpo frecuentemente es aplanado en sentido dorso-ventral; son semélpas y presentan siete estadios de desarrollo (Gertsch, 1979).

Según Gertsch (1979) los tomísidos se pueden diferenciar en dos grandes grupos: aquellos tomísidos sedentarios que dependen de la construcción de una red para capturar a sus presas y aquellos tomísidos errantes que no dependen de la construcción de una telaraña para conseguir alimento sino de métodos, estrategias y habilidades para acechar y cazar a la presa.

En la reserva del Pedregal de San Ángel se registraron tres especies de tomísidos asociados a *Dahlia coccinea* (obs. pers.): sp., *Misumenops decorus* (Banks, 1898), *Misumenoides annulipes* (O.P.- Cambridge, 1891) y *Synema parvulum* (Hentz, 1847) (Fig 3.1), todas las cuales son errantes.

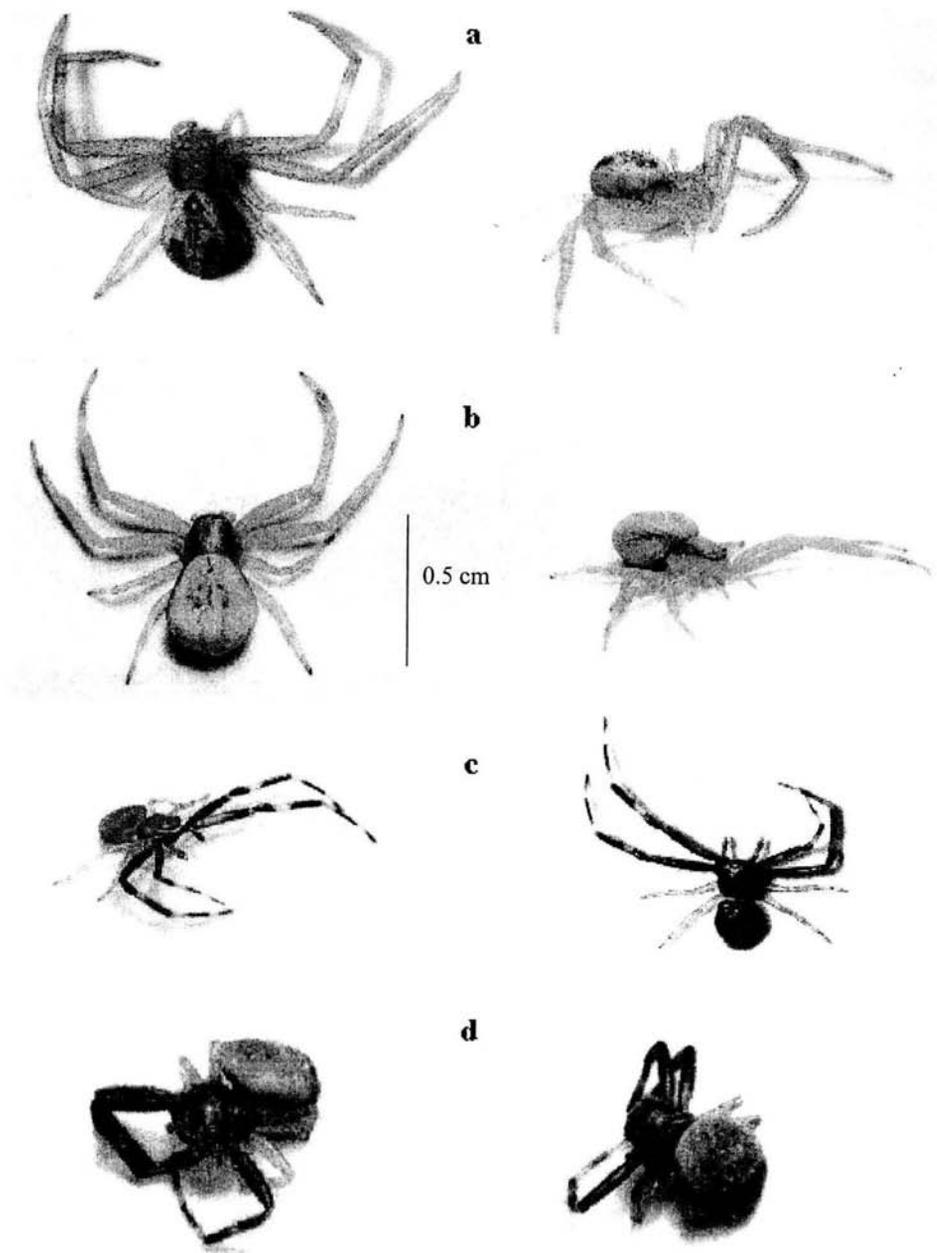


Figura 3.1. Tres especies de tomísidos asociados a capitulos de *D. coccinea*. *Misumenop decorus* (a), *Misumenooides annulipes* hembra (b), *Misumenooides annulipes* macho (c) *Synema parvulum* (d).

3.2.3. *Los trips (Thysanoptera)*. Virtualmente todos los trips causan terribles daños a las plantas debido a que se alimentan de diversos tejidos vegetales, así como por ser vectores de transmisión de virus entre las plantas (Kirk, 1997; Jensen, 2000). Kirk (1997) menciona que en contadas ocasiones, éstos pueden ser benéficos para las plantas, ya que pueden ser agentes de control biológico de plagas al alimentarse de otros artrópodos o incluso de otros trips, incluso pueden fungir como polinizadores al alimentarse del polen y estar en contacto con mucho más polen para posteriormente transportarlo y lograr la polinización. Por ejemplo, *Frankliniella occidentalis* causa un daño directo en los cultivos al transmitir virus, sin embargo llega a controlar las poblaciones de ácaros y poliniza a las plantas. Aquellos trips que se alimentan del polen lo hacen de dos formas, la primera es directamente en la antera y la segunda es alimentándose de polen que se encuentra regado sobre las estructuras florales. Se ha registrado que los trips llegan a comer 106 granos de polen en 15 minutos (Kirk, 1997).

Los trips suelen dispersarse por el viento, en especial las hembras ya a que hay muchas especies en las que el macho no presenta alas y alcanzan una velocidad entre 0.1 y 0.5 metros por segundo (Kirk, 1997). Las alas son muy débiles, sin embargo son capaces de mantenerlos en el aire lo suficiente para viajar entre parches vecinos de recurso, e incluso a veces largas distancias, pero el tiempo que estos pasen en el aire será determinado por la habilidad que tengan para resistir la desecación (Kirk, 1997).

IV. MÉTODOS

4.1. Historia Natural

Se hicieron salidas al campo entre julio y agosto de 2001 y 2002 con el fin de recolectar ejemplares de las especies de tomísidos asociados a los capítulos de *D. coccinea*, para registrar las presas de éstos, su conducta de ataque, de apareo y de flotación. Los registros se llevaban a cabo entre las 8:00 a las 16:00 hrs.

4.2. Uso y selección de hábitat

4.2.1. Muestreos de campo. Con el fin de determinar la densidad de capítulos florales de *Dahlia coccinea*, conocer los atributos del hábitat de los tomísidos, determinar la selección del hábitat por parte de estas arañas, determinar la probabilidad de encuentro entre las diferentes especies de tomísidos y entre sexos, así como la proporción sexual de *Misumenoides annulipes*, se llevaron a cabo siete muestreos de cabezuelas florales en dos sitios de la Reserva del Pedregal de San Ángel donde *D. coccinea* era abundante (I y II; Fig. 4.1). En el sitio I se realizaron cinco muestreos entre el 7 de julio de 2001 y el 18 de agosto de 2002, mientras que el sitio II fue muestreado en dos ocasiones entre el 13 y el 17 de agosto de 2002. No se utilizó el mismo sitio en ambos años debido a que la densidad de cabezuelas en el sitio I disminuyó en 2002. Se utilizaron dos tipos de muestreo: con área y sin área. Los muestreos 1, 2, 4, 5 y 6 se hicieron con un método con área, muestreando las cabezuelas florales en 7-20 cuadros de 5×5 m elegidos aleatoriamente (ver fechas en la Tabla 4.1). El método sin área se llevó a cabo en los muestreos 3 y 7 (ver fechas en la Tabla 4.1) y consistió en ubicar una línea de al menos 30 m orientada aleatoriamente para luego ser registradas todas las cabezuelas florales que la línea tocaba. Éste método tuvo como objetivo incrementar y complementar los registros obtenidos con el método con área. En este método se registró el número de cabezuelas florales con un tomísido viviendo sobre ellas. Los tamaños de muestra variaron entre muestreos de acuerdo al número de asistentes de campo disponibles. En los primeros cinco muestreos se registraron sólo datos de cabezuelas ocupadas por tomísidos con lo cual, únicamente se obtuvo el uso de hábitat, mientras que en los muestreos restantes se registraron datos de cabezuelas vacías y con tomísido, pudiéndose obtener datos de preferencia y selección de hábitat.

En todos los muestreos se registró la altura del capítulo con araña, la localización de la araña en el capítulo (sobre lígula, bajo lígula), longitud del cuerpo de la araña (opistosoma-prosoma), el diámetro del disco floral, la longitud de la lígula y el color ligular. La altura total de la planta y la temperatura fueron registrados en los primeros cuatro muestreos, en tanto que la edad del capítulo y el sexo de *M. annulipes* se registró en los muestreos 4 a 7. El daño ligular se registró en los muestreos 5 a 7 y la densidad de cabezuelas florales por cuadro en todos los muestreos excepto el 3. Únicamente en los muestreos realizados en el sitio II se registraron todas las características anteriores aún sin presentar tomísido, en aras de obtener una medida de la oferta de recurso de cabezuelas florales de distintas características y poderlas comparar con las cabezuelas utilizadas por *M. decorus* y *M. annulipes* mediante ajustes de modelos lineales generalizados (GLIM 3.77, 1985). Este análisis permitió determinar cómo seleccionan el hábitat ambas especies. La ubicación de la araña en la cabezuela se refiere a la posición que tuvo en la parte superior o inferior de la inflorescencia. La longitud de la araña fue considerada desde el frente del prosoma al extremo del opistosoma. El daño ligular fue medido en términos de pérdida ligular, considerándose el daño mínimo a la falta de más de la mitad de una lígula, y el máximo a la falta de las ocho lígulas típicas de *D. coccinea*. La temperatura fue registrada de manera local con un termómetro RadioShack modelo 63-1037, únicamente sobre aquellos capítulos habitados por tomísidos. Finalmente, para determinar la edad de las cabezuelas se realizó un seguimiento de diez capítulos elegidos aleatoriamente, con el fin de identificar su nivel de desarrollo en función del tiempo (días). Se usó como referencia, de manera cualitativa, la proporción de flores maduras del disco floral (Fig 4.2).



Figura 4.1. Localización de los sitios de estudio dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

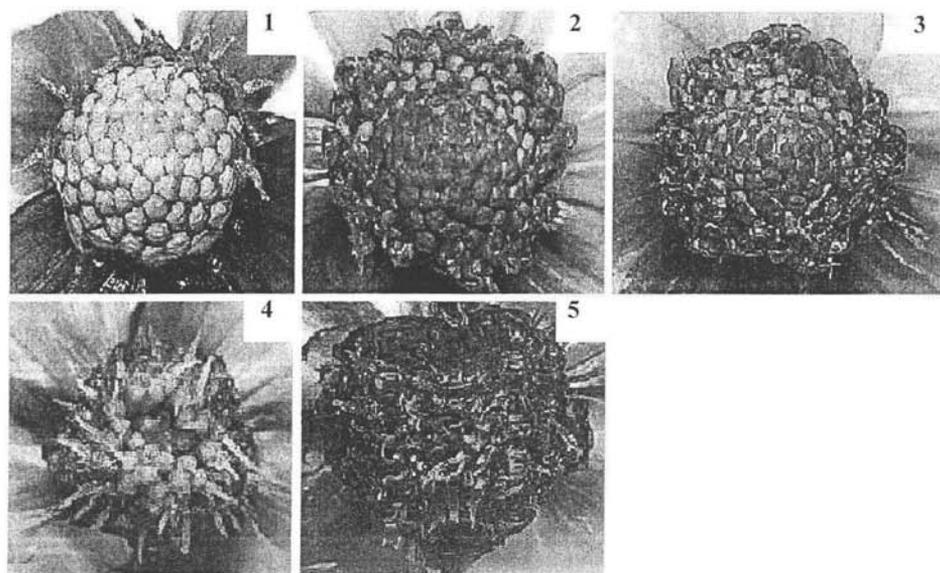


Figura 4.2. Secuencia de desarrollo de las inflorescencias de *Dahlia coccinea*. El número corresponde a la edad (días).

Tabla 4.1. Áreas de muestreo, tipo de muestreo, tamaño de muestra y variables registradas (altur del capítulo con araña, *(aa)*; localización en el capítulo, *(lc)*; tamaño corporal del tomísido *(ta)* altura total de la planta, *(at)*; diámetro del disco floral, *(df)*; longitud de lígula, *(ll)*; color d lígula, *(cl)*; edad del capítulo, *(ec)*; especie del tomísido, *(st)*; temperatura, *(t)*; daño ligular, *(dl)* número de capítulos por cuadro, *(cc)*; sexo de *M. annulipes*, *(sa)*, realizados en diferentes fecha en dos parches diferentes de *D. coccinea* ubicados en el interior de la Reserva del Pedregal de Sa Ángel. Solo en los muestreos 6 y 7 se registraron datos de todas las inflorescencias con o si tomísidos.

Muestreo	Fechas de muestreo	Método	Tamaño de muestra	Variables registradas											
				aa	lc	ta	at	df	ll	cl	ec	st	dl	cc	sa
Sitio I															
1	7-8/jul/01	c/área	13 cuadros 25 m ²	*	*	*	*	*	*					*	
2	21-27/jul/01	c/área	7 cuadros 25 m ²	*	*	*	*	*	*	*				*	
3	1/ago/01	s/área	72 capítulos	*	*	*	*	*	*	*		*			
4	7-8/ago/01	c/área	20 cuadros 25 m ²	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	18/ago/02	c/área	10 cuadros 25 m ²	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*
Sitio II															
6	13-17/ago/02	c/área	10 cuadros 25 m ²	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*
7	13/ago/02	s/área	474 capítulos	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*

4.2.2. *Densidad de capítulos y oferta de cabezuelas de distinto color ligular.* Las densidades de los capítulos de *D. coccinea* se compararon entre fechas de muestreo mediante una Andeva de una vía, posteriormente se aplicó una prueba de comparación múltiple de Duncan (Zar, 1999). Previamente los datos se corrigieron como $\sqrt{x + 0.5}$, por tratarse de datos discretos.

La frecuencia de cabezuelas de distinto color presente en el campo (anaranjado, amarillo y rojo) se comparó entre los muestreo 2, 4 y 5 con una prueba de χ^2 , calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de 3 (colores)×3 (fechas).

4.2.3. *Niveles de infestación, densidad de tomísidos y proporción sexual.* Con el fin de conocer los niveles de infestación, densidad y proporción sexual de los tomísidos, se registraron las abundancias de *M. decorus* y *M. annulipes* en los muestreos 4, 5 y 6, y en la última especie se distinguió el sexo de cada ejemplar. Se calculó la probabilidad de encuentro entre ambas especies, así como la probabilidad de encuentro entre los sexos de

multiplicando la fracción de cabezuelas florales infestadas por cada grupo involucrado. Asimismo, para determinar si la proporción sexual de *M. annulipes* difería con el modelo 1:1 se aplicó una prueba de χ^2 .

En los muestreos 1 y 2 se registraron los niveles de infestación y la densidad de tomísidos sin hacer la distinción entre especies.

4.2.4. Análisis de uso de hábitat

a) *Altura*. Con los datos de los muestreos 3 al 6 se comparó, con pruebas de *t*, la altura de los capítulos florales usados por *M. decorus* y *M. annulipes*. Con los datos de los muestreos 3 y 4 se comparó entre especies: la altura de las plantas utilizadas y la distancia de las cabezuelas usadas como hábitat a la punta de la planta (distancia a la punta) con pruebas de *t* para datos heteroscedásticos (Zar, 1999).

Por otro lado, con los datos de los muestreos 1, 3, 5 y 6 se comparó la distribución de frecuencias de las dos especies de tomísidos en función de la altura con una prueba de χ^2 , calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de 2 (especies)×3 (categorías de altura: <80-116, 134-170 y 188-224< cm).

Con los datos de los muestreos 3 y 4 se hicieron análisis de regresión entre la altura de la planta y la distancia a la punta de la cabezuela habitada por cada especie de tomísido, así como un análisis de regresión entre la altura de la planta y la altura de la cabezuela usada por cada especie de tomísido (*M. decorus* y *M. annulipes*). Las pendientes de estas regresiones fueron comparadas con una prueba de *t* independiente de dos colas (Zar, 1999).

b) *Color ligular*. Con el fin de conocer la preferencia de las dos especies de tomísidos en términos del color ligular se comparó la frecuencia de cabezuelas florales de distinto color ligular registradas en los muestreos 4, 5 y 6 (ver fechas en Tabla 4.1) con la frecuencia de las cabezuelas con lígulas de diferente color utilizadas como hábitat por cada especie de tomísido con una prueba de χ^2 , calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de 3 (tipos de cabezuela disponibles en el campo, con *M. decorus*, con *M. annulipes*) × 3 (colores ligulares). En los muestreos 4 y 5 no se registró el color ligular rojo por lo que en las tablas de contingencia únicamente se consideraron los colores anaranjado y amarillo.

c) *Tamaño de la cabezuela.* Con el fin de conocer el uso de las cabezuelas de distinto tamaño por parte de ambas especies de tomísidos, con los datos obtenidos en los muestreos 3, 4 y 5, se comparó la variación entre fechas y entre especies de tomísido en la longitud ligular y el diámetro del disco floral de las cabezuelas usadas como hábitat con una *Andeva* de dos vía. Por otro lado, los datos de longitud ligular y de diámetro de disco floral de cabezuelas usadas como hábitat por las dos especies de tomísidos en el muestreo 6, fueron comparadas con una prueba de *t*.

d) *Ubicación de las arañas en la cabezuela floral.* Con el fin de conocer si hay una preferencia de ubicación en el capítulo floral y si ésta difiere entre especies de tomísido, se aplicaron dos pruebas de χ^2 . La primera prueba comparó la distribución de cada especie contra un modelo de equidistribución (1:1), mientras que con la segunda se comparó la distribución de frecuencias de ambas especies calculando los valores esperados con una tabla de contingencia de 2 (especies) \times 2 (sobre lígula/bajo lígula). Los datos usados fueron los obtenidos de los muestreos 3, 4, 5 y 6.

e) *Uso de capítulos en función de la edad.* Con el fin de conocer si el uso de las cabezuelas de distinta edad por parte de *M. decorus* y *M. annulipes* es semejante, se aplicó una prueba de χ^2 , calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de 2 (especies) \times 5 (edades). Para aplicar la prueba se agruparon los datos obtenidos en los muestreos 4 y 5.

4.2.5. *Selección de hábitat.* Con el fin de determinar la selección del hábitat tanto de *M. decorus* como de *M. annulipes* con los datos obtenidos de los muestreos 5 y 6 se hizo un ajuste con modelos lineales generalizados (GLIM 3.77, 1985) bajo un modelo log-lineal y un error binomial de las variables de las inflorescencias y de las plantas que no se encontraron correlacionadas entre sí (Tabla 4.1): color ligular, edad del capítulo y altura del capítulo.

4.3. Abundancia de trips y edad de las inflorescencias

Para determinar el efecto de la edad de las cabezuelas florales de *D. coccinea* sobre la abundancia de trips se colectaron, de manera aleatoria, 9-10 cabezuelas florales de cada edad (cinco edades), en dos fechas: el 7-8/ago/01 y 7-8/sep/01 en el sitio I. Las cabezuelas se conservaron en alcohol al 70% y fueron llevadas al laboratorio para contar los trips. Los datos de abundancia de trips se compararon entre edades y fechas con una Andeva de dos vías, corrigiendo los datos como $\sqrt{x+0.5}$, dado que se trata de datos discretos. Posteriormente, se aplicó una prueba de Tukey para muestras de tamaños diferentes (Zar, 1999).

Por otro lado, con el fin de determinar si la abundancia de los trips estaba relacionada con la presencia de tomísidos, los datos de densidades de trips provenientes de capítulos florales colectados el 7-8/sep/01, fueron comparados con datos obtenidos de capítulos florales utilizados como hábitat por un tomísido, colectados en el mismo sitio y fecha; se aplicó una Andeva de dos vías para determinar el efecto del tipo de cabezuela (con o sin tomísido) y de la edad de la inflorescencia sobre la densidad de trips. Los datos se corrigieron como $\sqrt{(x+0.5)}$ por tratarse de datos discretos. Posteriormente se aplicó la prueba de Tukey.

4.4. Efecto de los tomísidos sobre la producción de aquenios por cabezuela

Para determinar el efecto de la presencia de los tomísidos sobre la producción de aquenios por cabezuela en *D. coccinea* en el sitio I en agosto de 2001, se marcaron 30 cabezuelas que tuviesen tomísido (tratamiento) y otras 30 sin tomísido (control). Se procuró que la cabezuela “experimental” y la control fueran pareadas tanto en la etapa de desarrollo de la cabezuela como en el hecho de que pertenecieran a la misma planta; sin embargo, no se controló el color ligular. Durante tres días se monitorearon todas las cabezuelas para determinar el número de días efectivos de la presencia de las arañas en ambos tratamientos. Al finalizar este periodo, las cabezuelas de ambos tratamientos se encapucharon y se esperó a que madurara la infrutescencia, la cual fue colectada para contar el número de aquenios producidos. Al final, no se tomaron en cuenta los datos provenientes de cabezuelas dañadas por florívoros o abandonadas por los tomísidos antes de cumplir un día. Se comparó el

número de aquenios por cabezuela con una prueba de t para muestras independientes, corrigiendo los datos como $\sqrt{(x+0.5)}$, dado que se tratan de datos discretos. No se usó una prueba de t pareada dada la pérdida del 26% de los datos por las razones explicadas anteriormente.

4.5. Experimento de adición de hembras de *Misumenoides annulipes*

Para determinar el efecto de la adición de hembras de *M. annulipes* sobre la producción de aquenios en cabezuelas de *D. coccinea* en el sitio II en agosto de 2002, se buscaron 80 capítulos de *D. coccinea* con lígulas amarillas. Se seleccionó este color ya que la literatura sostiene que los tomísidos pueden presentar cripsis (Greco y Kevan, 1994; Schmalhofer, 2000) y las hembras de *Misumenoides annulipes* son de este color. Se hizo una recolección de 75 hembras de *M. annulipes* y se colocaron de manera aleatoria en 40 capítulos de los que previamente habían sido seleccionados. Para lograr la adición de arañas, éstas fueron puestas sobre hielo cerca de 1 hora con el fin de que permanecieran en el capítulo seleccionado. Se dejaron las arañas 3 días en los capítulos y, en dado caso de que éstas abandonaran tal estructura, éste se remplazaba con otro individuo. Se comparó el número de aquenios por cabezuela con una prueba de t para muestras independientes, corrigiendo los datos como $\sqrt{(x+0.5)}$, dado que se trata de datos discretos. Se eligió usar a las hembras de *M. annulipes* debido a que fueron las que con mayor frecuencia se observaron alimentándose de abejas.

4.6. Variación diurna de las actividades depredatorias

Para conocer la variación de la actividad depredatoria diurna de *Misumenops decorus* y de las hembras de *Misumenoides annulipes* el 7/ago/02 se hizo el seguimiento por especie de 7-20 ejemplares y se registró de las 7:30 a las 20:00 si las arañas se alimentaban y el tipo de presa. El tamaño de muestra varió en este ensayo debido a la alta movilidad de las arañas.

V. RESULTADOS

5.1. Historia natural de los tomísidos

Se registraron tres especies de tomísidos asociadas a las cabezuelas florales de *D. coccinea* en la reserva del Pedregal de San Ángel: *Misumenops decorus*, *Misumenoides annulipes* y *Synema parvulum* (Fig 3.1). De éstas, la última fue registrada una sola vez (julio del 2001).

M. decorus tiene el prosoma y sus extremidades de color verde mientras que su opistosoma es pardo o morado, aunque se llegaron a encontrar ejemplares de color blanco sin poder discriminar su estadio de desarrollo. El tamaño corporal de *M. decorus* fue de entre 0.15 y 0.65 cm. Las hembras de *M. annulipes* tuvieron tamaños de entre 0.10 y 0.60 cm y presentaron un color amarillo intenso y, ocasionalmente, con unas líneas rojas en los costados del opistosoma. Mientras que, los machos de esta especie eran mucho más pequeños (0.10-0.40 cm), con una coloración oscura del prosoma, opistosoma y de las extremidades; éstas últimas alternadas con bandas de color blanco. También se registraron ejemplares de *M. annulipes* de color blanco.

En general, las arañas de ambas especies son muy sensibles al estrés causado por la manipulación de los capítulos, y debido a que tienen una buena visión, perciben la presencia de las personas, aún sin haber tocado la inflorescencia.

Fue muy raro encontrar a dos tomísidos en una misma cabezuela. En los dos años de muestreo se observó este hecho siete veces, cuatro fueron encuentros sexuales de *M. annulipes* y en uno de ellos se observó canibalismo donde la hembra se comía al macho. En los otros casos no se logró identificar a las especies.

En algunos individuos, tanto de *M. decorus* como de *M. annulipes*, menores a 5 mm de longitud se observó flotación. La conducta de despegue en ambas especies consistió en ubicarse en la punta de las lígulas y extender las patas para levantar el cuerpo (prosoma y opistosoma) y esperar una ráfaga de viento lo suficientemente fuerte para ser arrastrado, estas arañas también se podían escapar al dejarse caer del capítulo aseguradas con sus redes de seguridad (estrategia típica de arañas de un tamaño corporal de 5 o más mm) para, posteriormente, si la perturbación no era sostenida, regresar al capítulo.

En ambas especies se identificó una estrategia de cacería enfocada a atrapar polinizadores, la cual consistía en acomodarse junto al disco floral con el prosoma orientado hacia la parte superior del mismo y abriendo las patas laterígradas I y II. Posteriormente, las arañas esperaban en acecho mientras el polinizador se acercaba al extremo del disco floral donde estaban ubicadas. Una vez cerca la presa, las arañas atacaban. Muchas veces no se asestaba el ataque, dejando que el polinizador se fuera, quizás debido al tamaño de la presa o a su propia ubicación, lo que sugiere una noción propia de las capacidades depredatorias. Se encontró a una hembra de *M. annulipes* que había sido picada por una abeja, lo que muestra que las arañas corren riesgos al atacar a este tipo de polinizadores. Sólo se observó una vez el proceso completo de ataque por parte de una hembra de *Misumenooides annulipes* a una abeja. Una hembra de 6 mm de largo se encontraba en acecho siguiendo el patrón antes descrito, cuando la abeja se acercó a la araña insertó los quelíceros entre el tórax y la cabeza, posteriormente, la abeja salió volando, llevando consigo a su depredador. Habiendo volado, de manera horizontal, aproximadamente 30 cm de distancia del capítulo, la abeja dejó de volar. La araña, sujetando a la abeja, y unida al capítulo con su tela de seguridad, comenzó a subir a la abeja hasta ubicarse debajo de las lígulas donde comenzó a ingerirla.

Por otra parte, se observó que ambas especies de arañas se alimentaban de trips que se encontraban tanto en el disco floral como entre las lígulas. Se registraron tres especies de trips asociados a *D. coccinea*: *Frankliniella simplex* (Priesner), *F. minuta* (Moulton, 1907) y *F. occidentalis* (Pergande, 1895). También se observó que los coleópteros presentes en los capítulos de *D. coccinea* no forman parte de la dieta de los tomísidos ya que se observaron intentos de ataques a éstos pero probablemente por su dura y resbalosa coraza, las arañas no pudieron manipular a la presa e incluso, se observó a los tomísidos huyendo de estos escarabajos y del chapulín *Sphenarium purpurascens*.

Se observó que la manipulación y la ingesta de una abeja o una mariposa le puede llevar, a una hembra de *M. annulipes* de 6 mm, aproximadamente entre 24 y 36 h, mientras que los trips las sacian aproximadamente por un periodo de 1h.

Algunas hembras de *M. annulipes* modificaban las lígulas produciendo una estructura enrollada y hueca de forma cilíndrica, en la cual se introducen. Las hembras de *M. annulipes* asociadas a tales estructuras, que se encontraban alimentándose de abejas, no

se ubicaban por debajo de las l gulas sino dentro de esta estructura o refugio. Se observ  un total de 12 hembras *M. annulipes* aliment ndose de abejas, de las cuales  nicamente cinco de ellas hab an modificado las l gulas y se encontraban introducidas en tal estructura. Tambi n se registr  a dos hembras de *M. annulipes* aliment ndose de mariposas y a dos *M. decorus* aliment ndose de una avispa.

5.2. Densidad de cap tulos y oferta de color

La densidad de cabezuelas florales vari  de manera estad sticamente significativa en el sitio I, registr ndose la densidad m s alta en los muestreos 21-27/jul/01 y 7-8/ago/01, mientras que la densidad m s baja fue registrada el 18/ago/02 (Andeva de una v a: $F_{3,56} = 6.03$, $p = 0.001$ y Prueba de Duncan; Tabla 5.1). La densidad de inflorescencias de *D. coccinea* fluctu  entre 0.51 m^{-2} , registrado el 18/ago/02 en el sitio I, hasta 2.2 m^{-2} , registrado el 13-17/ago/02 en el sitio II (Tabla 5.1).

El color de l gulas m s frecuente fue el anaranjado, ya que constituye del 62.0 al 93.3% de las cabezuelas, en tanto que el color rojo es el m s raro, pues vari  de 0 a 14.3% (Tabla 5.1). La frecuencia de cabezuelas florales de color amarillo, por su parte, vari  entre 6.3 y 25.9 % (Tabla 5.1). La frecuencias fenot picas de los colores ligulares en el sitio I difirieron de manera estad sticamente significativa entre las diferentes fechas ($\chi^2_4 = 84.0$, $p < 0.05$; Tabla 5.1). El 18/ago/02 se registr  el pico de abundancia relativa de los cap tulos con l gulas anaranjadas y el 21-27/jul/01 el de los cap tulos con l gulas amarillas y rojas.

Tabla 5.1. Variación temporal de la densidad de capítulos en floración de *D. coccinea* y del porcentaje de dominancia de los colores ligulares en dos sitios de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Letras diferentes denotan diferencias significativas; prueba de Duncan con $p < 0.05$. nd= no hubo datos.

	%			Densidad de capítulos	
SITIO I					
Fecha	Anaranjado	Amarillo	Rojo	n	Infl/m ² ± ee
7-8/jul/01	nd	nd	nd	245	0.75 ± 0.11 ^{bc}
21-27/jul/01	68.8	25.9	5.2	321	1.83 ± 0.49 ^a
7-8/ago/01	75.9	24.0	0	699	1.39 ± 0.30 ^{ab}
18/ago/02	93.3	6.3	0.4	255	0.51 ± 0.16 ^c
Datos agrupados	77.7	20.8	1.35	1520	
SITIO II					
13-17/ago/02	62.0	23.7	14.3	552	2.21 ± 0.18

5.3. Niveles de infestación y densidad de tomísidos

Los niveles de infestación por tomísidos en las cabezuelas de *D. coccinea* en el sitio I variaron de 8.0% a 17.5%, en tanto que las densidades de éstos varió de 11.2 a 25.7 ind/100 m² (Tabla 5.2), ambos registros en el sitio I. *Misumenops decorus* fue la especie de tomísido más abundante presentando un nivel de infestación en cabezuelas de *D. coccinea* del 8% y una densidad de 18 ind/100 m² el 13-17/ago/02 en el sitio II.

Los niveles de infestación de *Misumenops decorus* en capítulos florales de *D. coccinea* variaron de 2.3 a 8.0%, mientras que su densidad varió de 3.2 a 18 ind/100 m² (Tabla 5.2). Por otro lado, los niveles de infestación de *Misumenoides annulipes* variaron de 1.9 a 5.7%, mientras que su densidad varió de 4.4 a 8 ind/100 m² (Tabla 5.2).

5.4. Probabilidad de encuentro y proporción sexual

La probabilidad de encuentro entre *M. decorus* y *M. annulipes* en el sitio I varió de 1.3×10^{-3} el 7-8/ago/01 a 3.7×10^{-3} el 18/ago/02. Por su parte la probabilidad de encuentro entre machos y hembras de *M. annulipes* en este sitio fue de 3.6×10^{-4} el 7-8/ago/01. Para el sitio II el 13-17/ago/02 la probabilidad de encuentro entre *M. decorus* y *M. annulipes* fue de 1.6

$\times 10^{-3}$ y la probabilidad de encuentro entre machos y hembras de *M. annulipes* fue de 8.9×10^{-5} .

La proporción sexual registrada para *M. annulipes* el 7-8/ago/01 en el sitio I difirió de manera estadísticamente significativa del modelo 1:1 ($\chi^2_1 = 21.4$, $p < 0.0001$; $n_{\text{hembras}} = 35$, $n_{\text{machos}} = 5$), en tanto que la proporción sexual registrada para esta misma especie el 13-17/ago/02 en el sitio II no difirió significativamente de este modelo ($\chi^2_1 = 1$, $p = \text{n.s.}$; $n_{\text{hembras}} = 7$, $n_{\text{machos}} = 4$).

Las hembras de *M. annulipes* fueron más abundantes que los machos y sus niveles de infestación en capítulos de *D. coccinea* y variaron de 12% el 13-17/ago/02 en el sitio II a 5% el 7-8/ago/01 en el sitio I.

Tabla 5.2. Densidad y niveles de infestación de *M. decorus* y *M. annulipes* (hembras y machos) en capítulos de *Dahlia coccinea* y densidad de *M. decorus* y *M. annulipes* (hembras y machos) en dos parches diferentes de *Dahlia coccinea* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. n denota el número de arañas y N el número de capítulos observados. Las fechas denotan la realización del muestreo.

Grupo	Infestación (%)	Densidad (No./100 m ² ± e.e)	n
SITIO I			
7-8/jul/01 (N= 245)			
Tomísidos	17.5	13.2 ± 4.8	43
21-27/jul/01 (N= 321)			
Tomísidos	14.0	25.7 ± 6.4	45
7-8/ago/01 (N= 699)			
<i>M. decorus</i>	2.3	3.2 ± 0.9	16
<i>M. annulipes</i>			
♀	5.0	7.0 ± 1.6	35
♂	0.7	1.0 ± 0.6	5
♀+♂	5.7	8.0 ± 1.9	40
Tomísidos	8.0	11.2 ± 2.2	56
18/ago/02 (N= 255)			
<i>M. decorus</i>	7.8	8.0 ± 1.5	20
<i>M. annulipes</i>			
♀	4.7	5.2 ± 1.8	12
♂	0	0	0
♀+♂	4.7	5.2 ± 1.8	12
Tomísidos	12.5	12.8 ± 2.9	32
SITIO II			
13-17/ago/02 (N= 561)			
<i>M. decorus</i>	8.0	18.0 ± 3.7	45
<i>M. annulipes</i>			
♀	1.2	2.8 ± 0.8	7
♂	0.7	1.6 ± 0.9	4
♀+♂	1.9	4.4 ± 1.2	11
Tomísidos	9.9	22.4 ± 4.4	56

5.5. Tamaño corporal

La longitud del cuerpo de ejemplares de *M. decorus* registrados en las cabezuelas de *D. coccinea* durante los muestreos, varió de 0.15 a 0.60 cm (Tabla 5.3). *M. decorus* presentó el mayor promedio de tamaño corporal el 7-8/ago/01 alcanzando 0.45 cm, mientras que el mayor tamaño corporal de *M. annulipes* fue de 0.4 cm el 18/ago/02 en el sitio I.

Tabla 5.3. Tamaño corporal de *M. decorus* y *M. annulipes* (hembras y machos) en dos sitios diferentes en la Reserva del Pedregal de San Ángel. *nd*= no hubo datos.

	Longitud corporal ¹ (cm ± e.e)	Intervalo (cm)	<i>n</i>
SITIO I			
1/ago/01			
<i>M. decorus</i>	0.32 ± 0.01	0.15 - 0.60	47
<i>M. annulipes</i>			
♀	0.30 ± 0.01	0.20 - 0.50	21
♂	0.26 ± 0.31	0.20 - 0.35	4
7-8/ago/01			
<i>M. decorus</i>	0.45 ± 0.36	0.20 - 0.65	16
<i>M. annulipes</i>			
♀	0.37 ± 0.16	0.20 - 0.60	35
♂	0.24 ± 0.05	0.10 - 0.40	5
18/ago/02			
<i>M. decorus</i>	0.27 ± 0.01	0.20 - 0.40	20
<i>M. annulipes</i>			
♀	0.40 ± 0.38	0.20 - 0.60	12
♂	<i>Nd</i>	<i>nd</i>	0
SITIO II			
13-17/ago/02			
<i>M. decorus</i>	0.33 ± 0.004	0.20 - 0.50	45
<i>M. annulipes</i>			
♀	0.35 ± 0.01	0.10 - 0.50	7
♂	0.32 ± 0.02	0.30 - 0.40	4

¹Tamaño desde el frente del prosoma al extremo del opistosoma

5.6. Abundancia de trips y edad de las inflorescencias

En el sitio I se encontró un efecto significativo de la fecha de muestreo (7-8/ago/2001 y 7-8/sep/2001) ($F_{1,105} = 41.40$, $p < 0.01$), de la edad de las cabezuelas florales ($F_{4,105} = 8.39$, $p < 0.01$) y de la interacción fecha \times edad ($F_{4,105} = 2.85$, $p = 0.027$) sobre la abundancia de trips por capítulos de *D. coccinea* (Andeva de dos vías; Fig. 5.1).

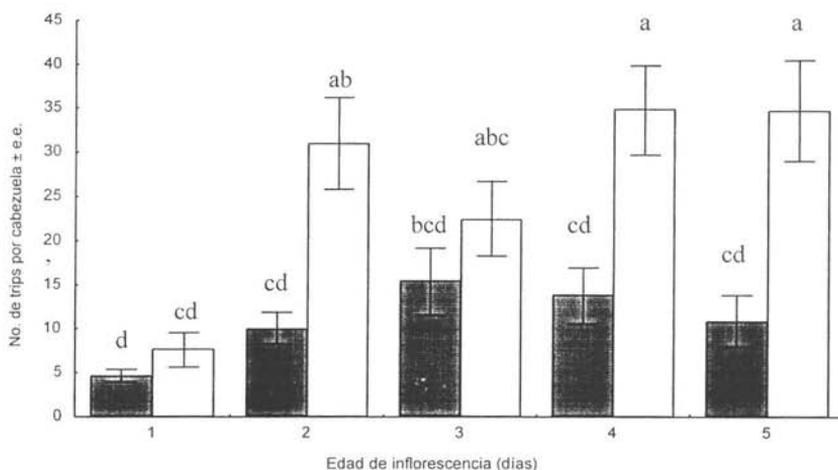


Figura 5.1. Variación temporal de la abundancia de trips asociados a los capítulos de *D. coccinea* en el sitio I en la Reserva del Pedregal de San Ángel el 7-8/ago ($n = 49$, barras grises) y el 7-8/sep ($n = 66$, barras blancas) de 2001. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $p < 0.05$ (prueba de Tukey).

En agosto no se registraron diferencias estadísticamente significativas en la abundancia de trips en función de las edades de los capítulos florales (prueba de Tukey; Fig 5.1). En contraste, las cabezuelas de un día de edad en septiembre tuvieron significativamente menor número de trips por capítulo que las cabezuelas de edades dos a cinco (Edad 1: 7.6 ± 1.96 trips/capítulo; Edad 2-5: 30.69 ± 2.55 trips/capítulo). En general, se observó un aumento en la abundancia de trips entre agosto y septiembre del 43% (agosto: 11.25 ± 1.33 trips/capítulo; septiembre: 25.95 ± 24.24 trips/capítulo).

5.7. Presencia de tomísidos y abundancia de trips

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la abundancia de trips en las cabezuelas de *D. coccinea* con y sin tomísido ($F_{1,84} = 2.76$, $p = 0.1$) ni un efecto significativo de la edad ($F_{4,84} = 2.35$, $p = 0.06$) ni de la interacción tipo de cabezuela (con/sin tomísido) \times edad ($F_{4,84} = 0.91$, $p = 4.56$) sobre la densidad de trips en las cabezuelas muestreadas en agosto de 2001. Agrupando los datos de edad se encontró que las cabezuelas con tomísido tuvieron 14.1 ± 2.4 trips/capítulo de *D. coccinea* (3-57; $n = 28$), entre tanto las cabezuelas sin tomísido registraron 11.0 ± 1.8 trips/capítulo (0-50; $n = 66$).

5.8. Temperatura

La temperatura registrada en las cabezuelas de *D. coccinea* ocupadas por *Misumenops decorus* varió de 11.8 a 31.9°C, mientras que las ocupadas por *Misumenoides annulipes* registraron una temperatura de entre 10.2 y 30.0°C (Tabla 5.4). Estos datos fueron obtenidos entre las 9:00 y las 16:00.

Tabla 5.4. Temperaturas (°C) registradas en las cabezuelas florales de *D. coccinea* ocupadas por *M. decorus* y *M. annulipes* en dos muestreos realizados en la Reserva del Pedregal de San Ángel en 2001. Los datos fueron obtenidos en observaciones realizadas entre las 9:00 y las 16:00.

Fecha	Temperatura (°C)					
	<i>M. decorus</i>			<i>M. annulipes</i>		
	Intervalo	$\bar{x} \pm e.e$	<i>n</i>	Intervalo	$\bar{x} \pm e.e$	<i>n</i>
1/ago/01	11.8- 31.0	24.2 \pm 0.3	47	10.2- 29.0	24.9 \pm 0.4	25
7-8/ago/01	13.3- 29.8	27.1 \pm 0.54	16	11.2 \pm 30.0	26.6 \pm 0.4	40

5.9. Uso de capítulos florales en función de la altura

La altura a la que se encontraban los tomísidos en *D. coccinea* no difirió de manera estadísticamente significativa entre especies en ninguno de los muestreos (Tabla 5.5). *M. decorus* se encontró entre 57 y 208 cm ($138.0 \pm e.e. 2.6$ cm), mientras que a *M. annulipes* se le encontró entre 83 y 203 cm (136.0 ± 2.6 cm). Asimismo, la distribución de frecuencias de los tomísidos en función de la altura fue independiente de la especie en todos los muestreos realizados (Tabla 5.6).

Por otro lado, el 7-8/ago/01 se encontró que *M. annulipes* se ubicó significativamente más cerca del meristemo apical de la planta que *M. decorus* (12.8 cm más cerca; Tabla 5.7). Asimismo, el 7-8/ago/01, *M. annulipes* usó plantas significativamente más pequeñas (156.7 ± 5.2 cm) que las que usó *M. decorus* (181 ± 8.1 cm; Tabla 5.8), lo cual explica la diferencia entre los tomísidos en función de la distancia a la punta y la coincidencia en la altura a la cual se encontraban ambas especies.

Tabla 5.5. Altura ($\pm e.e$) de los capítulos florales de *D. coccinea* usados por *M. decorus* y *M. annulipes* en tres fechas diferentes (1/ago/01, 7 y 8/ago/01 y 18/ago/02) en el sitio I y uno (13-17/ago/02) en el sitio II. Muestreos realizados en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Los datos entre paréntesis denotan el intervalo y *n* el tamaño de muestra.

Fecha	Altura (cm)		gl	<i>t</i>	<i>p</i>
	<i>M. decorus</i>	<i>M. annulipes</i>			
SITIO I					
1/ago/01	138.7 \pm 4.1 (79-193; n= 47)	133.1 \pm 4.0 (83-171; n= 25)	70	0.899	n.s
7 y 8/ago/01	152.9 \pm 7.1 (110-200; n= 16)	141.5 \pm 4.6 (92-203; n= 40)	54	1.329	n.s
18/ago/02	146.9 \pm 7.5 (91-208; n= 20)	137.6 \pm 6.5 (103-181; n= 12)	30	0.834	n.s
SITIO II					
13-17/ago/02	128 \pm 4.1 (57-196; n= 45)	128.6 \pm 4.8 (113-154; n=11)	54	0.373	n.s
Datos agrupados	138 \pm 2.6 (57-208; n= 128)	136.4 \pm 2.6 (83-203; n= 88)			

Tabla 5.6. Comparación de la distribución de frecuencias entre *M. decorus* y *M. annulipes* en función de la altura de los capítulos florales de *D. coccinea*. Datos de cuatro muestreos realizados en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Las frecuencias fueron agrupadas en tres intervalos de altura (<80-116, 134-170 y 188-224<).

Fecha	χ^2	gl	p
SITIO I			
1/ago/01	2.772	3	n.s
7 y 8/ago/01	4.755	3	n.s
18/ago/02	0.461	3	n.s
SITIO II			
13-17/ago/02	2.648	2	n.s

Tabla 5.7. Distancia (\pm e.e.) entre el meristemo apical y las cabezuelas de *D. coccinea* usadas por dos especies de tomísidos en el sitio I dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Fecha	Distancia a la punta (cm)				gl	t ¹	p
	<i>M. decorus</i>	n	<i>M. annulipes</i>	n			
1/ago/01	27.2 \pm 3.2	47	26.16 \pm 6.7	25	70	1.096	n.s
7-8/ago/01	28.1 \pm 5.5	16	15.3 \pm 2.0	40	54	2.186	< 0.05

¹ prueba de t para datos heteroscedásticos.

Tabla 5.8. Altura (\pm e.e.) de las plantas de *D. coccinea* usadas por las dos especies de tomísidos (*M. decorus* y *M. annulipes*) en dos muestreos realizados en el sitio I dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Los datos entre paréntesis denotan el intervalo y n el tamaño de muestra.

Fecha	Altura (cm)		gl	t ¹	P
	<i>M. decorus</i>	<i>M. annulipes</i>			
1/ago/01	165.9 \pm 4.8 (88-222; n= 47)	159.2 \pm 5.01 (125-230; n= 25)	70	0.893	0.374
7-8/ago/01	180.9 \pm 8.1 (134-230; n= 16)	156.7 \pm 5.2 (102-210; n= 40)	54	4.429	< 0.0001

¹ prueba de t para datos heteroscedásticos.

En casi todos los casos (excepto en *M. annulipes* el 1/ago/01), se encontró una relación positiva y significativa entre la altura de la planta y la altura a la que se encontraban las dos especies de tomísidos, así como entre la altura de la planta y la distancia de los tomísidos a la punta (Tabla 5.9). Sólo se registraron diferencias entre las especies de tomísidos en las pendientes de las regresiones de altura de la planta vs. altura de las arañas en el muestreo del 7-8/ago/01 (Tabla 5.9).

Tabla 5.9. Análisis de regresión entre la altura de *D. coccinea* y la altura a la que se ubican *M. decorus* y *M. annulipes*, así como entre la altura de *D. coccinea* y la distancia al meristemo apical de la planta de estas especies de tomísidos. Datos obtenidos en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Letras diferentes dentro de una fecha y variable denotan diferencias significativas entre especies en sus pendientes (prueba de *t*; Zar, 1999).

Variable	Intercepto	Pendiente	n	r ²	F	P
1/ago/01						
Altura de <i>M. decorus</i>	33.9 ± 14.39	0.632 ± 0.08 ^a	47	0.550	55.066	< 0.0001
Altura de <i>M. annulipes</i>	143.1 ± 26.88	-0.063 ± 0.16 ^a	25	0.006	0.141	0.709
Distancia a la punta de <i>M. decorus</i>	-33.9 ± 14.39	0.368 ± 0.08 ^A	47	0.293	18.686	< 0.0001
Distancia a la punta de <i>M. annulipes</i>	-143.1 ± 26.88	1.063 ± 0.16 ^A	25	0.638	40.572	< 0.0001
7-8/ago/01						
Altura de <i>M. decorus</i>	34.1 ± 28.71	0.657 ± 0.16 ^a	16	0.557	17.635	0.0008
Altura de <i>M. annulipes</i>	11.7 ± 8.73	0.828 ± 0.05 ^a	40	0.858	230.564	< 0.0001
Distancia a la punta de <i>M. decorus</i>	-34.1 ± 28.71	0.343 ± 0.16 ^A	16	0.256	4.827	0.045
Distancia a la punta de <i>M. annulipes</i>	-11.7 ± 8.73	0.172 ± 0.05 ^B	40	0.208	9.958	0.003

5.10. Preferencia de capítulos florales de distinto color ligular

La distribución de frecuencias de *M. decorus* y *M. annulipes* en cabezuelas de distinto color ligular fue igual. Esto significa que ambas especies no difieren en sus preferencias y que se distribuyen al azar en cabezuelas de distintos colores (Fig 5.2).

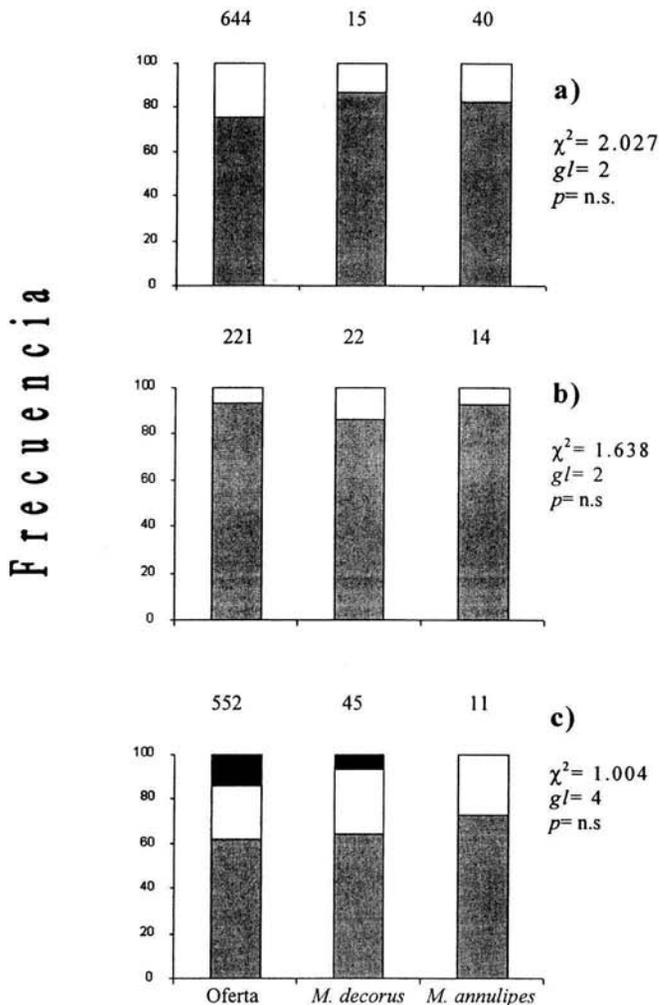


Figura 5.2. Comparación entre la oferta de colores ligulares de *D. coccinea* en el campo y el uso que *Misumenops decorus* y *Misumenoides annulipes* le dan a este atributo. Color ligular anaranjado (barras grises), amarillo (barras blancas), rojo (barras negras). Datos correspondientes a tres muestreos: (a) 7-8/ago/01, (b) 18/ago/01 en el sitio I y (c) 13-17/ago/02 en el sitio II. Los tamaños de muestra se ubican encima de las barras.

5.11. Uso de cabezuelas de distinto tamaño

5.11.1. *Longitud ligular*. Se encontró un efecto estadísticamente significativo de la fecha de muestreo ($F_{2,154} = 18.604$, $p < 0.001$) pero no de la especie de tomísido ($F_{1,154} = 0.376$, $p = 0.54$) ni de la interacción especie \times fecha ($F_{2,154} = 1.389$, $p = 0.252$) sobre la longitud ligular de las cabezuelas florales de *D. coccinea* usadas por los tomísidos en el sitio I (Fig 5.3). El 1/ago/01 ambas especies de tomísidos usaron cabezuelas con lígulas de mayor tamaño mientras el 7-8/ago/01 así como el 18/ago/02, tales estructuras en uso se redujeron significativamente.

El 13-17/ago/02 en el sitio II no se observaron diferencias estadísticamente significativas en la longitud ligular de los capítulos usados por *M. decorus* y *M. annulipes* ($t = 0.646$, $gl = 52$ y $p = 0.521$; *M. decorus*: 1.8 ± 0.07 cm, *M. annulipes*: 1.7 ± 0.13).

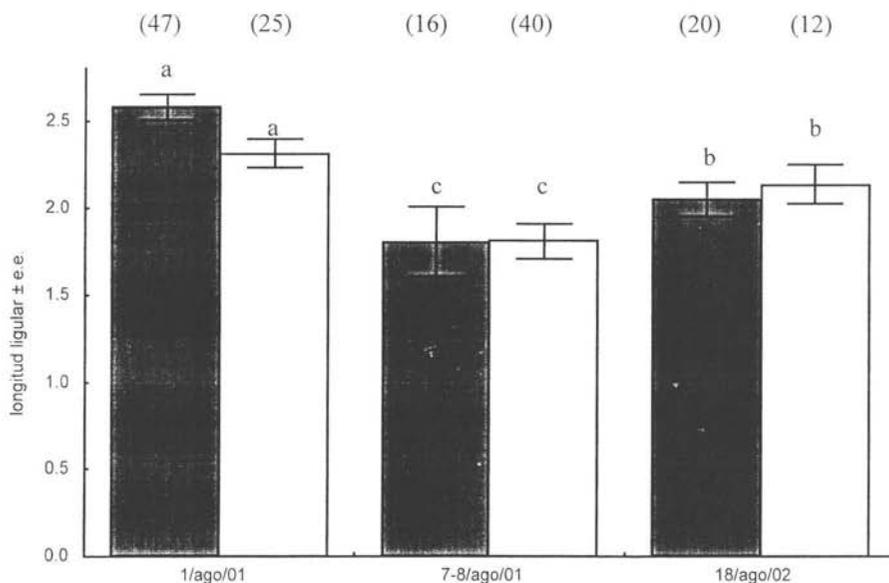


Figura 5.3. Variación temporal de la longitud ligular de los capítulos florales de *D. coccinea* usados como hábitat por *Misumenops decorus* (barras grises) y *Misumenoides annulipes* (barras blancas) en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Letras diferentes denotan diferencias significativas (prueba de Duncan) con $P < 0.05$. Los números entre paréntesis señala el tamaño de muestra.

5.11.2. *Diámetro del disco floral.* Se encontró un efecto significativo de la fecha de muestreo ($F_{2,154} = 19.871, p < 0.001$) pero no de la especie de tomisido ($F_{1,154} = 0.053, p = 0.817$) ni de la interacción especie \times fecha de muestreo ($F_{2,154} = 0.338, p = 0.713$) sobre el diámetro del disco de las cabezuelas florales de *D. coccinea* utilizadas como hábitat por los tomisidos en el sitio I (Fig 5.4). El 1/ago/01, tanto *M. decorus* como *M. annulipes* usaron discos florales de significativamente mayor tamaño que el 7-8/ago/01 y el 18/ago/02.

Por otro lado, el 13-17/ago/02 en el sitio II no se observaron diferencias en el diámetro del disco floral de los capítulos de *D. coccinea* usados por *M. decorus* (1.2 ± 0.06 cm) y *M. annulipes* (1.5 ± 0.06 ; $t = 0.568, gl = 54$ y $p = 0.572$).

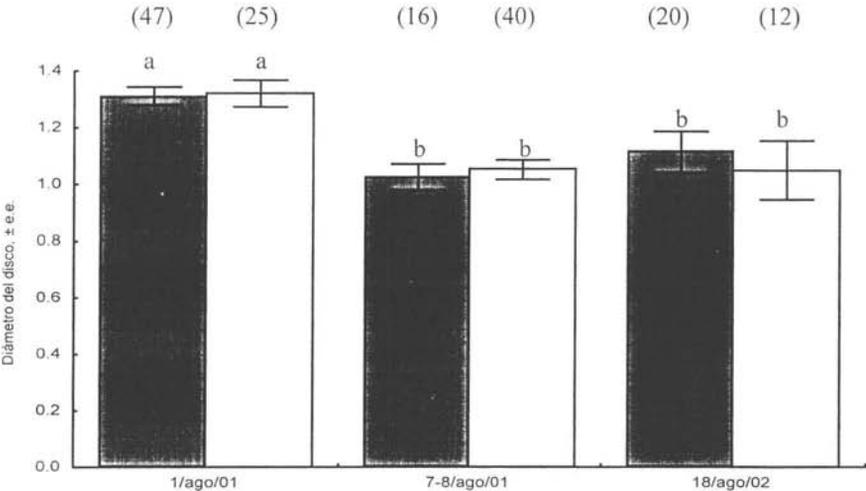


Figura 5.4. Variación temporal del diámetro del disco de los capítulos florales de *D. coccinea* usado como hábitat por *Misumenops decorus* (barras grises) y *Misumenoides annulipes* (barras blancas) en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Letras diferentes denotan diferencias significativas (prueba de Duncan) con $P < 0.05$. Los números entre paréntesis señalan el tamaño de muestra.

5.12. Ubicación de las arañas en la cabezuela floral

No se encontraron diferencias significativas entre especies de tomísidos en el microhábitat utilizado (sobre lígula vs. bajo lígula) en los capítulos florales de *D. coccinea*. Sin embargo, el 7-8/ago/01, *M. annulipes* se encontró significativamente más frecuentemente debajo de las lígulas que sobre ellas (Tabla 5.10).

Tabla 5.10. Sitios de ubicación dentro de la cabezuela (sobre lígula vs. bajo lígula) seleccionado por *Misumenops decorus* y *Misumenoides annulipes* en los capítulos florales de *D. coccinea* en cuatro distintos muestreos en la Reserva del Pedregal de San Ángel. *n* denota el número de ejemplares registrados.

Fecha	Especie	%		n	χ^2^* (gl= 1)	P	χ^{2**} (gl= 2)	P
		bajo	sobre					
SITIO I								
1/ago/01	<i>M. decorus</i>	57	42	47	1.04	n.s	0.29	n.s
	<i>M. annulipes</i>	64	36	25	1.96	n.s		
7-8/ago/01	<i>M. decorus</i>	38	62	16	1.00	n.s	4.75	n.s
	<i>M. annulipes</i>	69	31	39	5.76	<0.05		
18/ago/02	<i>M. decorus</i>	55	45	20	0.20	n.s	0.02	n.s
	<i>M. annulipes</i>	54	46	11	0.90	n.s		
SITIO II								
13-17/ago/02	<i>M. decorus</i>	57	70	127	1.33	n.s	2.40	n.s
	<i>M. annulipes</i>	33	51	84	3.85	n.s		

* compara la distribución de la especie contra un modelo de equidistribución.

** compara la distribución de frecuencias de ambas especies, calculando los esperados con una tabla de contingencia.

5.13. Uso de capítulos en función de la edad

No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre especies de tomísidos en el uso de capítulos florales de *D. coccinea* de acuerdo con su edad ($\chi^2_4 = 6.17, p > 0.05$; Fig 5.5). Se observa una tendencia general, por parte de ambas especies de arañas a usar capítulos de *D. coccinea* de mayor edad, presentando una mayor abundancia de tomísidos en cabezuelas de cuatro días de edad.

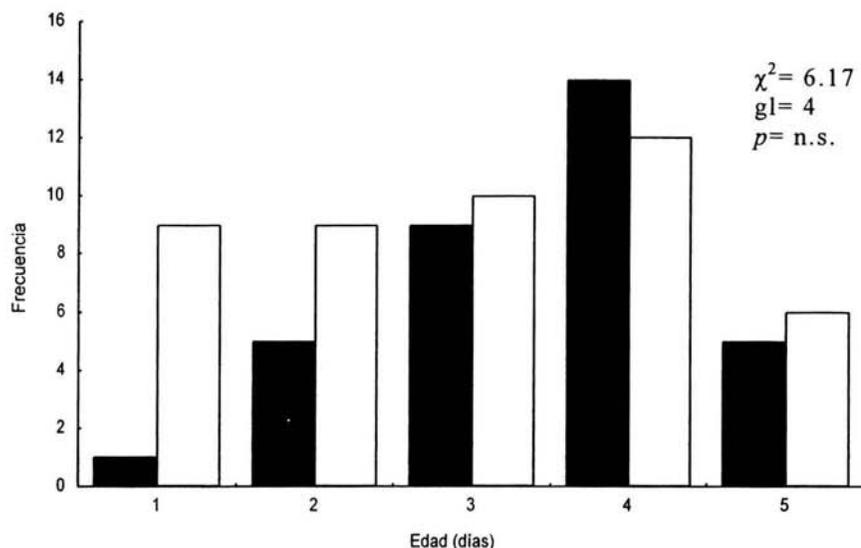


Figura 5.5. Frecuencia de arañas Thomisidae en capítulos florales de *D. coccinea* en función de la edad por parte de *Misumenops decorus* ($n = 34$, barras grises) y de *Misumenoides annulipes* ($n = 46$, barras blancas). Datos agrupados de los muestreos realizados en el sitio I el 7-8/ago/01 y el 18/ago/02.

5.14. Selección de hábitat

Al analizar los atributos de las cabezuelas de *Dahlia coccinea* obtenidos en el muestreo realizado el 13-17/ago/2002 en el sitio II, se encontró una correlación significativa y positiva de la edad con la longitud ligular y con el daño ligular; así mismo, la longitud ligular estuvo correlacionada positivamente con el diámetro del disco pero de manera negativa con el daño ligular (Tabla 5.11).

Tabla 5.11. Matriz de índices de correlación entre atributos de las cabezuelas de *Dahlia coccinea*. Muestréos realizados el 13-17/ago/2002 en la Reserva del Pedregal de San Ángel. En todos los casos $gl = 677$. *** $p < 0.001$.

	Altura del capítulo	Longitud de lígula	Diámetro del disco	Daño ligular
Edad del capítulo	0.045	0.135***	0.068	0.343***
Altura del capítulo		0.047	-0.031	-0.026
Longitud ligular			0.082*	-0.220***
Diámetro del disco				-0.013

La presencia de *Misumenops decorus* sobre las cabezuelas florales de *D. coccinea* varió por efecto de la edad de éstas, pero no por efecto del color ligular ni de la altura de las cabezuelas (Tabla 5.12). No se probó el efecto de la longitud ligular ni del daño ligular en la presencia de *M. annulipes*, por ser rasgos correlacionados con la edad de la inflorescencia (Tabla 5.11). El ajuste obtenido con el modelo lineal generalizado explicó el 1.31% de la variación de la presencia de *M. decorus* en cabezuelas de distintas características de *D. coccinea*. En particular, la presencia de *M. decorus* estuvo relacionada positivamente con la edad de la cabezuela ($\chi^2_1 = 7.39$, $p < 0.01$; 1.31% de variación).

De igual manera, la presencia de *Misumenoides annulipes* sobre las cabezuelas florales de *D. coccinea* varió por efecto de la edad de éstas, pero no por efecto del color ligular, ni de la altura de las cabezuelas. No se probó el efecto de la longitud ligular y daño ligular en la presencia de *M. decorus* por ser rasgos correlacionados con la edad de la inflorescencia (Tabla 5.13). El ajuste correspondiente a la selección de hábitat de *M.*

annulipes explicó el 2.32% de la variación (Tabla 5.13). La selección de capítulos por parte de *M. annulipes* estuvo positivamente asociada con la edad de las cabezuelas ($\chi^2_1 = 6.38$, $p < 0.05$; 1.23% de variación) y con el término cuadrático edad \times edad ($\chi^2_1 = 5.65$, $p < 0.05$; 1.09% de variación).

No se encontraron diferencias significativas en el uso de capítulos de *Dahlia coccinea* en función de la edad por parte de *Misumenoides annulipes* y *Misumenops decorus* ($\chi^2_4 = 6.11$, $p > 0.05$; Fig 5.6)

Tabla 5.12. Resumen de resultados obtenidos al ajustar, con modelos lineales generalizados, datos morfológicos de las características florales de *Dahlia coccinea* determinantes para la presencia de *Misumenops decorus*. Muestreos realizados el 13-17/ago/2002 en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Fuente de variación	χ^2	gl	% de variación	p
Edad del capítulo	7.39	1	1.31	< 0.01
Error	554.11	678	98.69	
Total	561.47		100	

Tabla 5.13. Resumen de resultados obtenidos al ajustar, con modelos lineales generalizados, datos morfológicos de las características florales de *Dahlia coccinea* determinantes para la presencia de *Misumenoides annulipes*. Muestreos realizados el 13-17/ago/2002 en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Fuente de variación	χ^2	gl	% de variación	P
Edad del capítulo	6.38	1	1.23	< 0.025
Edad x Edad del capítulo	5.65	1	1.09	< 0.025
Error	504.04	678	97.68	
Total	516.02		100	

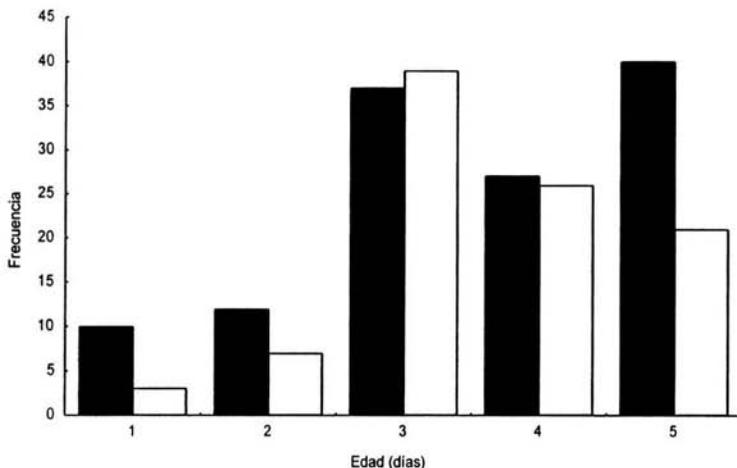


Figura 5.6. Frecuencia de arañas Thomisidae en capítulos florales de *D. coccinea* de distinta edad por parte de *Misumeops decorus* ($n= 126$, barras grises) y de *Misumenoides annulipes* ($n= 86$, barras blancas). Muestras realizadas en el sitio II el 13-17/ago/2002 en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

5.15. Efecto de la presencia de los tomísidos en la producción de achenios

No se encontraron diferencias significativas por el efecto de la presencia de tomísidos (*M. decorus* + *M. annulipes*) sobre la producción de achenios (con tomísido: $34.4 \pm e.e. 4.19$ achenios/infrutescencia, $n= 26$; Sin tomísido: 34.1 ± 4.63 achenios/infrut, $n= 18$; Andeva de una vía: $F_{1,42} = 0.013$, $P = 0.716$). Tampoco se encontraron diferencias significativas por el efecto de la presencia de *Misumenoides annulipes* sobre la producción de achenios (Con *M. annulipes*: 29.3 ± 3.92 achenios/infrut, $n= 33$; Sin *M. annulipes*: 28.0 ± 3.29 achenios/infrut., $n= 31$; Andeva de una vía: $F_{1,62} = 0.013$, $P = 0.908$).

5.16. Variación diaria de la actividad depredatoria

Hubo una mayor actividad depredatoria de *M. decorus* y *M. annulipes* entre las 10:00 y 12:00, notándose otro ligero pico de actividad entre las 17:30 y 19:30. El patrón de actividad depredatoria parece ser muy similar entre especies (Fig 5.7). Se observó que durante todo el día ambas especies sólo se alimentaron de trips.

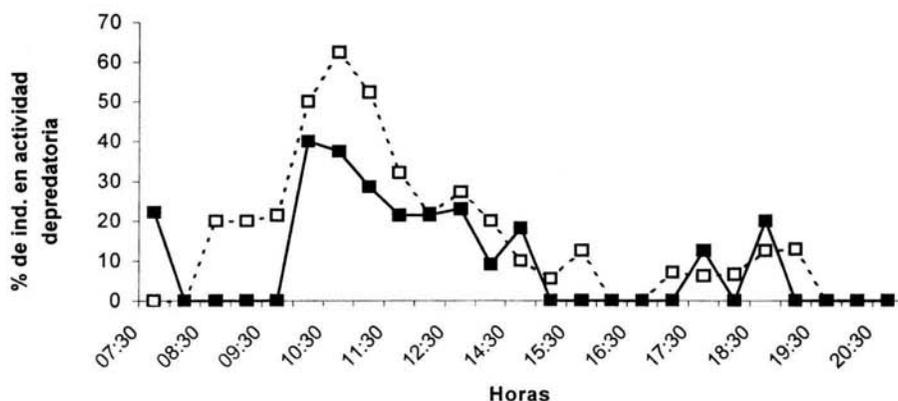


Figura 5.7. Variación diaria de la actividad de alimentación de *M. decorus* ($n=4-28$, cuadros blancos) y de *M. annulipes* ($n=8-18$, cuadros negros). Muestreo realizado entre las 7:30 y las 20:00 horas el 7/ago/02 en el sitio II dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

VI. DISCUSIÓN

6.1. Variación temporal en la densidad de capítulos

Suponemos que las diferentes densidades de capítulos de *D. coccinea* registradas en diferentes fechas son reflejo de la dinámica fenológica propia de la especie (Figueroa-Castro *et al.*, 1998), aunque la producción de cabezuelas de *D. coccinea* puede ser afectada por los niveles de precipitación anual (Z. Cano-Santana., com. pers.). En este estudio se registró un cambio dramático de la densidad de cabezuelas producidas por *Dahlia coccinea* entre el 2001 y 2002 (Tabla 5.1) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, el cual probablemente se debió, al daño floral ejercido por los chapulines, *Sphenarium purpurascens* (obs. pers.). En 2002 se registró un atraso de las primeras lluvias lo cual provocó que los individuos de *D. coccinea* experimentaran un retraso en la floración por lo cual sufrieron altos niveles de daño de *S. purpurascens* tal y como lo menciona Figueroa-Castro (2001).

6.2. Densidad de tomísidos, probabilidad de encuentro y proporción sexual

Misumenops decorus y *Misumenoides annulipes* mostraron bajos niveles de densidad, que fluctuaron entre 11.2 y 25.7 individuos/100 m² respectivamente, y niveles de infestación que variaron de 8.0 a 17.5% (Tabla 5.2), por lo tanto, la probabilidad de encuentro entre las especies y los diferentes sexos fue baja (ver sección 5.4). Sin embargo, debido a que cuando se realizó este análisis no se contaba con los resultados de preferencia y selección de hábitat, supusimos que todos los capítulos presentaban la misma calidad de hábitat para las arañas (es decir, que los capítulos tenían la misma probabilidad de ser ocupados), de tal manera que estos resultados pueden estar subestimando la probabilidad de encuentro real entre ambas especies y los diferentes sexos. Así que si *M. decorus* y *M. annulipes* buscan capítulos con las mismas características específicas, éstos pueden estar incrementando la probabilidad de encuentro y la probabilidad de que ambas compitan.

Utilizando los argumentos de Morse (1998) podemos llegar a pensar que la baja cantidad de machos encontrados en los capítulos de *D. coccinea* se debe, posiblemente,

tanto a una alta vagilidad como a conductas de forrajeo diferentes. De tal manera que la proporción sexual observada puede estar sesgada en función de diferencias en las conductas de forrajeo y movilidad.

6.3. Uso y selección de hábitat

En el presente trabajo, de manera general, no se encontraron diferencias entre especies en el uso y la preferencia de hábitat, según se discute a continuación. El hecho de que no se hayan encontrado diferencias en el uso de los capítulos entre ambas especies de tomísidos nos hace pensar de nueva cuenta que el nicho de estas especies es muy similar, lo que aumenta la probabilidad de competir o de comerse entre sí.

6.3.1. *Color ligular.* Contrario a lo que se esperaba, *M. annulipes* no presentó preferencia por los capítulos con lígulas amarillas (ver sección 5.10) lo que invalida la hipótesis de una conducta críptica por parte de esta araña. Posiblemente el color ligular no es una característica de selección por parte de ambas especies debido a las razones que se enumeran a continuación.

(1) El disco floral siempre es amarillo a pesar del color ligular y es allí donde se pueden localizar las arañas, en particular a *M. annulipes*. La coloración de las lígulas tampoco es importante para *M. decorus*, la cual presenta coloración verde, parda y blanca. Se detectaron ejemplares de ambas especies de color blanco, el cual es asociado a arañas que no se han alimentado (Schmalhofer, 2000) lo que las hace, posiblemente, evidentes en el capítulo. De hecho, la asociación entre *M. decorus* y *D. coccinea* no es tan específica ni estrecha, pues se ha observado a esta araña en *Mulenbergia robusta*, *Buddleia cordata*, *Wigandia urens* y *Cosmos bipinnatus* (obs. pers.; E. Zamorán, com. pers.; M. Flores, com. pers.) y se sabe que es la especie más abundante sobre la vegetación de la Reserva del Pedregal de San Ángel (Ibarra, 1979).

(2) Al no estar especializadas en alimentarse de polinizadores, ya que también comen trips, ninguna de las especies está sometida a eficientizar sus sistemas de ataque a polinizadores y por ende, no dependen de la eficiencia de los colores ligulares para atraer polinizadores. Sin embargo, ésto puede cambiar conforme incrementa el tamaño corporal y las necesidades alimenticias, ya que es posible que una de tantas funciones que tiene el refugio ligular de forma cilíndrica que las hembras de 6 mm de *M. annulipes* hacen, sea para eficientizar sus

ataques sobre este gremio de visitantes florales, debido a que esta estructura puede cubrir a la araña evitando ser vista por los polinizadores, permitiendo estar cerca de la pista de aterrizaje.

(3) El hecho de que no haya una preferencia de ubicación (sobre lígulas/bajo lígulas) por parte de ambas especies (Tabla 5.10) apoya la conclusión de que los tomísidos no dependen de los polinizadores como fuente única de alimento, incluso el 69% de los ejemplares de *M. annulipes* registrados el 7-8/ago/01 se encontró asociado a la ubicación bajo las lígula.

6.3.2. *Altura y distancia a la punta de la planta.* Se detectó que *M. annulipes* prefirió estar más cerca del meristemo apical que *M. decorus* (Tabla 5.7); sin embargo, ambas especies no difirieron en la altura promedio utilizada (Tabla 5.5). Asimismo, la manera en que ambas especies seleccionaron las cabezuelas en función de la altura de las plantas puede ser diferente (Tabla 5.8). Por otro lado, el hecho de que *M. decorus* y *M. annulipes* difirieran en la pendiente obtenida de la relación de la altura de la planta vs. la distancia del tomísido a la punta muestra que ambas especies de tomísidos responden diferencialmente a la altura de la planta que colonizan. *M. annulipes* fue relativamente más reacia a responder a la altura de las plantas de *D. coccinea* (Tabla 5.9). Lo anterior, probablemente para mantener su distancia preferencial en el meristemo apical, lo cual no ocurre con *M. decorus*. Sin embargo, estas diferencias no fueron detectadas en un muestreo previo (obs. pers.), lo cual sugiere que esta conducta no es constante en el tiempo. La altura que alcanzan ambas especies no es debida a la acción activa de búsqueda del hábitat más alto, sino que se atienen a la biología del crecimiento de la propia planta (sección 5.9). Quizás esta conducta responde a las necesidades de las arañas por incrementar su calor corporal o por una incidencia diferencial de los visitantes florales sobre los capítulos en función de la altura de la planta; hecho que requiere de corroboración futura.

6.3.3. *Tamaño de las cabezuelas.* Las dos medidas de tamaño de las cabezuelas florales (longitud de lígula y diámetro del disco) fueron usadas de la misma manera en la selección de capítulos por parte de ambas especies. No hay evidencia que el tamaño por sí solo afecte la selección del hábitat para el acecho de la presa. En el sitio I se observó un decremento en el tamaño de las cabezuelas utilizadas por los tomísidos como hábitat a lo largo del 2001 (ver sección 5.11). Sin embargo, debido a nuestro método, no podemos distinguir si los capítulos disminuyeron de una fecha a otra o bien, si la preferencia de ambas especies de

tomísidos cambió, prefiriendo capítulos más pequeños. Esta reducción en el tamaño de las cabezuelas florales puede deberse a que conforme pasa el tiempo de floración, las plantas van perdiendo recursos.

6.3.4. Edad de las cabezuelas. Los resultados obtenidos por medio del ajuste de modelos lineales generalizados (GLIM) señalan que la variable más importante para que los capítulos fuesen elegidos por ambas especies fue su edad (Tablas 5.12 y 5.13). Sin embargo, la longitud de lígulas, el diámetro del disco y el daño ligular estuvieron correlacionados con la edad (Tabla 5.11), de tal manera no se pudo identificar cuál o cuáles variables aportaban mayor devianza al modelo. Se pudo detectar, que conforme incrementa la edad del capítulo, el tamaño de las cabezuelas y la cantidad de flores en anthesis se incrementa, tal y como lo registró Figueroa-Castro (2001), afectando la atracción de polinizadores. Los resultados sugieren que la condición fundamental para que las arañas escojan un capítulo es la calidad neta que tenga el capítulo como proveedor de recursos a dos gremios fundamentales: los polinizadores y los herbívoros florales, lo que explica la presencia de tomísidos en capítulos de cinco días de edad con pocas lígulas y poco atractiva para los polinizadores. Los resultados hacen evidente que el patrón de uso de capítulos en función de la edad es similar entre los tomísidos y los trips (Figs. 5.1, 5.5 y 5.6). Es posible que la presencia y abundancia de trips sea el factor determinante para que los tomísidos seleccionen los capítulos que usarán, a pesar de que aun no tenemos evidencias (sección 5.7), dado que los trips constituyen un alimento importante para los tomísidos de todos los tamaños, lo cual no sucede con algunos polinizadores, debido a la incapacidad de los tomísidos pequeños para atrapar abejas y abejorros (Bailey, 1985; Cloarec, 1991; Erickson y Morse, 1997; Morse, 1999a).

6.3.5. Posición en la cabezuela. La ubicación de los tomísidos en las inflorescencias (Tabla 5.10) muestra que ambas especies se encuentran con mayor frecuencia bajo las lígulas que sobre ellas comprometiendo su tiempo de acecho de polinizadores al permanecer alejados de la pista de aterrizaje. Es posible que se ubiquen bajo las lígulas por las siguientes razones: (a) para termorregular, (b) para forrajear trips que se encuentran bajo lígula (obs. pers.) (c) para escapar de parasitoides, aunque en el presente estudio no se registraron parasitoides.

6.4. Actividad depredatoria de los tomísidos

Durante las observaciones de variación diurna de la depredación de ambas especies de tomísido, se registró únicamente ataques a trips (sección 5.16). Es posible que estos insectos lleguen a saciar a los tomísidos. La dinámica de la actividad depredatoria diurna sugiere que tanto *Misumenops decorus* como *Misumenoides annulipes* comparten patrones diurnos de alimentación similares (Fig. 5.7).

Por otra parte, el efecto que la presencia de tomísidos tuvo sobre la cantidad de trips no fue notorio, debido quizás, a la baja actividad depredatoria y a la alta capacidad de colonización de estos herbívoros florales (ver Kirk, 1997), de tal manera que los trips parecen ser una fuente segura de alimento para las arañas siempre y cuando, la inflorescencia provea de los recursos necesarios para atraer a los trips.

6.5. Efecto de la presencia de los tomísidos en la producción de aquenios

La presencia de los tomísidos no tuvo efecto sobre la producción de aquenios por cabezuela en *D. coccinea* (sección 5. 15) ya que la interacción entre éstos es débil debido a varias posibles razones. En los análisis realizados por Wilkinson *et al.* (1991) y Morse (1986a) no se encontró efecto alguno asociado a los saltícidos ni a los tomísidos sobre la producción de semillas, debido a que éstos no ocuparon de manera continua la umbrela ni modificaron los pétalos o alguna otra estructura floral que pudiese modificar la conducta del polinizador, como ocurrió en el caso de *Phlox roemeriana* y *Misumenops celer* (Ott *et al.*, 1998). Estas observaciones son consistentes con lo visto en el presente trabajo, aunque en este caso sí se observaron alteraciones en lígulas de *D. coccinea* ocasionadas por hembras de *M. annulipes*, las cuales fueron poco frecuentes (cinco modificaciones ligulares registradas en los dos años de observaciones) y no cubrían ni alteraban las rutas de acceso al disco floral. Ott *et al.* (1998) registró un decremento significativo en el éxito reproductivo de *Haploppapus venetus* (Polemoniaceae) por parte de *Misumenops celer* y sugiere que esto se debió a que esta planta es anual y en el sitio de estudio sólo producían una sola flor, la cual era encapuchada con los propios pétalos de la planta de manera total o parcial (aproximadamente 70%) por parte de las arañas, de tal manera que si la araña no se encontraba presente en la flor, la alteración continuaba. Esta modificación se registró en el

5% de las flores de la población; sin embargo, Ott *et al.* (1998) concluye que el efecto de *M. celer* en la producción de semillas de *P. roemeriana* al nivel de la población es mínimo. Se sugiere que el efecto de *M. decorus* y *M. annulipes* sobre la producción de achenios de *D. coccinea* es débil por las siguientes razones:

1. Actividad depredatoria basada principalmente en trips (ver sección 5.16).
2. Altos costos de forrajeo de trips que provocan que los tomísidos pasen mucho tiempo bajo la cabezuela, reduciendo las tasas de depredación a polinizadores.
3. No todos los tomísidos tienen el mismo tamaño corporal y consecuentemente, no todos pueden atacar a los polinizadores importantes para *D. coccinea* como *Apis mellifera*, *Bombus* sp. y moscas de la familia Syrphidae como el género *Cheilosia* sp. (Figueroa-Castro, 1997).
4. Presión de depredación nula después de la ingestión de trips, que puede provocar saciedad de aproximadamente de 1 h mientras que la ingesta de una abeja o mariposa, le lleva a un tomísido de gran tamaño (5 a 6 mm) un periodo de 24 a 36 h (ver secciones 5.1 y 5.16).
5. Alta vagilidad y baja fidelidad al capítulo por parte de los individuos de ambas especies de tomísidos (ver sección 5.1). Morse (1986a) y Wilkinson *et al.* (1991) discuten que la presión de depredación por tomísidos no es persistente por mucho tiempo en un mismo capítulo o estructura floral, tal y como fue observado en este sistema.
6. La presencia de los tomísidos no es detectada por los polinizadores debido a que se encuentran junto al disco floral en posición de ataque, o bajo las lígulas, o dentro de la estructura cilíndrica formada de lígulas, permitiendo que los polinizadores visiten el capítulo sin advertir el riesgo de depredación a distancia, el cual, determinaría sus actividades de forrajeo.

6.6. Bondad de los métodos

Debido a que no se conocía la historia natural ni las especies de los tomísidos asociados a *D. coccinea*, los métodos se fueron ajustando y modificando en función del nivel de comprensión de la biología del sistema en estudio. Los primeros dieron lugar a una percepción de la complejidad y magnitud del sistema, de tal manera que ambas experiencias fungieron como una prospección que moldearía los demás muestreos.

Por otro lado, en los muestreos del sitio I no se pudo determinar las preferencias de hábitat de ambas especies de tomísidos debido a que sólo se registraron las características de los capítulos usados por ambas especies sin contabilizar ni caracterizar todos los capítulos disponibles o sea, la oferta de recurso, permitiendo únicamente, analizar las diferencias en la selección de hábitat entre *M. decorus* y *M. annulipes* pero no sus preferencias. Por ejemplo, en la sección 5.11 no se puede determinar si el uso de diferentes tamaños de estructuras florales entre fechas, se debió a un cambio en la preferencia de los tomísidos o a un cambio fenológico en el tamaño de estas estructuras debido a una disminución en los recursos de las plantas. Es por ello que para el análisis realizado en el sitio II se hicieron los registros necesarios para obtener la preferencia de hábitat de cada especie y se empleó el programa GLIM versión 3.77.

Un problema que complicó el trabajo, tanto de campo como estadístico, fueron los bajos niveles de infestación de ambas especies y, debido a que la aplicación de los métodos con área implica una alta inversión de tiempo, se utilizaron métodos sin área, lo que permitió aumentar la cantidad de registros del uso del hábitat.

En lo concerniente al análisis de los efectos de la presencia de los tomísidos en el éxito reproductivo de *D. coccinea*, al no haber controlado, en el sitio I (2001), el color ligular la especie de tomísidos y el tamaño de tomísido, se confirió una cierta debilidad a los tratamientos, por lo cual se fue más estricto en el estudio realizado en el sitio II durante el 2002, ya que se consideraron únicamente capítulos de lígulas amarillas e individuos de *M. annulipes*, sin embargo, debido a los bajos niveles de infestación no nos pudimos dar el lujo de discriminar en términos del tamaño a aquellas arañas que serían parte del tratamiento y cuáles no. Hay que considerar también, el hecho de que no se pudo contar con la presencia constante de las arañas en los capítulos; sin embargo, esta baja fidelidad de los tomísidos es parte intrínseca de su biología. Este mismo hecho aumentó la dificultad de hacer un análisis profundo y detallado de la actividad diurna de depredación (ver sección 5.16).

6.7. Conclusiones y perspectivas

Tanto *M. decorus* como *M. annulipes* usan de la misma manera los capítulos de *D. coccinea*, basando su selección de uso de hábitat en función de la edad de las inflorescencias, la cual está correlacionada positivamente tanto con el tamaño de las cabezuelas, como con la cantidad de flores en antesis (Figuroa-Castro, 2001), el nivel de daño ligular y la abundancia de trips. Lamentablemente no pudimos determinar cuál de estos factores fue el determinante para la selección de capítulos. Sin embargo, la presencia de trips es clave para que los tomísidos se muestren interesados en permanecer en las inflorescencias.

Los tomísidos asociados a *D. coccinea* presentan interacciones directas de baja magnitud, como una baja actividad depredatoria tanto de trips como de polinizadores, una modificación física de los capítulos casi nula, y también una baja densidad en los manchones de esta hierba, de tal manera que no se encontraron efectos indirectos producidos por los tomísidos. Por otro lado, *D. coccinea*, beneficia directamente a los tomísidos aportando refugio, mientras que de manera indirecta proporciona alimento (polinizadores y herbívoros florales) para las arañas. También hay que considerar la probabilidad de que estas especies compitan, ya que usan características de hábitat muy similares.

Se puede concluir diciendo que ambas especies de tomísidos no mantienen un mutualismo indirecto con *D. coccinea* como lo supondría el modelo de cascadas tritróficas (Fig 1.2c) ya que parece más una interacción comensalista que pende de la cadena tritrófica dependiendo de controles del tipo ascendente. Este modelo comensalista (Fig 6.1) que se propone, es similar al modelo de comensalismo indirecto que presenta Wootton (1994a) debido a que las interacciones están desbalanceadas, ya que los tomísidos no aportan beneficios ni perjudican al éxito reproductivo de *D. coccinea*, mientras que ésta aporta hábitat y alimento. Las consideraciones que Addicott (1986) emplea para evaluar los beneficios en una interacción mutualista pueden ser aplicados, a este caso, para esbozar las razones de por qué los beneficios no están balanceados en el sistema analizado en el presente trabajo.

- (a) “Que los mutualistas se encuentren involucrados en muchos estadios de su historia de vida”. Se han observado arañas de diversos tamaños corporales (Tabla 5.3) asociadas a *D. coccinea*, e incluso se han registrado cuatro actos copulatorios por parte de *M. annulipes* en capítulos florales de esta compuesta. En contraste, *M. decorus* presenta una baja especificidad a *D. coccinea*, lo que sugiere que esta especie no depende, al menos en términos de sobrevivencia de esta planta.
- (b) “Que los mutualistas sean capaces de incrementar la disponibilidad de recursos limitantes”. *D. coccinea* incrementa la disponibilidad de recursos limitantes (alimento y refugio) a ambas especies de tomísidos además de incrementar la abundancia de los individuos y consecuentemente, la probabilidad de encuentro entre los diferentes sexos de estas arañas, al servir como sitios de reunión.
- (c) “La complejidad del mutualismo”. *Dahlia coccinea* beneficia tanto la supervivencia (provee alimento) y la reproducción (aumenta probabilidad de encuentros sexuales, alimento constante y sitios de anidación de los tomísidos).

Los puntos anteriormente discutidos muestran como *D. coccinea* aporta beneficios a ambas especies de tomísidos mientras que éstos no le aportan un beneficio ni un perjuicio a la planta. De tal manera, podríamos considerar a *Dahlia coccinea* como una especie clave (Hunter y Price, 1992), y a los tomísidos como una especie que presenta interacciones directas débiles.

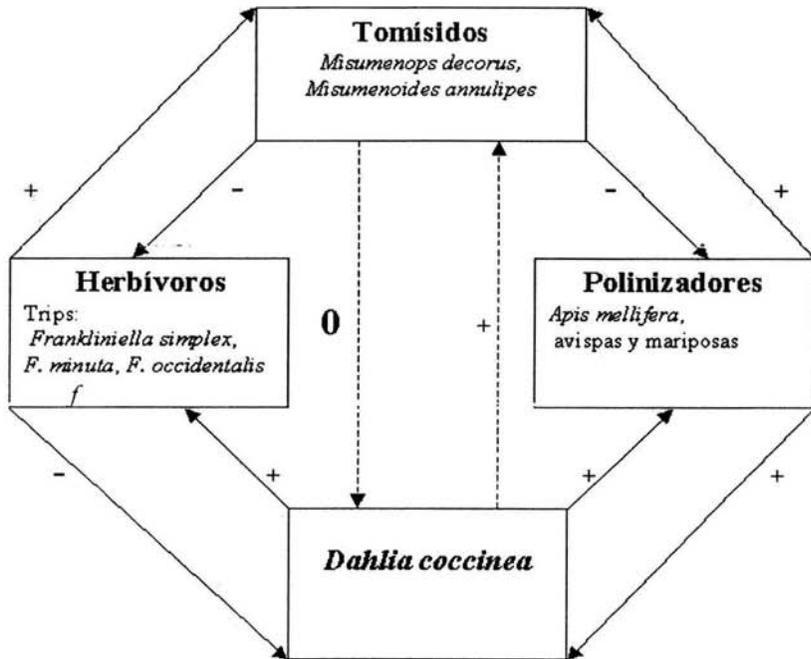


Figura 6.1. Diagrama de interacciones en el sistema *Dahlia coccinea*-visitadores florales tomísidos. Las líneas continuas denotan efectos directos mientras que las punteadas denota interacciones indirectas. El número 0 denota ausencia de una interacción indirecta debida una interacción débil. Los herbívoros y polinizadores que se muestran son aquellas especie que comparten en interacción tanto *D. coccinea* como *M. decorus* y *M. annulipes*.

Con el objetivo de profundizar en el conocimiento de la manera en la que los tomísidos seleccionan los capítulos de *D. coccinea* se sugiere hacer un análisis de uso de hábitat como el realizado en el sitio II (contabilizando oferta y uso de recursos) a lo largo de la temporada de floración e incluyendo la abundancia de trips en el modelo de GLIM, así como implementar metodologías que logren separar todos aquellos factores que se encuentran correlacionados con el factor edad (ver sección 6.3.4).

También sería pertinente hacer observaciones detalladas de campo de ambas especies de tomísidos para analizar el ciclo de vida de los tomísidos, sus tasas de alimentación y las presas que se cazan en los diferentes estadios de desarrollo de las arañas. Por otro lado, un criadero de tomísidos podría facilitar la experimentación al controlar los tamaños corporales de las arañas y reducir la varianza en los trabajos experimentales.

La presencia de efectos directos fuertes es importante para producir efectos indirectos notables que se detecten en sistemas complejos de especies interactuantes; sin embargo, la mayoría de los estudios consideran interacciones sólo entre tres o cuatro especies, no quedando claro hasta donde pueden llegar tales efectos. Sin embargo, Wilson (1986) considera que a través de estos efectos se pueden percibir niveles superiores de adaptación de las especies, las cuales modifican el contexto comunitario con el fin de obtener un incremento en su adecuación. Como ya se ha mencionado, casi todos los trabajos que se han realizado bajo este marco teórico han medido los efectos en función de las fluctuaciones en la abundancia de las poblaciones, lo cual no es sencillo e incluso, como Wootton (1994a) menciona, muchas veces es muy frustrante. Se necesitan hacer muchos experimentos naturales para estudiar a los efectos indirectos, y para esto se necesita conocer la biología de cada especie que interactúa, así como hacer diseños metodológicos y estadísticos encaminados a controlar la gran varianza intrínseca de estos estudios.

Finalmente, es importante adentrarse en estas técnicas y conceptos, ya que pueden plantear nuevas preguntas y soluciones, con el fin último de redondear el conocimiento de los complejos patrones y procesos que se dan al interior de las comunidades ecológicas.

Literatura citada

- Abrams, P.A. 1983. Arguments in favor of higher order interactions. *The American Naturalist*, 121: 887-891.
- Abrams, P.A. 1987. Indirect interaction between species that share a predator: varieties of indirect effects. Pp. 38-54. En: Kerfoot, W. C. y A. Sih (eds.). *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- Addicott, J.F. 1986. On the population consequences of mutualism. Pp. 425-436. En: Diamond, J. y T. J. Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, Nueva York.
- Aldrich, J.R. y T.M. Barros. 1995. Chemical attraction of male crab spiders (Araneae, Thomisidae) and kleptoparasitic flies (Diptera, Milichiidae and Chloropidae). *The Journal of Arachnology*, 23: 212-214.
- 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, UNAM., México. 49 pp.
- Anaya, M.C. 1999. Variación temporal de los niveles de herbivoría de las Compositae de la Reserva del Pedregal de San Ángel (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM., México. 76 pp.
- Arizmendi, M.C., A. Espinoza y J.F. Ornelas. 1994. Las aves del Pedregal de San Ángel. Pp. 239-260. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva del Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM., México.
- Bailey, P.C.E. 1985. "A prey in the hand", multiprey capture behaviour in a sit-and-wait predator *Ranatra antra* (Heteroptera: Nepidae), the water stick insect. *Journal of Ethology*, 3: 105-112.
- Baker, H.G. y P.D. Hurd Jr. 1968. Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology*, 13:385-414.
- Barth, F.G. 1993. Sensory guidance in spider precopulatory behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 104A: 717-733.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1996. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Omega, Barcelona. 1148 pp.
- Bender, E.A., T.J. Case y M.E. Gilpin. 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology*, 65:1-13.

- Bentley, G.E. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*, 57: 815-820.
- Billick, I. y T.J. Case. 1994. Higher order interactions in ecological communities: What are they and how can they be detected? *Ecology*, 75: 1529-1543.
- Browne, B.L. 1995. Ontogenic changes in feeding behavior. Pp. 307-342. En: Chapman, R. F. y G. de Boer (eds.). *Regulatory Mechanisms in Insect Feeding*. Chapman and Hall, Nueva York.
- 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, UNAM., México. 198 pp.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*, 41: 58-68.
- Carrillo, T.C. 1995. El Pedregal de San Ángel. U.N.A.M, México. 177 pp.
- Carroll, C.R. y D.H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:231-258.
- Case, T.J. y E.A. Bender. 1981. Testing for higher order interactions. *The American Naturalist*, 118: 920-929.
- Cates, R.G., G.H. Orians, D.F. Rhoades, J.C. Schultz y C.S. Tomoff. 1977. Resource utilization systems: the plant- foliage eater-predator system. Pp. 166-196. En: Orians, G.H. y O.T. Solbrig (eds.). *Convergent Evolution in Warm Deserts*. Dowden, Hutchinson, and Ross, Stroudsburg, Filadelfia.
- César-García, F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 105 pp.
- Cloarec, A. 1991. Handling time and multi-prey capture by a water bug. *Animal Behaviour*, 42: 607-613.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press, Berkeley.
- Crawley, M.J. 1989. Insects herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 34: 531-564.
- Denno, R.F. y M.S. McClure. 1983. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, Nueva York.

- Doris, P.R. 1970. Spiders collected from mud dauber nest in Mississippi. *Journal of Kansas Entomological Society*, 43: 10-11.
- Erickson, K.S. y D.H. Morse. 1997. Predator size and the suitability of a common prey. *Oecologia*, 109: 608-614.
- Figueroa-Castro, D.M. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 111 pp.
- 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, UNAM, México. 95 pp.
- Figueroa-Castro, D.M y Z. Cano-Santana. 2004. Floral visitor guilds of five allochronic flowering Asteraceous species in axeric community in Central México. *Environmental Entomology*. 33: (en prensa).
- Figueroa-Castro, D.M., Z. Cano-Santana y E. Camacho-Castillo. 1998. Producción de estructuras reproductivas y fenología de cinco especies de compuestas en una comunidad xerófila. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 63: 67-74.
- Flecker, A.S. 1992. Fish trophic guilds and structure of a tropical stream: weak direct versus strong indirect effects. *Ecology*, 73:927-40.
- Foelix, R.F. 1996. *Biology of Spiders*. Oxford University Press, Nueva York. 328 pp.
- Fretwell, S. 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine*. 20:169-185.
- Fritz, R.S. y D.H. Morse. 1985. Reproductive success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*. *Oecologia*, 65: 194-200.
- García, E. 1964. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana). García, México. 71 pp.
- Gertsh, W.J. 1979. *American spiders*. Van Nostrand Reinhold, Nueva York. pp
- Glim. 1985. Royal Statistical Society, London.
- Greco, C.F. y P.G. Kevan. 1994. Contrasting patch choosing by anthophilous ambush predators: vegetation and floral cues for decision by crab spider (*Misumena vatia*) and males and females of an ambush bug (*Phymata americana*). *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1583-1588.
- Hairston, N.G., F.E. Smith y L.B. Solbodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 94: 421-425.

- Harper, J.L. 1977. *The Population Biology of Plants*. Academic Press, Nueva York.
- Higashi, M. y B.C. Patten. 1989. Dominance of indirect causality in ecosystems. *The American Naturalist*, 133: 288-302.
- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition and structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12: 197-229.
- Holl, A. 1987. Coloration and chromes. Pp. 16-25. En: Nentwing, W. (ed.). *Ecophysiology of Spiders*. Springer-Verlag, Berlín.
- Hunter, M.D. y P.W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heretogeneity and relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73: 724-732.
- Ibarra, G. 1979. Las arañas Labidognatha de la parte norte del Pedregal de San Ángel. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 106 pp
- Jackson, M.T. 1966. Effects of microclimate on spring flowering phenology. *Ecology*, 47: 407-415.
- Janetos, A.C. 1982. Foraging tactics of tow gulids of web-spinning spiders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 19-277.
- Jensen, S.E. 2000. Insecticide resistance in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Integrated Pest Management Reviews*, 5(2):131-146.
- Kirk, W.D.J. 1997. Feeding. Pp. 119-174. En: Lewis, T. (ed.). *Thrips as Crop Pests*. Cabinternational, Cambridge.
- Krell, F. y F. Krämer. 1998. Chemical attraction of crab spiders (Araneae, Thomisidae) to flower fragrance component. *The Journal of Arachnology*, 26: 117-119.
- Lockley, T.C., O.P. Young y J.L. Hayes. 1989. Nocturnal predation by *Misumena vatia* (Araneae, Thomisidae). *The Journal of Arachnology*, 17: 249-251.
- Louda, S.M. 1982. Inflorescence spiders: a cost/benefit analysis for the host plant, *Haplopappus veneetus* Blake (Asteraceae). *Oecologia*, 55: 185-191.
- Mason, L.G. 1977. Prey preference and ecological sexual dimorphism in *Phymata americana*. *Melin. American Midland Naturalist*, 97: 293-299.
- Messina, F.J. 1981. Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: Interactions on goldenrod (*Solidago* sp.). *Ecology*, 62: 1433-1440.

- Mitchell, R.J. 2001. Path analysis: Pollination. Pp. 217-234. En: Sheiner S. M. and J. Gurevitch (eds.). Design and Analysis of Ecological Experiments. Oxford University Press, Oxford.
- Morin, P.J. 1999. Community Ecology. Blackwell Science. Nueva Brunswick, Massachusetts. 424 pp.
- Morin, P.J., S.P. Lawlor y E.A. Johnson. 1988. Competition between aquatic insects and vertebrates: experimental measure of interaction strength and higher order interactions. Ecology, 69: 1401-1409.
- Morse, D.H. 1979. Prey capture by the crab spider *Misumena calycina* (Araneae: Thomisidae). Oecologia, 39: 309-319.
- Morse, D.H. 1981. Prey capture by crab spider *Misumena vatia* (L.) (Thomisidae) on three common native flowers. American Midland Naturalist, 105: 358-367.
- Morse, D.H. 1984. How crab spiders (Araneae, Thomisidae) hunt at flowers. The Journal of Arachnology, 12: 302- 316.
- Morse, D.H. 1985. Nests and nest-site selection of the crab spider *Misumena vatia* (Araneae: Thomisidae). The Journal of Arachnology, 13: 383- 390.
- Morse, D.H. 1986a. Predatory risk to insects foraging at flowers. Oikos, 46: 223- 228.
- Morse, D.H. 1986b. Foraging behavior of crab spiders (*Misumena vatia*) hunting on inflorescences of diferent quality. American Midland Naturalist, 116: 341- 347.
- Morse, D.H. 1988a. Interactions between the crab spider *Misumena vatia* (Clerck) (Araneae) and its Ichneumonid egg predaor *Trychosis cyperia townes* (Hymenoptera). The Journal of Arachnology, 16: 132-135.
- Morse, D.H. 1988b. Cues associated with patch-choice decisions by foraging crab spiders *Misumena vatia*. Behaviour, 107: 297-313.
- Morse, D.H. 1989. Milkweed pollinia predation risk to flowers-visiting insects by the crab spider *Misumena vatia*. American Midland Naturalist, 121: 188-193.
- Morse, D.H. 1992. Predation on dispersing *Misumena vatia* spiderlings and its relationship to maternal foraging decisions. Ecology, 73: 1814-1819.
- Morse, D.H. 1993a. Choosing hunting sites with little information: patch-choice responses of crab spiders to distant cues. Behavior Ecology, 4: 61-65.
- Morse, D.H. 1993b. Some determinants of dispersal by crab spiderlings. Ecology, 74: 427-432.

- Morse, D.H. 1998. The roles of prey and flower quality in the choice of hunting sites by adult male crab spiders *Misumena vatia* (Araneae, Thomisidae). *The Journal of Arachnology*, 26: 238-243.
- Morse, D.H. 1999a. Location for successful strikes on prey by juvenile crab spiders *Misumena vatia* (Araneae, Thomisidae). *The Journal of Arachnology*, 27: 171-175.
- Morse, D.H. 1999b. Choice of hunting site as a consequence of experience in later-instar crab spider. *Oecologia*, 120: 252-257.
- Morse, D.H. y R.S. Fritz. 1982. Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*. *Ecology*, 63: 172-182.
- Muma, M.H. y W.F. Jeffers. 1945. Studies of spiders prey fo several mud-dauber wasps. *Annals of the Entomological Society of America*, 38: 245- 255.
- 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*. UNAM., México.
- Olive, C.W. 1980. Foraging specializations in orrb-weaving spiders. *Ecology*, 61: 1133-1144.
- Olive, C.W. 1982. Behavioral response of a sit-and-wait predator to spatial variation in foraging gasin. *Ecology*, 63: 912-920.
- Oswald, J.S., A. P. Beckerman y K. M. O'Brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*, 78: 1388-1399.
- Ott, J.R., J.A. Nelson y T. Caillouet. 1998. The effect of spider- mediated flower alteration on seed production in golden-eye phlox. *The Southwestern Naturalist*, 43: 430- 436.
- Oyama, K. 1999. La coevolución. Pp. 153-171. En: Núñez-Farfán, J. y L.E. Eguiarte (comp.). *La Evolución Biológica*. UNAM, México.
- Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49: 667-685.
- Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Harper Collins, Nueva York. 486 pp.
- Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. Mcpheron, J.N. Thompson y A.E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insects herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecological and Systematics*, 11: 41-66.

- Pringle, C.M., G.A. Blake, A.P. Covich, K.M. Buzby y A. Finley. 1993. Effects of omnivorous shrimp in montane tropical stream: sediment removal, disturbance of sessile invertebrates and enhancement of understoryalgal biomass. *Oecologia*, 93: 1-11.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecological and Systematics*, 15: 523-575.
- Real, L. 1980. On uncertainty and the law of diminishing returns in evolution and behaviour. Pp 37-64. En: Staddon, J. E. R. (ed.) *Limits to Action: the Allocation of Individual Behaviour*. Academic Press, Nueva York.
- Riechert, S.E. y C.R. Tracy. 1975. Thermal balance and prey availability: bases for a model relating web-sit characteristics and spider reproductive success. *Ecology*, 56: 256-284.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (D.F. México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México*, 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.
- Salisbury, E.J. 1942. *The Reproductive Capacity of Plants*. Bell Ltd., Londres.
- Sánchez, S.O. 1980. *La Flora del Valle de México*. Herrero, México. 519 pp.
- Schmalhofer, V.R. 1999. Thermal tolerances and preferences of the crab spider *Misumenops asperatus* and *Misumenoides formosipes* (Araneae, Thomisidae). *The Journal of Arachnology*, 27: 470- 480.
- Schmalhofer, V.R. 2000. Diet-induced and morphological color changes in juvenile crab spider (Araneae, Thomisidae). *The Journal of Arachnology*, 28: 56-60.
- Sih, A. 1980. Optimal behaviour: can foragers balance two conflicting demands? *Science*, 210: 1041-1042.
- Skinner, G.J. y J.B. Whittaker. 1981. An experimental investigation of inter-relationship between the wood-ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 50: 313-326.
- Soberón, J., M.C. Rosas y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo*, 99: 25-38.
- Strauss, S.Y. 1991. Indirect effects in community ecology: their definition study and importance. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 206- 210.

- Sørensen, P.D. 1969. Revision of the genus *Dahlia* (Compositae, Heliantheae-Coreopsidinae). *Rhodora*, 71: 309-416.
- Sørensen, T. 1941. Temperature relations and phenology of the northeast Greenland flowering plants. *Meddelelser om Gronland*, 125: 1-305.
- Thompson, J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago. 376 pp.
- Tietjen, W.J. y J.S. Rovner. 1982. Chemical communication in lycosids and other spiders. Pp. 249-279. En: Witt, P. N. y J. S. Rovner (eds.). *Spider Communication Mechanisms and Ecological Significance*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- 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.
- Vandermeer, J. 1980. Indirect mutualism: variations on a theme by Stephen Levine. *The American Naturalist*, 116:441-448.
- Whittaker, J.B. 1979. Invertebrate grazing, competition and plant dynamics. Pp. 207-222. En: Anderson, R.M., B.D. Turner y L.R. Taylor (eds.). *Population Dynamics*. Blackwell, Oxford.
- Wilbur, H.M. y Fauth, J.E. 1990. Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey. *American Naturalist*, 135: 176-204.
- Wilkinson, K., D. Westmoreland y G.R. Westmoreland. 1991. Effects of spider predation on insect visitation and pollination of Queen Ann's Lace. *American Midland Naturalist*, 125: 364-367.
- Wilson, D.S. 1986. Adaptive indirect effects. Pp. 425-436. En: Diamond, J. y T. J. Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, Nueva York.
- Wilson, M.F. y R.I. Bertin. 1979. Flower-visitors, nectar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. *Canadian Journal of Botany*, 57:1380-1388.
- Wootton, J.T. 1993. Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interactions chains and interaction modifications. *The American Naturalist*, 141: 71-89.
- Wootton, J.T. 1994a. The nature and consequences of indirect effects in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 443-466.
- Wootton, J.T. 1994b. Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis. *Ecology*, 75:151-165.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey.
663 pp.