



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**FLORIVORÍA EN ESPECIES EPÍFITAS DE
TILLANDSIA (BROMELIACEAE) POR *Eurytoma
werauhia* GATES, EN YUCATÁN, MÉXICO**

Tesis que presenta

URI YAEL RAMÍREZ VÁZQUEZ

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: OPCIÓN RECURSOS NATURALES)

Mérida, Yucatán, México

2023

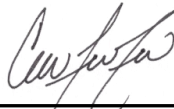
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Uri Yael Ramírez Vázquez** titulado **Florivoria en especies epífitas de *Tillandsia* (Bromeliaceae) por *Eurytoma weruehia* Gates, en Yucatán, México**, fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, en la línea de Cambio Global en Ecosistemas Neo-Tropicales, en el laboratorio de Fisiología Vegetal del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. Casandra Reyes García, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente



Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 17 de abril de 2023

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Biól. Uri Yael Ramírez Vázquez

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y forma parte del proyecto titulado “Florivoría en especies epífitas de *Tillandsia* (Bromeliaceae) por *Eurytoma werauhia* Gates, en Yucatán, México.” bajo la dirección de la Dra. Casandra Reyes García.

AGRADECIMIENTOS

A CONACYT por la beca otorgada (CVU 1079437) para realizar mis estudios de posgrado.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY) por permitir el uso de sus instalaciones para el desarrollo de este proyecto.

Al Proyecto CONACYT-INEGI 290916 por los recursos otorgados.

A la Dra. Casandra Reyes García mi más sincero agradecimiento por su dirección, consejos, apoyo y paciencia a lo largo de estos años.

A la Dra. Celene M. Espadas Manrique por todo el apoyo brindado en las salidas de campo, por los consejos, sugerencias y sabiduría que me ha aportado en todo este tiempo, ha sido un pilar a lo largo de mi posgrado, de todo corazón gracias.

A mi comité tutorial a la Dra. Ivón M. Ramírez Morillo y a la Dra. Alejandra González Moreno por sus valiosas aportaciones, sugerencias y comentarios durante los exámenes tutoriales y revisión del documento, lo que llevó a enriquecer más el proyecto.

A los miembros de mi comité revisor de tesis, la Dra. Lizette Cicero Jurado y al Dr. Ricardo Álvarez Espino por sus observaciones y comentarios que enriquecieron este trabajo.

Al Biol. Alfredo Dorantes por su valioso apoyo y sabiduría en las salidas de campo.

A la Ing. Silvia Andrade Canto por su apoyo con las fotografías del microscopio electrónico de barrido.

Al Dr. Ricardo X. Álvarez Espino por recibirme en su laboratorio del GERMOLAB, por proporcionarme equipo a pesar de la pandemia y por los consejos y el apoyo que me otorgó

Al M.C. León Ibarra por apoyarme en la toma de fotografía de la avispa.

Gracias a mis compañeros de Unidad de Recursos Naturales, sobre todo a los del Laboratorio de Fisiología Vegetal por su apoyo, consejos durante los seminarios y a lo largo de mi proyecto.

A mis amigos Marypaz Ramirez, Pedro Ruiz, Diego Garza, Gerardo Linares, Emely Matú, Celeste Ventura, Susana Dzid, Ángel Gómez, León Ibarra, Maribel Martínez, Guadalupe Robles por el apoyo, palabras de ánimo, consejos y compañía.

DEDICATORIA

A MI FAMILIA POR SIEMPRE BRINDARME SU APOYO INCONDICIONAL

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
CAPÍTULO I	5
ANTECEDENTES.....	5
1.1 INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL	5
1.1.2 HERBIVORÍA FLORAL O FLORIVORÍA	6
1.1.3 LA FENOLOGÍA EN LAS INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL	6
1.2 EL GÉNERO <i>EURYTOMA</i>	7
1.2.1 MORFOLOGÍA Y CICLO DE VIDA	7
1.2.2 GÉNERO <i>EURYTOMA</i> COMO FLORÍVORO DE BROMELIACEAE	9
1.3 EPIFITAS DEL GÉNERO <i>TILLANDSIA</i>	10
1.3.1 <i>TILLANDSIA</i> EPIFITAS DE YUCATÁN	12
1.4 LA INFLUENCIA DE FACTORES CLIMÁTICOS SOBRE LOS ORGANISMOS DE ESTUDIO	14
1.5 ECOSISTEMAS DE YUCATÁN	15
1.6 JUSTIFICACIÓN	17
1.7 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	18
1.8 HIPÓTESIS	18
1.9 OBJETIVO GENERAL	19
1.10 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	19
CAPITULO II	21
2.1 MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
2.1.1 ÁREA DE ESTUDIO	21
2.1.2 DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE BROMELIÁCEAS DE ESTUDIO	22
2.1.3 CARACTERIZACIÓN DEL CICLO DE VIDA DE <i>EURYTOMA</i>	24
2.1.4 IDENTIFICACIÓN DE LA ESPECIE FLORÍVORA	25
2.1.5 FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS BROMELIAS Y LA PRESENCIA DE <i>EURYTOMA</i> SP.	25
2.1.6 CARACTERIZACIÓN DE LOS RASGOS DE LAS INFLORESCENCIAS	26
2.1.7 CÁLCULO DE ÍNDICES Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO	28
CAPITULO III	31
3.1 RESULTADOS	31
CAPÍTULO IV	61
4.1 DISCUSIÓN	61
CAPITULO V	69
5.1 CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	69
BIBLIOGRAFÍA	71

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1.- Representación del ciclo de vida holometábolo de la familia Eurytomidae (modificado de Sharkey y Fernández, 2006)	8
Figura 1.2.- Esquema de la inflorescencia de <i>Tillandsia</i> (modificado de Ramírez <i>et al.</i> , 2004). 12	
Figura 2.1.- Sitios de estudio (matorral de duna costera y selva baja caducifolia).	22
Figura 2.2.- Inflorescencias de las especies de estudio. a) <i>T. balbisiana</i> , b) <i>T. dasyliiriifolia</i> , c) <i>T. utriculata</i> , d) <i>T. yucatanana</i> , e) <i>T. schiedeana</i> , f) <i>T. brachycaulos</i> (Fotografías tomadas por Celene Espadas-Manrique).....	24
Figura 2.3.- Durómetro foliar construido en CICY para el presente trabajo basado en el propuesto por Dirzo <i>et al.</i> , 1982.....	27
Figura 3.1.- <i>Eurytoma werauhia</i> a) hembra b) macho (fotos tomadas por León Ibarra-Garibay).	32
Figura 3.2.- Partes de <i>E. werauhia</i> a: antena; b: vista frontal de la cabeza; c: vista posterior de la cabeza; d: vista dorsal del mesosoma; e: propodeum; f: vista lateral del mesosoma (fotos tomadas por Silvana Andrade).	33
Figura 3.3.- Partes de <i>E. werauhia</i> a: vista lateral del metasoma; b: vista lateral del peciolo; c: vista lateral de larva; d: vista anteroventral (fotos tomadas por Silvana Andrade).	34
Figura 3.4.- Ciclo de vida de <i>E. werauhia</i> en los botones florales de <i>T. balbisiana</i> . a: hembra de <i>E. werauhia</i> ovipositando en botón floral de <i>T. balbisiana</i> ; b: larva de <i>E. werauhia</i> en botón floral (flechas señalan polen y residuos en la parte superior del botón floral); c,d: larva de <i>Eurytoma</i> (flechas señalan polen alrededor de su cuerpo). (la=larva; pb= piezas bucales; pe= pétalos; br= bráctea; re= receptáculo)	36
Figura 3.5.- Ciclo de vida de <i>E. werauhia</i> en los botones florales de <i>T. balbisiana</i> . a: prepupa de <i>E. werauhia</i> (flechas señalan la cabeza y antenas); b – f: estado de pupa de <i>E. werauhia</i> (pr= prepupa; p= pupa; m= muda; pe= pétalos; br= bráctea; re= receptáculo)	37
Figura 3.6.- Ciclo de vida de <i>E. werauhia</i> en los botones florales de <i>T. balbisiana</i> . a: salida de la avispa adulta del botón floral; b, c: hembra de <i>E. werauhia</i> ; d: macho de <i>E. werauhia</i> ; (bf= botón floral; an= antena; g= gáster, o= ovipositor).....	38
Figura 3.7.- Inflorescencias de las distintas especies del matorral de duna costera a) <i>T. balbisiana</i> , b) <i>T. yucatanana</i> , c) <i>T. utriculata</i> , d) <i>T. dasyliiriifolia</i> (fotografías tomadas por Celene Espadas Manrique).	41
Figura 3.8.- Inflorescencias de las distintas especies de la selva baja caducifolia a) <i>T. balbisiana</i> , b) <i>T. schiedeana</i> , c) <i>T. yucatanana</i> , d) <i>T. brachycaulos</i> (fotografías tomadas por Celene Espadas Manrique).	42
Figura 3.9.- a) altura de las inflorescencias de las seis especies de <i>Tillandsia</i> b) Número de botones florales de las seis especies de <i>Tillandsia</i> en los dos sitios de estudio	44
Figura 3.10.- Dureza de la bráctea floral de seis especies de <i>Tillandsia</i> . los datos representan el promedio (\pm EE). las letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas.	45

Figura 3.11.- Densidad de tricomas en 1cm². Los datos representan el promedio (\pm EE). Las letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas.....4

Figura 3.12.- Severidad de *E. werauhia* en las distintas especies, en los dos sitios de estudios (MDC=matorral de duna costera y SBC= selva baja caducifolia). los datos representan el promedio (\pm EE). las letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas 47

Figura 3.13.- Porcentaje de severidad de afectaciones (por *E. werauhia* u otro tipo de afectación), botones sin algún fruto o daño y frutos en las inflorescencias de las seis especies de *Tillandsia* en los sitios de matorral de duna costera (mdc) y selva baja caducifolia (sbc). presentó otro tipo de herbivoría.48

Figura 3.14.- Relación entre la incidencia de daño a botones por *E. werauhia* y las variables morfológicas del modelo lineal generalizado mixto. Se muestran únicamente las variables independientes que resultaron significativas: a) botones florales b) altura de inflorescencia c) dureza de bráctea floral, d) presencia de tricoma 50

Figura 3.15.- Relación entre la severidad de daño por *E. werauhia* y las variables morfológicas del modelo lineal generalizado mixto. se muestran únicamente las variables independientes que resultaron significativas: a) altura de inflorescencia, b) botones florales c) presencia de tricoma d)tamaño de tricoma52

Figura 3.16 - Relación entre la incidencia de daño a botones de *E. werauhia* y las variables climáticas del modelo aditivo generalizado, en el sitio de matorral de duna costera. se muestran únicamente las variables independientes que resultaron significativas: a) tiempo, b) temperatura, c) precipitación.54

Figura 3.17.- a) Frecuencia de producción de botones florales de las especies de estudio de matorral de duna costera en los años 2018 y 2019. b) severidad de daño por *E. werauhia* a lo largo de dos años en matorral de duna costera. c) Condiciones climáticas de la estación climatológica de progreso (CONAGUA) de los años 2018 y 2019.....55

Figura 3.18.- Relación entre el daño a botones de *E. werauhia* y las variables climáticas del modelo aditivo generalizado, en el sitio de selva baja caducifolia. se muestran únicamente las variables independientes que resultaron significativas: a) precipitación, b) humedad.58

Figura 3.19.- a) Frecuencia de producción de botones florales de las especies de estudio de la selva baja caducifolia en los años 2018 y 2019. b) severidad de daño por *E. werauhia*. a lo largo de dos años en selva baja caducifolia c) condiciones climáticas de la estación climatológica de mérida (CONAGUA) en los años 2018 y 2019.59

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 3.1.- Características morfológicas de las especies de <i>Tillandsia</i> . n se refiere al número de individuos medidos. Media (\pm EE).	39
Tabla 3.2.-Resultado del modelo lineal generalizado para la proporción de botones florales con florivoría para los sitios y para las especies.	46
Tabla 3.3.-Comparaciones múltiples post hoc (prueba de tukey) de la severidad del daño por <i>E. werauhia</i>	47
Tabla 3.4.- Resumen de los resultados del GLMM con distribución binomial para la incidencia de daño. Los asteriscos indican las variables significativas, la columna Est. corresponde a los valores estimados o esperados por el modelo.....	49
Tabla 3.5.- Resumen de los resultados del GLMM con distribución binomial para la severidad de daño. Los asteriscos indican las variables significativas, la columna est. Corresponde a los valores estimados o esperados por el modelo.	51
Tabla 3.6.- Relación entre el daño a los botones y las variables climáticas en el matorral de duna costera. Resumen de los resultados del modelo aditivo generalizado (GAM) con los coeficientes del modelo. Los asteriscos indican las variables significativas;ERROR! MARCADOR NO DEFINIDO.....	53
Tabla 3.7. Relación entre el daño a los botones y las variables climáticas en la selva baja caducifolia. Resumen de los resultados del modelo aditivo generalizado (GAM) con los coeficientes del modelo. Los asteriscos indican las variables significativas	57

RESUMEN

Existen diversas interacciones biológicas que destacan por su diversidad, complejidad e importancia. La florivoría, es una interacción que comprende cualquier daño que realiza un herbívoro, a cualquier parte de una flor. Existen reportes de especies de avispas florívoras, del género *Eurytoma*, que ovipositan en botones florales de especies epifitas de *Tillandsia* (Bromeliaceae). El objetivo de este trabajo fue analizar la interacción de dicho florívoro en las inflorescencias de las especies de *Tillandsia* de una selva baja caducifolia (Dzibilchaltún) y un matorral de duna costera (San Benito) del estado de Yucatán, México. Se utilizaron datos y registros fotográficos de censos mensuales de la fenología floral de seis especies de *Tillandsia*, de donde se obtuvieron la incidencia y severidad del florívoro, así como características morfológicas de la inflorescencia de estas especies, como la altura del escapo floral, el número de espigas, el número de botones florales. Adicionalmente, se realizaron colectas de botones en campo y se identificó a *Eurytoma werauhia* como la especie florívora, desarrollando su ciclo de vida dentro de los botones florales, de aproximadamente 39.6 ± 0.80 días bajo condiciones de laboratorio. La larva de esta especie consume en su totalidad al pistilo. Encontramos que existen diferencias significativas entre la incidencia y severidad de daño de la avispa entre los sitios y entre las especies. La mayor incidencia y severidad se encontró en *Tillandsia balbisiiana* en un 87,1 % de los individuos y teniendo un promedio de severidad por la avispa del 15%. Encontramos una relación positiva entre la incidencia y severidad de daño de la avispa con la altura de la inflorescencia, mientras que el número de botones florales, aumento la incidencia, pero disminuyó la severidad, al presentar las plantas con muchos botones una floración muy larga, de manera de que muchos botones escaparon al ataque. Contrario a lo esperado, la presencia de tricomas aumentó la incidencia y severidad, si bien el tamaño de los tricomas si disminuyó la severidad. De igual forma el modelo aditivo generalizado mostró que la mayor incidencia se dio en un rango de precipitación de 60 mm a 150 mm y de temperatura de 26.8 °C a 28. 6°C y humedad relativa de 77% a 82%. En conclusión *E. werauhia* es una especie cuya larva es florívora. En donde la mayor probabilidad de severidad de daño por *E. werauhia* será mayor en las especies con mayor altura floral, sin embargo, será mayor en especies con menor número de botones florales, con presencia de tricomas y que a su vez tengan menor tamaño de tricoma. Otros caracteres de importancia como la presencia de nectarios extraflorales que pueden atraer a la avispa o de mucilago que puede proteger a la planta del ataque deben estudiarse para dilucidar su papel en la interacción.

ABSTRACT

There are several biological interactions that stand out for their diversity, complexity and importance, such as florivory, which is defined as any damage done by an herbivore to any part of a flower. There are reports of florivorous wasp species of the genus *Eurytoma*, which oviposit on flower buds of epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). The objective of this work was to analyze the interaction of florivory in the inflorescences of *Tillandsia* species from a low deciduous forest (Dzibilchaltún) and a coastal dune scrub (San Benito) in the state of Yucatán. Data and photographic records of monthly censuses of the floral phenology of six species of *Tillandsia* were used, from which the incidence and severity of florivory were obtained, as well as morphological characteristics of the inflorescence of these species, such as the height of the floral scape, the number of spikes, the number of flower buds. *Eurytoma werauhia* was identified as the florivorous species, developing its life cycle inside the flower buds, of approximately 39.6 ± 0.80 days. The larva of this species consumes the entire pistil. We found significant differences in the incidence and severity of wasp damage between sites and between species. The highest incidence and severity were found in *Tillandsia balbisiana* in 87.1% of the individuals and having an average severity by wasp of 15%. We found a positive relationship between the incidence and severity of wasp damage with height of the inflorescence, while the number of flower buds increased the incidence, but decreased the severity, as the plants with many buds had a very long flowering, so that many buds escaped the attack. Contrary to expectations, the presence of trichomes increased incidence and severity, although trichome size did decrease severity. Similarly, the generalized additive model showed that the highest incidence occurred in a precipitation range of 60 mm to 150 mm and a temperature range of 26.8 °C to 28.6°C and relative humidity of 77% to 82%. In conclusion, *E. werauhia* is a species whose larvae are florivorous. The probability of damage severity by *E. werauhia* will be higher in species with greater floral height; however, it will be greater in species with fewer flower buds, with presence of trichomes and with smaller trichome size. Other important characters such as the presence of extrafloral nectaries that may attract the wasp or mucilage that may protect the plant from attack should be studied to elucidate their role in the interaction.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre plantas y animales implican una combinación de relaciones positivas y negativas que varían según la especie y el ecosistema, por ello estas interacciones son muy complejas y diversas (Mendel *et al.*, 2009). Estas interacciones son de suma importancia ya que ayudan al mantenimiento de la biodiversidad, al flujo de energía y a la dinámica de las comunidades de los ecosistemas (Delic y Fiser, 2019; Aguilar *et al.*, 2009; Kearns *et al.*, 1998).

Las interacciones entre plantas e insectos pueden ser mutualistas o antagonistas (Mendel *et al.*, 2009; Schowalter, 2006). En el caso de las plantas, para maximizar el éxito reproductivo necesitan mantener interacciones mutualistas, como por ejemplo con los polinizadores. Para ello utilizan estrategias que incluyen rasgos morfológicos (forma, tamaño, color), recompensas florales (néctar, polen, aceites) y patrones fenológicos (estacionalidad y temporalidad en la antesis) (Aguilar, 2013; Wilmer, 2011; Bosch *et al.*, 1996; Robertson y MacNair, 1995; Faegri and van der Pijl 1966). No obstante, algunas de estas estrategias atraen a otro tipo de insectos que no son polinizadores, tal es el caso de los florívoros (Irwin y Brody, 2001).

La florivoría es el daño que realiza un herbívoro a cualquier parte de una flor (Krupnick y Weis, 1999), y tiene un efecto directo e inmediato en la reproducción de las plantas cuando son consumidos los pistilos, los ovarios o los óvulos (Willmer, 2011). Los efectos negativos de esta interacción pueden tener repercusiones complejas cuando interactúan con el mismo órgano vegetal que los mutualistas (Rusman *et al.*, 2018).

Como respuesta al efecto negativo de la florivoría y en general de la herbivoría, las plantas desarrollan estrategias adaptativas que permiten evadir o reducir el daño provocado (Beyaert *et al.*, 2012). Entre ellas están cambios en la duración y periodo de la fenología floral (Irwin *et al.*, 2004) o respuestas constitutivas, que se expresan de manera permanente en la planta (Chuncho *et al.*, 2019), como presentar tricomas y brácteas, que forman una barrera física. Los tricomas presentes en algunas especies de la familia Bromeliaceae, pueden tener otras funciones importantes además de la defensa contra herbívoros.

La familia Bromeliaceae comprende plantas herbáceas, que presentan una distribución neotropical y engloba a una gran cantidad de especies con hábitos epífitos, es decir que llevan su ciclo de vida sobre otra planta, sin parasitarla (Smith & Till, 1789). Las bromelias epífitas juegan un papel importante en la dinámica de las comunidades, promoviendo el incremento de

la biodiversidad, ya que, al estratificarse de manera vertical en el dosel de sus hospederos, sirven como hábitat de distintos organismos, así mismo, ofrecen recursos que son aprovechados por distintos animales (Ceja-Romero *et al.*, 2008). Frank y Lounibos (2008) hacen una revisión de los diversos artrópodos asociados a las bromelias, donde destacan los grupos coleóptera, lepidóptera e himenóptera como los grupos principales de herbívoros de bromelias. Sin embargo, la florivoría y sus efectos en las bromelias epifitas han sido temas poco explorados.

Existen reportes de especies de avispas pertenecientes al género *Eurytoma* (Hymenoptera: Eurytomidae) quienes ovipositan en botones florales de bromelias epifitas, de modo que la mayor parte de su ciclo de vida es florívoro (Grohme *et al.*, 2007; Gates y Cascante-Marín, 2004). La mayoría de las especies de esta familia se caracterizan por ser fitófagos (Gates, 2006), y por alimentarse de recursos florales en la etapa larvaria (Orozco-Ibarrola *et al.*, 2015; Cascante-Marín *et al.*, 2009; Grohme *et al.*, 2007; Gates y Cascante-Marín, 2004).

El objetivo de este trabajo fue analizar la interacción entre la avispa florívora y las bromelias epifitas de dos sitios, una selva baja caducifolia (Dzibilchaltún) y un matorral de duna costera (San Benito) del estado de Yucatán, México. El estudio de las interacciones planta- Insecto, nos pueden ayudar a entender la dinámica de sus poblaciones. A pesar de esto, existen pocos trabajos enfocados a las relaciones antagónicas, entre insectos y bromelias (Cooper, 2008; Winkler *et al.*, 2005; Burgess *et al.*, 2003; Picado, 1913) y en menor medida de sus inflorescencias (Schmid *et al.*, 2010; Grohme *et al.*, 2007; Pierce y Gotsberger, 2001; Bugbee, 1975;). Por ello el presente estudio contribuirá a llenar un vacío de conocimiento acerca de la florivoría por *Eurytoma* que existe sobre las inflorescencias de las *Tillandsia* epifitas, y sobre aquellos factores que pudieran llegar influir en esta interacción.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1.1 Interacciones planta-animal

Las Angiospermas representan el grupo más diverso del reino vegetal (Márquez *et al.*, 2013); junto con este grupo, los insectos representan el grupo más diverso del reino animal (Schowalter, 2006). Tanto las angiospermas como los insectos se encuentran prácticamente en todos los hábitats de la Tierra. Debido a esto, las relaciones biológicas entre estos dos grupos son muy diversas, e involucran una combinación de relaciones mutualistas y antagonistas (Mendel *et al.*, 2009).

En las relaciones mutualistas planta-insecto ambos se ven beneficiados. Una de las interacciones más estudiadas es la polinización, para lo cual las plantas con flores utilizan estrategias (atrayentes o recompensas), para atraer agentes, como los insectos, que ayudan en la transferencia del polen (gametofito masculino) al órgano femenino y con ello se pueda dar la fecundación (Kearns y Inouye, 1993). De esta manera se favorece la reproducción sexual de las plantas (Ollerton *et al.*, 2011) mientras que los insectos reciben recompensas, por ejemplo, en forma de néctar (Bronstein, 1998). Esta interacción ha llevado a las plantas a desarrollar adaptaciones que surgen en coevolución con ciertas características de los insectos con el objetivo de optimizar la polinización (Jaremo *et al.*, 1999). No obstante, en algunas ocasiones estas adaptaciones pueden ser explotadas por otros insectos antagonistas. En las interacciones antagonistas (herbivoría, parasitismo o depredación), los insectos se benefician a costa de las plantas, disminuyendo la fecundidad, el crecimiento (Haag *et al.*, 2004; Herrera *et al.*, 2002), el rango geográfico y la sucesión (Hulme 1996; Ruiz, 2012) de éstas. Por lo tanto, las interacciones antagonistas generan una presión de selección en las plantas (Fontúrbel, 2002). Para reducir dicha presión, las plantas fueron modificando algunas vías metabólicas o estructuras como defensa contra los insectos (Jaremo *et al.*, 1999). Algunas defensas morfológicas de las plantas que podemos destacar son los tricomas y la dureza de las hojas (Viejo, 1996).

Las interacciones planta-insecto juegan un papel importante en los ecosistemas, ya que pueden modificar la dinámica y distribución de las poblaciones (Hulme, 1996) además de contribuir al mantenimiento de la biodiversidad (Bascompte *et al.*, 2006).

1.1.2 Herbivoría floral o florivoría

La herbivoría es una interacción antagónica entre planta-animal, Pianka (1978) menciona que es un tipo de depredación, ya que el animal (herbívoro) se beneficia, mientras que la planta se ve perjudicada. Para Burgess (1991) la herbivoría floral o florivoría es cualquier tipo de daño hecho por un herbívoro, ya sea por un insecto o vertebrado, que causa daño al desarrollo de botones florales o flores maduras antes del desarrollo de la semilla, e incluye daño a brácteas sépalos, pétalos, estambres y pistilos, así como polen y óvulos.

Los daños causados por los florívoros pueden ser clasificados en dos tipos, directos e indirectos. El daño directo se ve reflejado cuando el florívoro consume parte o la totalidad de los gametos (polen o óvulos) así como pistilos y estambres, comprometiendo la adecuación biológica de la planta (McCall y Irwin, 2006). El daño indirecto se ve reflejado cuando altera a la polinización a través de la competencia o interferencia con polinizadores (Strauss, 1997). El estudio de la florivoría resulta de gran importancia, debido a que involucra efectos negativos sobre el potencial reproductivo de las plantas (Figueroa, 2001; Breedlove y Ehrlich, 1968).

1.1.3 La fenología en las interacciones planta-animal

La fenología es el estudio de acontecimientos biológicos recurrentes en diversos organismos, así como los factores abióticos y bióticos con los cuales podrían estar relacionados (Lieth, 1974). Estos estudios permiten comprender mejor las respuestas de las comunidades a su ambiente (Vílchez y Rocha, 2004) y a su interacción con la biota que las rodea (Gómez, 2010).

En el caso de la florivoría se tiene la interacción de dos eventos fenológicos diferentes que confluyen en el tiempo, el ciclo de vida del florívoro y el ciclo reproductivo de la planta. Para las plantas los eventos fenológicos involucran tanto eventos vegetativos como reproductivos. Estos eventos son la aparición y desprendimiento de las hojas, así como la floración, fructificación y germinación de las semillas (Morellato *et al.*, 2010). Dentro de los eventos reproductivos, la floración es una fenofase importante debido a que esta determina la formación de frutos y semillas (Parada-Quintero *et al.*, 2012; Doria, 2010; Márquez-Ramírez *et al.*, 2010;).

Los eventos reproductivos se ven influenciados por factores abióticos y bióticos. Los factores abióticos como la temperatura, la humedad y la precipitación pueden modificar la temporalidad (adelantar o retrasar) de los eventos fenológicos (Barquero, 2016; Alvarado *et al.*, 2002). Para Chaparro (2005), estos factores influyen en la cronología, intensidad y frecuencia de la fenofase

reproductiva. Sin embargo, el inicio de cada fase fenológica, depende también del hábitat donde crecen y de características intrínsecas de la especie (Croat, 1975). Adicionalmente, los factores bióticos influyen en los eventos reproductivos, interacciones mutualistas o antagónicas con organismos como los insectos, quienes pueden cambiar la frecuencia o producción de flores (Marín-Gómez, 2011; van Schaik *et al.*, 1993).

De igual forma que sucede en las plantas, las fases en el ciclo de vida de los insectos se ven influenciadas por factores abióticos y bióticos (tanto intrínsecos como extrínsecos). En zonas donde los factores climáticos, como la temperatura son extremos algunos himenópteros parasitoides tienden a modificar aspectos en su biología como el tamaño, la longevidad, la duración del ciclo de vida y la fecundidad, entre otros factores (Hance, 2007).

1.2 El género *Eurytoma*

La familia Eurytomidae, presenta especies con diferentes hábitos alimenticios, que en su mayoría son entomófagas y en menor medida fitófagas (Gibson, 2006; Arias y Delvare, 2003;). Esta familia presenta 90 géneros y 1,424 especies (Noyes, 2019), perteneciendo aproximadamente 34 géneros y 221 especies a la región neotropical (Gates, 2006).

Dentro de la familia Eurytomidae se encuentra el género *Eurytoma* (Bugbee, 1967), las especies de este género en estado larvario pueden ser barrenadoras de semillas, formadoras de agallas (Saghaei *et al.*, 2018) o florívoros (Orozco-Ibarrola *et al.*, 2015; Grohme *et al.*, 2007; Gates y Cascante-Marín, 2004). Para el continente americano tienen una distribución desde el sur de México hasta Sudamérica (Costa Rica y Brasil) (Gates y Cascante-Marín, 2004).

1.2.1 Morfología y ciclo de vida

Las especies del género *Eurytoma* tienen un amplio rango de formas, pero son generalmente robustos, teniendo un tamaño promedio de 1-3 mm, con una coloración no brillante típicamente oscura, negra, amarilla o naranja. Presentan dimorfismo sexual, los machos difieren de las hembras principalmente en su estructura antenal (Gates, 2006). Las especies del género presentan un ciclo de vida holometábolo (Figura 1.1).

En su etapa larvaria las especies del género *Eurytoma* son principalmente fitófagas, comedoras de semilla, minadoras del tallo, agalladoras y florívoras (Gates, 2006). Dentro de este género

encontramos algunas especies que son herbívoras de plantas epífitas como orquídeas y bromelias. Para las orquídeas, se ha descrito a la especie *Eurytoma orchidearum*, la cual se alimenta de brotes, bulbos y yemas (Bugbee, 1967; Swezey, 1945; Doucette, 1925). En el caso de las bromelias se han descrito especies que ovipositan en las inflorescencias, para posteriormente alimentarse de los botones florales.

Si bien existen pocos casos documentados de especies del género *Eurytoma* que ovipositan en botones florales de las inflorescencias de bromelias epífitas, Gates y Cascante-Marín (2004) y Grohme *et al.*, (2007) encontraron que las hembras colocan un huevo en cada botón de las especies *Werauhia gladioliflora* (H. Wendl.) J.R.Grant (Bromeliaceae) y *Vriesea friburgensis* L.B. (Bromeliaceae), respectivamente. Los huevos son alargados en un extremo y en el otro redondeados (Fisher; 1965). La larva del primer estadio es himenopteriforme (ovalada a alargada), las especies fitófagas en las etapas larvarias maduras son más delgadas que las especies entomófagas, presentando setas sensoriales (Askew, 1971). Posteriormente las larvas entran en un estado de pupa, la cual es característica de la superfamilia. Para Grohme *et al.* (2007) en este estado algunas pupas entran en un periodo de reposo, conocido como diapausa de seis meses esperando la siguiente floración, para posteriormente entrar al estadio adulto.

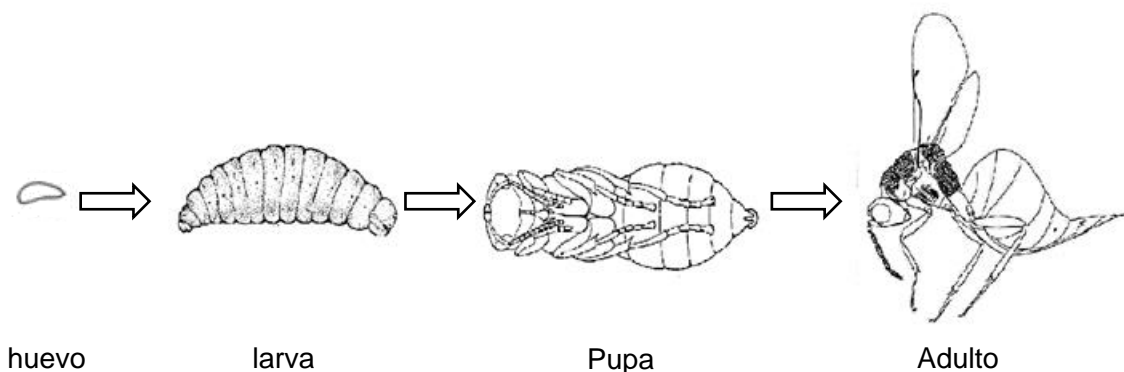


Figura 1.1.- Representación del ciclo de vida holometábolo de la familia Eurytomidae (modificado de Sharkey y Fernández, 2006).

1.2.2 Género *Eurytoma* como florívoro de Bromeliaceae

Actualmente se encuentran descritas solamente dos especies del género *Eurytoma* que presentan alguna interacción con las bromelias epifitas. La primera es una especie entomófaga, *Eurytoma aerflora* Bugbee, la cual es parasitoide de la oruga *Epimorius testaciellus* Ragonot, que a su vez es florívoro de *Tillandsia fasciculata* Sw. Las avispa de esta especie ovipositan cuando las larvas de *E. testaciellus* están dentro de los botones florales de la bromelia (Bugbee, 1975). Esta especie ha sido registrada para un bosque de encino, en el estado de Virginia, EUA.

Otra especie descrita es *Eurytoma werauhia* Gates, que se encontró en los bosques nubosos de Monteverde en Costa Rica (Gates y Cascante-Marín, 2004). En su fase larval es fitófaga de las partes florales de la bromelia *Werauhia gladioliflora* (H.Wendl.) J.R.Grant. No obstante, aparte de estas dos especies se ha registrado la asociación de *Eurytoma* sp. con otras bromelias. En estos casos, el estado larval de *Eurytoma* se encuentra asociado a especies como *Tillandsia compressa* Bertero ex Schult. & Schult y *Tillandsia melanocrater* Schldl. & Cham., en un bosque nuboso de Costa Rica (Gates, 2004), *Vriesea friburgensis* L.B., en matorral de dunas costeras de Brasil (Grohme *et al.*, 2007), para México se ha registrado en *Tillandsia caput-medusae* Morren en un bosque seco tropical (Orozco-Ibarrola *et al.*, 2015) y *Catopsis nutans* Baker (García, 2018) en un bosque tropical caducifolio en el estado de Morelos.

En un informe no publicado, se registra su presencia en el estado de Yucatán, comprendiendo a las especies *Tillandsia balbisiana* Schult f., *Tillandsia paucifolia* Baker (especie aquí referida como *T. yucatanana* de acuerdo con Ramírez *et al.*, (2004)), *Tillandsia dasylyriifolia* Baker, *Tillandsia utriculata* L. en regiones de la selva baja caducifolia y el matorral de duna costera (Broca, 2019). En todas se le describe como una avispa del género *Eurytoma* que oviposita en botones florales y cuyo estado larvario es florívoro, causando daños a los botones florales de estas especies de bromelias. En la mayoría de los casos no se ha realizado un estudio taxonómico para definir o identificar a nivel de especie a la avispa.

1.3 Epifitas del género *Tillandsia*

Las bromelias son plantas herbáceas, que presentan una distribución neotropical (Smith & Till, 1789) con 79 géneros y 3679 especies (Gouda *et al.*, 2021); esta familia está representada por especies con hábitos de crecimiento terrestres y epifitos (Smith, 1989). Las epifitas son plantas que completan su ciclo de vida sobre otras plantas (forofito), utilizándolas únicamente como soporte, sin parasitarlas (Granados-Sánchez *et al.*, 2003). Presentan características morfológicas adaptativas para sobrevivir en el dosel de manera independiente. Dentro de esta familia destaca el género *Tillandsia* L., que presenta el mayor número de especies con hábitos de crecimiento epifitos, en comparación con los otros géneros de la familia Bromeliaceae (Kress, 1989).

La reproducción de las *Tillandsia* epifitas puede ser por vía asexual, por medio de brotes laterales, y por vía sexual (Smith, 1976), donde destaca la estructura reproductora, que generalmente es un grupo de flores saliendo de una rama florífera, teniendo inflorescencias de tipo espiga o paniculada (Mondragón *et al.*, 2011). Algunas de estas especies presentan un único episodio reproductivo antes de la muerte (Benzing, 2000) dedicando gran parte de su energía y recursos para maximizar el mayor número de descendientes en un solo ciclo reproductivo (Amasio, 2009). A este evento se le conoce como monocarpismo o semelparidad, y lo encontramos presente en el género *Tillandsia* (Young y Augspurger, 1991). No obstante, también podemos encontrar especies que tienen más de un evento reproductivo, y se les conoce como especies policárpicas (Benzing, 2000).

Para el caso de la fenología floral del género *Tillandsia*, este inicia con la aparición de un escapo floral, que en su mayoría es terminal, este puede ser erecto o a veces ligeramente inclinado (Veliz, 2010) (Figura 1.2). Las inflorescencias pueden ser simples o compuestas estas usualmente en espigas dísticas, o raramente reducidas a una sola flor (Carranza-Quinceno y Estévez-Varón, 2008).

La gran mayoría de las especies de *Tillandsia*, tienen una floración estacional, que en su mayoría ocurre en la época de lluvia, sin embargo, hay algunas especies en las que ocurre en temporada de secas (Ramírez-Martínez *et al.*, 2020; Jaramillo y Cavelier, 1998). Dicha floración puede manifestarse abundantemente, en cuyo caso se produce un gran número de flores en un tiempo corto, o puede ser constante donde los individuos producen escasas flores por un periodo prolongado (Reyes-García y Espadas-Manrique, 2016).

Las flores presentan brácteas, estructuras que tienen diversas funciones, siendo la principal la protección de las flores en desarrollo, sin embargo, también fungen como atrayente para polinizadores y como protección del fruto (Benzing, 2000). Siendo las brácteas hojas modificadas, estas pueden presentar tricomas foliares (Mondragón *et al.*, 2011). Los tricomas foliares son adaptaciones características de las Bromeliáceas, generalmente presentando estructuras en forma de escama que se vuelven complejos y más desarrollados en el género *Tillandsia* (Cach-Pérez *et al.*, 2016; Pierce *et al.*, 2001). Los tricomas de *Tillandsia* están formados por un escudo constituido por un disco central que consta de cuatro celdas de igual tamaño rodeadas por un anillo de células más pequeñas (Cach-Pérez *et al.*, 2016; Benzing 1978). Las “alas” están formadas por varias capas de células muertas (García-Cruz *et al.*, 2012). Se han atribuido diversas funciones a estos tricomas, como para la absorción de agua y nutrientes a partir de las células basales (Benzing, 2000; Benzing *et al.*, 1976) y como fotoprotección al reflejar el exceso de luz (Pierce, 2007). Los tricomas también están involucrados en las interacciones planta-insecto, al presentar células muertas con paredes gruesas e impermeables, se ha descrito que sirven como protección contra herbívoros (Heil, 2010; Benzing, 2000). Adicionalmente, Ballego-Campos *et al.*, (2020) encontraron que en una especie de *Tillandsia* estos tricomas funcionan como glándulas, exudando mucílago, que podría servir como una barrera de protección ante insectos florívoros.

Las flores de *Tillandsia* son perfectas o a veces imperfectas, con cinco verticilos (Espejo-Serna *et al.*, 2005), estas flores presentan rasgos florales adaptados para la atracción y para la polinización por aves (ornitofilia), murciélagos (quiróptero-filia) o insectos / abejas (entomofilia / melitofilia) (Schmid *et al.*, 2011a). No obstante, algunas de estas características también son atrayentes de otros organismos que no son polinizadores (Wilmer, 2011; Schmid *et al.*, 2011b; Irwin y Maloof, 2002).

Algunas especies de bromelias utilizan estrategias como la autopolinización (Brys *et al.*, 2011). Aquellas que depende más estrictamente de la polinización cruzada serán más sensibles a cambios en las interacciones con polinizadores.

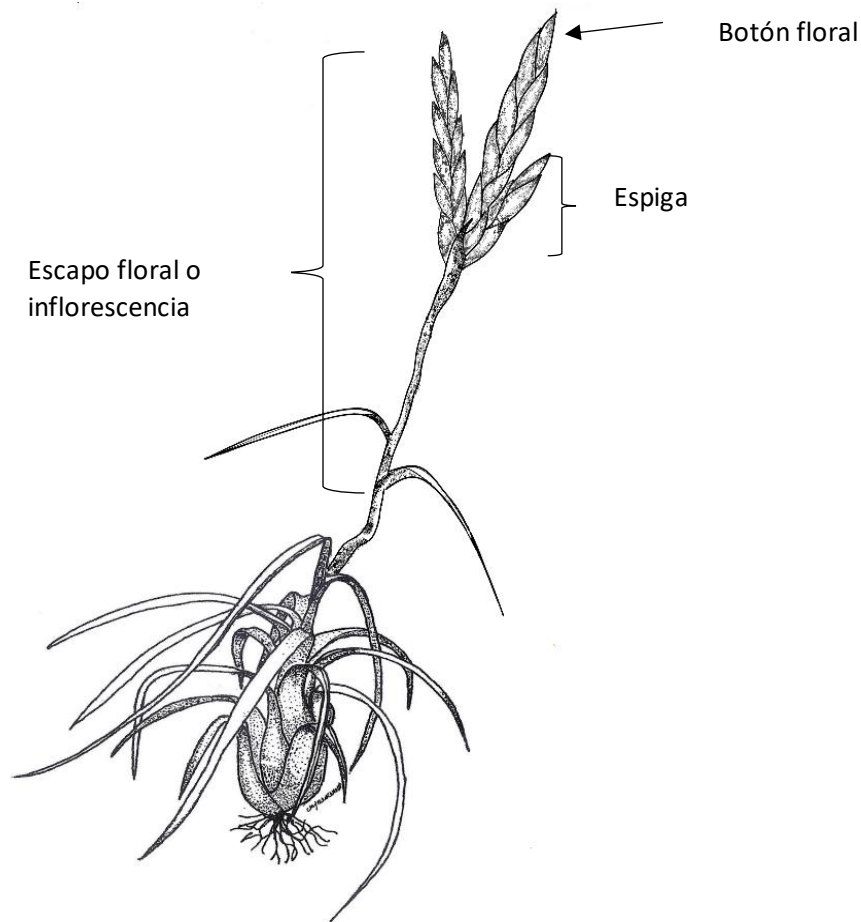


Figura 1.2.- Esquema de la inflorescencia de *Tillandsia* (modificado de Ramírez *et al.*, 2004).

1.3.1 *Tillandsia* epífitas de Yucatán

En la península de Yucatán se reportan 31 especies de la familia Bromeliaceae de las cuales 87% son epífitas y el resto son terrestres (Ramírez, 2010; Carnevali *et al.*, 2003). Para el estado de Yucatán se han registrado 17 especies en 4 géneros de bromelias (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2018), siendo el género *Tillandsia* el más diverso con 13 especies (Ramírez, 2010; Ramírez *et al.*, 2004).

Este género lo podemos ver distribuido en diferentes tipos de vegetación como matorral de duna costera, selva baja caducifolia, selva media subcaducifolia y manglar (Ramírez, 2010; Ramírez *et al.*, 2008). Cach-Pérez *et al.* (2013) encontró que las especies *Tillandsia balbisiana*, *Tillandsia brachycaulos*, *Tillandsia schiedeana* y *Tillandsia yucatanana* son las de más amplia distribución en los diferentes tipos de vegetación de la península, mientras que *Tillandsia brachycaulos*, *Tillandsia fasciculata* y *Tillandsia yucatanana* son las más abundantes.

Para los sitios de este estudio (matorral de duna costera y la selva baja caducifolia) las especies presentan hojas con un arreglo en forma de roseta parecido a un embudo, en donde podemos encontrar especies cuya roseta forma un tanque (*Tillandsia dasyliiriifolia* y *Tillandsia utriculata*) hasta especies que no presentan dicho tanque conocidas como atmosféricas (*T. balbisiana*, *T. schiedeana*, *T. brachycaulos*, *T. yucatanana*) (Cach-Pérez *et al.*, 2016; Benzing, 2000).

Los dos tipos de vegetación donde llevamos a cabo el presente trabajo difiere tanto en la composición de especies como en la altura del dosel, Torres *et al.* (2010) reporta que la altura promedio de las especies vegetales de matorral de duna costera en la península de Yucatán oscilan entre 0.94 y 1.92 m, mientras que para la selva baja caducifolia la altura promedio oscila entre los 8 y los 10 m (CONANP, 2016). Por lo tanto, la dispersión vertical de las especies de *Tillandsia* varía en estos dos tipos de vegetación. Cach-Pérez (2013) reporta que las especies de matorral tienen una dispersión máxima de 2.5 m mientras que para la selva baja caducifolia hay especies que llegan hasta los 8 m.

Las inflorescencias son muy diversas, se pueden encontrar especies donde el tamaño de la inflorescencia llega casi los 3 m (*T. dasyliiriifolia*) o especies donde puede estar ausente un escapo floral (*T. brachycaulos*) (Ramírez *et al.*, 2004). Todas las especies del presente estudio presentan un único estado reproductivo (monocárpicas), sin embargo, el genet (individuo con la misma composición genética) es policárpico (Pinzón-Ezquivel, 2012; Benzing, 2000; Mondragón 2000).

La fenología floral de *T. balbisiana*, *T. schiedeana*, *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* comprende la producción de un gran número de flores en un periodo de tiempo corto (Reyes-García y Espadas-Manrique, 2016; Ramírez *et al.*, 2004; Augspurger, 1983). En contraste, *T. dasyliiriifolia* y *T. utriculata* producen pocas flores por periodos prolongados. De acuerdo con Escobedo-Sarti (2007), la floración de especies de *Tillandsia* durante la temporada de lluvias se relaciona con la alta demanda de agua de la floración. Además, es una estrategia para que la maduración del fruto se pueda dar en la temporada seca, en donde el aire es más seco y ayuda al proceso de la desecación y maduración de las cápsulas (Jaramillo & Cavellier, 1998), así como a la dispersión de las semillas anemócoras (Chilpa-Galván *et al.*, 2018)

Los frutos de las plantas de *Tillandsia* tienen forma de cápsulas triloculadas (Mondragón *et al.*, 2011; Benzing 1990), en donde el número de cápsulas y la producción de semillas pueden variar dependiendo la especie. Por ejemplo, en *T. brachycaulos*, Mondragón y Calvo-Irabien (2006)

reportan una producción promedio de 1- 4 cápsulas por planta con 150 semillas por cápsula, para *T. yucatanana* Chilpa-Galván *et al.* (2017) reportan una producción de ocho cápsulas por planta y 120 semillas por cápsula y para *T. dasylyriifolia* Alcudia (2015) reporta una producción promedio de 93 cápsulas y 162 semillas por cápsula.

Los frutos en las especies de *Tillandsia* tienen un tipo de dispersión dehiscente y en la mayoría de las especies del género ocurre la dehiscencia durante la temporada de sequía donde presentan mayores vientos, lo que favorece la dispersión de sus semillas (anemocoría) (Jazen, 1967), ya que si se dispersaran en temporada de lluvia disminuiría la distancia que podrían ser dispersadas, debido a que el coma plumoso de la semilla absorbe agua (López-López y Mondragón, 2021; Chilpa-Galván *et al.*, 2018, Wester y Zots, 2011). Ramírez-Martínez y Mondragón (2020) mencionan que en esta temporada algunas especies de árboles hospederos pierden sus hojas y las semillas pueden moverse con mayor facilidad por el bosque.

Aunque las especies de *Tillandsia* producen muchas semillas por fruto, existe baja germinación (Benzing 1978). Mondragón y Calvo-Irabién (2006) reportan un 3% de germinación en *T. brachycaulos*. Mientras que Chilpa-Galván (2015) reporta para *T. yucatanana* un 28% de germinación. De igual forma existe una baja tasa de supervivencia. Chilpa-Galván *et al.*, (2017) reportan un porcentaje de depredación post-dispersión del 83% al 85% en semillas de *T. brachycaulos* y de un 86% a un 93% en *T. yucatanana*. Así mismo Mondragón (2011) reporta tasas elevadas de mortalidad en los primeros estadios de *T. brachycaulos* en la selva baja caducifolia, principalmente por caída de ramas y por desecación. Por ello, la elevada producción de semillas en las especies de *Tillandsia*, es una estrategia para el mantenimiento de la población (Mondragón 2011). Por otra parte, daños como el de *E. werauhia*, en donde se impide el desarrollo de la flor, podría estar afectando el desarrollo de una cantidad considerable de semillas, y por lo tanto, también el éxito reproductivo de la especie.

1.4 La influencia de factores climáticos sobre los organismos de estudio

En la península de Yucatán existe un gradiente climático en el cual la precipitación aumenta de noroeste hacia el sureste (Orellana *et al.*, 1999). Cach-Pérez *et al.* (2013) encontraron que la riqueza de bromelias epifitas, en la península de Yucatán, aumenta con el incremento de la precipitación.

La fenología reproductiva en especies de epifitas está influenciada por factores climáticos, como precipitación, temperatura, nubosidad y luminosidad (Zotz, 2016; Alvarado *et al.*, 2002; Benzing

2000). El periodo de la floración puede estar influenciado por factores como la temperatura, el periodo de lluvia y la humedad relativa (Borchert *et al.*, 2004; Fenner 1998).

Para los himenópteros la temperatura del ambiente es uno de los principales factores abióticos que afectan en el crecimiento, reproducción y distribución (Abram *et al.*, 2016; Sinclair *et al.*, 2003; Taylor, 1963). Mazón *et al.* (2009) encontraron que la temperatura es un factor muy importante en la actividad de vuelo de especies de la familia Ichneumonidae. Por otro lado, la temperatura también puede afectar al desarrollo larvario de los himenópteros, Hance *et al.* (2007) menciona que bajas temperaturas provocan que, en algunas especies, estados larvarios entren en un estado fisiológico detenido por neurohormonas, conocido como diapausa. De igual manera, las bajas temperaturas en himenópteros parasitoides podrían disminuir la fecundidad en las hembras (Levie *et al.*, 2005; Lysyk, 2004).

No obstante, González-Moreno *et al.* (2012) mencionan que, para las zonas tropicales, el factor más importante es la humedad debido a que en estas zonas este factor tiene un rango más variable y la temperatura es relativamente estable, encontrando que para las avispas de la familia Ichneumonidae la temperatura tiene una influencia positiva a valores de 29.8°C a 32.2°, con valores de humedad relativa de 70.5% a 74.5%. Para el caso de los himenópteros florívoros existen pocos estudios acerca de la influencia de los factores abióticos a la hora de la oviposición y en su ciclo de vida en zonas tropicales.

1.5 Ecosistemas de Yucatán

Los gradientes de precipitación en la península de Yucatán, así como cambios en el suelo, sustrato, edad, condiciones climáticas, cercanía a la costa, entre otras características permiten el establecimiento de diferentes ecosistemas. El presente estudio se centró en dos ecosistemas al norte de la Península, el matorral de duna costera y la selva baja caducifolia. El matorral tiene una alta influencia de los vientos húmedos de la costa, incrementando su humedad relativa y disminuyendo el déficit de presión de vapor, a pesar de tener menor precipitación que la selva baja (Cach-Pérez *et al.*, 2013, 2016). En el matorral la densidad tanto de bromelias epífitas como de sus hospederos (árboles, arbustos y palmas) es mayor que en la selva (Cach-Pérez *et al.*, 2013). También existen importantes diferencias en las alturas de los sitios, siendo la altura máxima del dosel del matorral de 2.7 m, dominado por palmas, mientras que en la selva baja la altura máxima es de 9.3 m y se encuentra dominado por árboles (Cach-Pérez *et al.*, 2013). Las características de la vegetación de cada sitio, como la diferencia de altura del dosel y densidad

de las plantas pueden ocasionar diferencias microclimáticas importantes y que a su vez se suman a las diferencias climáticas de los sitios.

Algunas especies de bromelias epífitas son compartidas entre el matorral de duna costera y la selva baja, pero otras son exclusivas o más abundantes en uno de los sitios. Por ejemplo, las especies *T. dasyliiriifolia* y *T. utriculata*, que tienen altos escapos y mayor producción floral están prácticamente ausentes de la selva baja, donde la especie dominante es *T. brachycaulos*, la cual presenta la inflorescencia menos desarrollada, careciendo de escapo (Ramírez *et al.*, 2004). Estas diferencias climáticas, microclimáticas y las características de las inflorescencias de cada especie, podrían incidir en las interacciones que se presentan entre las bromelias epífitas y las avispas del género *Eurytoma* en ambos sitios.

1.6 JUSTIFICACIÓN

El estudio de las interacciones planta-insecto son de suma importancia ya que con ello se puede llegar a entender la dinámica que existe entre las poblaciones, comunidades y ecosistemas. Las bromelias epifitas, como las del género *Tillandsia*, juegan un rol importante en la comunidad de insectos debido a la distribución de sus hojas, en forma de roseta, permite la existencia de diversos nichos ecológicos, en donde los insectos pueden encontrar alimento y refugio (Polhemus y Polhemus, 1991).

Algunas especies de bromelias epifitas son compartidas entre el matorral de duna costera y la selva baja, pero otras son exclusivas o más abundantes en uno de los sitios. Por ejemplo, las especies *T. dasyliirifolia* y *T. utriculata*, que tienen altos escapos y mayor producción floral están prácticamente ausentes de la selva baja, donde la especie dominante es *T. brachycaulos*, la cual presenta la inflorescencia menos desarrollada, careciendo de escapo (Ramírez *et al.*, 2004). Estas diferencias climáticas, microclimáticas y las características de las inflorescencias de cada especie, podrían incidir en las interacciones que se presentan entre las bromelias epifitas y las avispas del género *Eurytoma* en ambos sitios.

El estudio de interacciones entre bromelias e insectos se han enfocado principalmente en relaciones mutualistas, por ejemplo, las plantas proveen de refugio a insectos y a larvas de insectos acuáticos (Cunha *et al.*, 2022; Marmels y Garrison, 2005; Murillo *et al.*, 1983; Frank y Curtis, 1982;). Por su parte, los insectos pueden proveer de nutrientes para las bromelias (Ward and Fish, 1979) así como de ayuda para la polinización (Aguilar, 2013; Kaehler *et al.*, 2005; Varassin y Sazima, 2000; Benzing, 1970).

No obstante, también hay reportes de relaciones antagónicas, como la herbivoría de hojas (Cooper, 2008; Winkler *et al.*, 2005; Burgess *et al.*, 2003; Picado, 1913) y en menor medida de las inflorescencias (Schmid *et al.*, 2010; Grohme *et al.*, 2007; Pierce y Gotsberger, 2001; Bugbee, 1975). Por consiguiente, son pocos los estudios que existen enfocados en las avispas florívoras de bromelias (Grohme *et al.*, 2007; Gates y Cascante-Marín, 2004).

En general son pocos los estudios que se han enfocado en las características de las inflorescencias que podrían estar influyendo en la existencia de dichas relaciones antagónicas, así como de los factores climáticos que intervienen en estas interacciones. El presente estudio contribuirá a llenar un vacío de conocimiento acerca de las especies florívoras de *Eurytoma* sobre las inflorescencias de las *Tillandsia* epifitas. Asimismo, proporcionará información sobre el ciclo

biológico del insecto, factores climáticos y de morfología floral que pudieran estar influyendo en estas interacciones. La comparación de dos comunidades diferentes permitirá explorar la interacción planta-florivoro bajo una mayor diversidad de condiciones climáticas y en un espectro más amplio de especies de *Tillandsia* que presentan diferencias fenológicas y morfológicas entre sí que podrían afectar su relación con la avispa.

1.7 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Cómo es el ciclo de vida de *Eurytoma* sp. y qué le sucede a los botones florales cuando la avispa está presente?

¿La incidencia y severidad de *Eurytoma* sp. es igual en todas las especies de *Tillandsia* epífitas y en las dos comunidades (matorral de duna costera y selva baja) de Yucatán?

¿Influyen los factores de la morfología floral (altura del escapo, número de botones florales, dureza de las brácteas y la presencia, tamaño y densidad de tricomas), así como los factores climáticos (temperatura, humedad relativa y precipitación), en la severidad del daño de *Eurytoma* sp.?

1.8 HIPÓTESIS

- *Eurytoma* sp. será más exitosa accediendo a inflorescencias con botones más expuestos y con una cantidad mayor de botones florales en los que pueda ovipositar sin impedimentos físicos. Se espera mayor incidencia y severidad de daño en las especies con escapos florales más altos, con más botones florales, que presenten una menor dureza, así como un menor tamaño y densidad de tricomas.
- La temperatura y humedad relativa son factores que afectan a los himenópteros como *Eurytoma*. Se espera encontrar mayor florivoría, durante la temporada de secas, en meses con temperaturas promedio entre 29.8°C y 32.2°C, con humedades relativas entre 70.5% y 74.5% para cada sitio de estudio

1.9 OBJETIVO GENERAL

Analizar la interacción de la herbivoría floral de *Eurytoma* sp. sobre las inflorescencias de la comunidad de bromeliáceas epífitas en una selva baja caducifolia y un matorral de duna costera.

1.10 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar la especie a la cual pertenece el organismo florívoro de bromelias.
- Caracterizar el ciclo de vida de la avispa dentro de las inflorescencias de *Tillandsia*.
- Determinar la incidencia y severidad del daño provocado por *Eurytoma* sp. en la comunidad de bromeliáceas epífitas en la selva baja caducifolia y en el matorral de duna costera.
- Determinar si los factores morfológicos de las inflorescencias de seis especies de *Tillandsia* (tamaño de la inflorescencia, número de espigas, número de botones florales, dureza y densidad de tricomas) se relacionan con la incidencia y severidad del daño por florivoría de *Eurytoma* sp. en las dos comunidades de estudio.
- Determinar si factores climáticos como temperatura, humedad relativa y precipitación media están relacionados con la incidencia de daño por florivoría de *Eurytoma* sp. en las dos comunidades de estudio.

CAPITULO II.

2.1 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1.1 Área de estudio

Para el estudio se eligieron dos tipos de vegetación al norte del estado de Yucatán (Figura 2.1), los cuales presentan las siguientes características:

Matorral de duna costera: está ubicado en la localidad de San Benito (21°19'N; 89°26' W) presentando un tipo de clima BS0(h'), con una precipitación anual de 500 mm y con una temperatura promedio anual de 24°C y 26°C (Orellana *et al.*, 2009). Presenta especies de palmas, herbáceas, plantas arbustivas y matorrales de talla pequeña, de 1-3 m de altura. Las especies vegetales predominantes son *Coccothrinax readii* H.J., *Bravaisia berlandieriana* (Nees) T.F. Daniel y *Metopium brownei* (Pittier) Lundell (Torres *et al.*, 2010). Presenta una alta densidad de vegetación lo que sugiere un estado conservado, aunque se presenta en parches debido a la urbanización circundante (Cach-Pérez *et al.*, 2013). En cuanto a las especies de *Tillandsia* epifitas que se encuentran en este sitio son: *T. utriculata* L., *T. balbisiana* Schult. f., *T. dasyliriifolia* Baker y *T. yucatanana* Baker (Cach-Pérez *et al.*, 2013).

Selva baja caducifolia: Este sitio se encuentra ubicado en el Parque Nacional Dzibilchaltún en las coordenadas 21°05'N; 89° 35'W, presentando un tipo de clima Awo (i) gw “, con una precipitación anual de 838 mm y una temperatura media anual que varía entre 22 °C y 26°C (Orellana *et al.* 1999). La vegetación se caracteriza por que durante la temporada de sequía más del 75% de las especies de árboles pierden sus hojas (CONANP, 2016). Predominan especies arbóreas, que tienen una altura entre 4 y 5 m de altura. Las especies predominantes son *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Piscidia piscipula* L. y *Phyllostylon brasiliense* Capan. ex Benth. & Hook. f. (Chilpa-Galván, 2011). En cuanto a las especies de *Tillandsia* epifitas que se encuentran en este sitio son: *T. brachycaulos* Schldt., *T. balbisiana* Schult. f., *T. yucatanana* Baker, *T. schiedeana* Steud., *T. recurvata* L., *T. elongata* var. *subimbricata* (Baker) L. B. Sm. y *T. fasciculata* Swartz (Cach-Pérez *et al.*, 2013; Chilpa-Galván, 2011; Ramirez *et al.*, 2008).

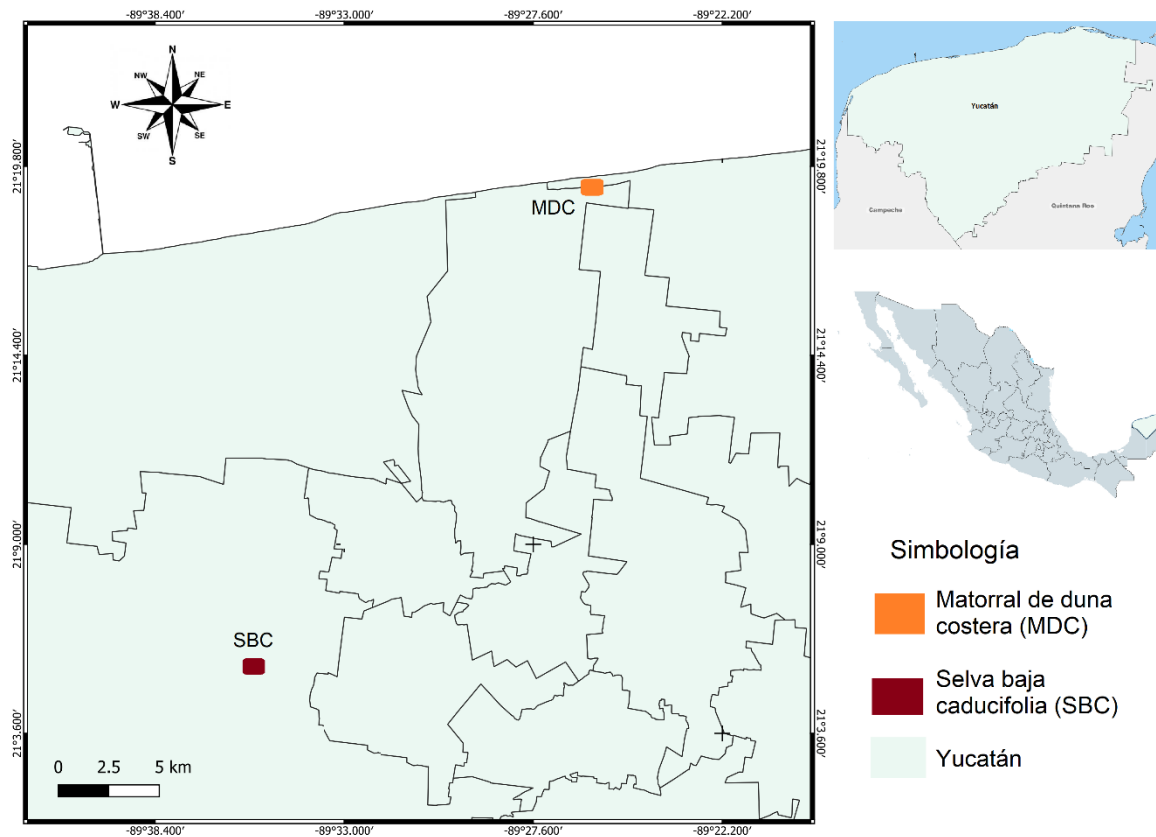


Figura 2.1.- Sitios de estudio (matorral de duna costera y selva baja caducifolia).

2.1.2 Descripción de las especies de bromeliáceas de estudio

Se presenta una breve descripción de las especies de bromelias epífitas identificadas en los sitios de estudio (Ramírez *et al.*, 2008; Ramírez *et al.*, 2004) (Figura 2.2).

Tillandsia balbisiana Schult f.

Planta epífita, se caracteriza por su roseta pseudobulbosa, hojas angostamente triangulares un poco pubescentes, recurvadas y que forman apicalmente una especie de látigo enroscado; la inflorescencia generalmente es una panícula, que presenta de dos a cuatro ramas adpresas al raquis, brácteas del escapo foliáceas, más largas que los entrenudos; brácteas florales erectas, con coloración abaxial verde o con tintes rosas o rojo intenso (Figura 2.2a).

***Tillandsia dasyliirifolia* Baker**

Comúnmente epifitas, algunas veces terrestres con rosetas infundibuliformes, compactas; tiene una inflorescencia paniculada, raramente racemosa, dividida una o dos veces, con un escape largo brácteas del escapo erectas; brácteas florales anchamente ovadas rodeando el raquis, con una coloración abaxialmente verdes con tintes rosas o rojos o totalmente rojas (Figura 2.2b).

***Tillandsia utriculata* L.**

Plantas epífitas, roseta utriculada, hojas solapadas, vainas formando reservorio de agua y materia orgánica; con inflorescencia central erecta, paniculada, ramas ascendentes rectas, escape largo excediendo las hojas, brácteas del escapo triangulares ligeramente arqueadas; brácteas florales erectas ovaladas, más cortas que los entrenudos del raquis, con coloración abaxialmente verde o tintes rojizos o violáceo oscuro (Figura 2.2c).

***Tillandsia yucatana* Baker**

Epífita, con roseta pseudobulbosa, elipsoide u ovoide, sus hojas suculentas ovadas; con inflorescencia erecta, simple, con espigas suberectas; brácteas florales erectas, con una coloración verde claro o con los márgenes rosados (Figura 2.2d).

***Tillandsia schiedeana* Steud.**

Epífita, forma colonias numerosas de forma globosa; con hojas polísticas; su inflorescencia siempre es simple, dística o algunas veces polística en la base, con un escape erecto, brácteas del escapo foliáceos; brácteas florales imbricadas y encerrando completamente el raquis, con una coloración verde o con tintes rojos (Figura 2.2e).

***Tillandsia brachycaulos* Schltldl.**

Epífita con roseta subglobosa cuando es estéril, haciéndose infundibuliforme en antesis; con hojas de triangulares; tiene Inflorescencia con un escape reducido o sin escape; brácteas florales lanceoladas, delgadas y tan largas como los pétalos (Figura 2.2f).



Figura 2.2.- Inflorescencias de las especies de estudio. a) *T. balbisiana*, b) *T. dasyliriifolia*, c) *T. utriculata*, d) *T. yucatanana*, e) *T. schiedeana*, f) *T. brachycaulos* (Fotografías tomadas por Celene Espadas-Manrique).

2.1.3 Caracterización del ciclo de vida de *Eurytoma*

Para la caracterización del ciclo de vida se colectaron 12 botones florales de las inflorescencias de *T. balbisiana* en el matorral de duna costera durante el mes de julio del 2021. Solo de esta especie de *Tillandsia* se encontraron suficientes flores para llevar a cabo esta caracterización. Debido a que no hubo acceso a Dzibilchaltún por cuestiones ajenas a este proyecto, solo se muestreó en el matorral de duna. Todos los botones florales colectados presentaron indicios de tener algún estadio de *Eurytoma* sp., ya que se apreciaban manchas de coloración blanca con

márgenes negros (Grohme *et al.*, 2007). Estos botones florales se guardaron en bolsas de papel para su traslado al laboratorio (Broca, 2019).

En el laboratorio, los botones florales se colocaron en cajas Petri de 150 mm de diámetro, y se cortaron lateralmente con una navaja de bisturí para dejar al descubierto la parte interna y observar con un microscopio estereoscópico con el fin de corroborar si existía alguna etapa del florívoro.

Cada botón floral se colocó en un frasco de cuello ancho, con una tapa hecha de tela Tergalina. Se guardaron en una caja de cartón y se mantuvo cerrada, a una temperatura de 26 °C (± 1.3), con una humedad al 60% (± 3.7) para su crecimiento. Se llevó a cabo el control de su ciclo cada dos días, para este control se llevó una bitácora, anotando cambios físicos, las características del daño a los botones florales, y además se llevó un registro fotográfico.

Una vez obtenidos los adultos de la especie de *Eurytoma* sp., se fijaron en alcohol al 70 % para su conservación e identificación.

2.1.4 Identificación de la especie florívora

Para la identificación se utilizaron adultos de la avispa colectados en campo, así como adultos y larvas que se desarrollaron en los botones florales colectados en campo. Se tomaron fotografías mediante microscopio electrónico de barrido (SEM, marca JEOLJSM 6360 LV), utilizando muestras con recubrimiento de oro, operado a 20 Kv y a una distancia de 20mm con respecto a la fuente de electrones. Las muestras fueron analizadas empleando magnificaciones de 60x a 230x. Para la identificación de la especie se utilizaron claves taxonómicas (Gates, 2006; Gibson *et al.*, 1997), descripciones de especies (Gates y Cascante-Marín, 2004), así como la consulta con especialistas del grupo biológico.

2.1.5 Fenología reproductiva de las bromelias y la presencia de *Eurytoma* sp.

Para caracterizar la incidencia y severidad del *Eurytoma* sp. se analizaron bases de datos y registros fotográficos de censos mensuales realizados a las inflorescencias de poblaciones de bromelias en los sitios de estudio durante dos años, de junio del 2018 a marzo del 2020. Estos registros fueron tomados para evaluar la fenología reproductiva de las bromeliáceas tanto dentro de parcelas permanentes establecidas desde 2010 (seis parcelas de 10 x 10 m en la selva de

Dzibilchaltún y tres en el matorral de duna costera); así como en sus alrededores (Reyes-García y Espadas-Manrique, 2016).

Durante los censos, se marcaron y se registraron los individuos que comenzaban a formar o que presentaron escapos florales, llevando un registro fotográfico de cada etapa fenológica de la inflorescencia (un promedio de 20 fotografías por fenofase). Para cada individuo se registraron los siguientes datos: planta hospedera, la especie de bromelia, el estado fenológico floral en el que se encontraron (inflorescencia, infrutescencia, dehiscencia), junto con las características morfológicas de cada fenofase (altura del escapo floral, número de botones florales, número de frutos, número de frutos maduros y su dehiscencia) y observaciones. En esta última sección se registró si hubo algún tipo de florivoría o algún un indicio de tener alguna etapa larvaria de la avispa *Eurytoma* sp. y el número de botones florales afectados. Tanto el registro fenológico como el registro fotográfico tuvo un seguimiento mensual, hasta que el fruto llegó a la dehiscencia.

Para cuantificar la incidencia de *Eurytoma* se consideró su presencia en aquellas bromelias que presentaron en sus inflorescencias: 1) Algún indicio de tener el estado larval del *Eurytoma* sp., como una mancha blanca con bordes negros en la bráctea, y/o 2) presencia de un orificio de salida del himenóptero.

2.1.6 Caracterización de los rasgos de las inflorescencias

Altura de escapo floral y número de botones florales

Para caracterizar la altura del escapo floral y número de botones florales por especie, se tomaron los datos de la base de datos y de los registros fotográficos.

Para los datos de dureza y densidad de tricomas se colectaron inflorescencias de las especies de estudio en el matorral de duna costera y la selva baja caducifolia entre julio y septiembre del 2021 y marzo del 2022. Cada inflorescencia se procesó en el Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) y el GERMOLAB.

Dureza de brácteas

Para medir la dureza de las brácteas, se utilizó la metodología de Dirzo *et al.* (1982). Con esta se utiliza un aparato que se basa en la resistencia a la penetración de la hoja (Figura 2.3) y consiste en una plataforma cuadrada, que fue construida en perspex, en cuyo centro presenta

un orificio cuadrado de 1 cm², en este orificio se colocó la bráctea floral. Posteriormente, encima se colocó un prisma cuadrangular que sirve de guía para un recipiente en forma de caja, que se acopla exactamente al interior del prisma y en el centro de este se adhiere un alfiler entomológico. Una vez colocado el prisma sobre la hoja se agrega un material como azúcar o arena de manera lenta y gradual al interior de la caja hasta que el peso ejercido por la caja hace que la aguja atraviese la bráctea. El peso (gramos) requerido para que el alfiler penetre la bráctea se considera como el índice de dureza (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Se realizaron cinco repeticiones por cada especie.

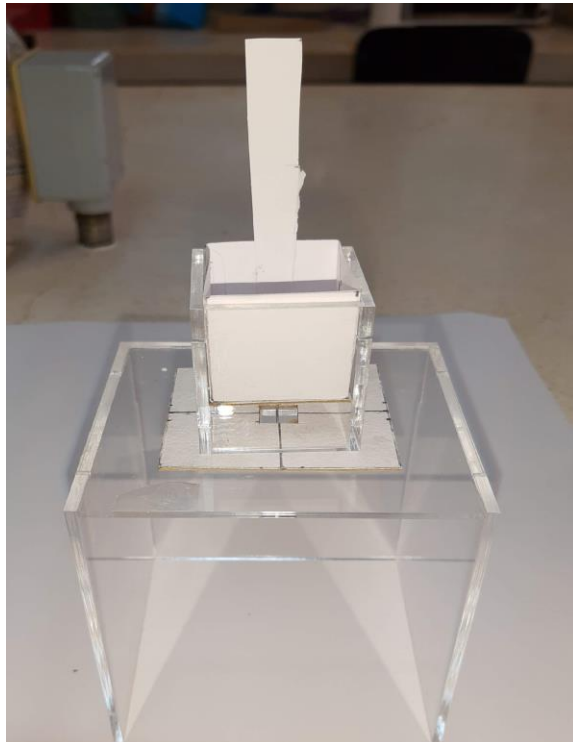


Figura 2.3.- Durómetro foliar construido en CICY para el presente trabajo basado en el propuesto por Dirzo *et al.*, 1982.

Presencia, densidad y tamaño de tricomas en brácteas florales

Para caracterizar la presencia y densidad de tricomas en las brácteas se aplicó esmalte de uñas transparente de secado rápido en la superficie abaxial de 10 brácteas por especie (Cach-Pérez *et al.*, 2016). Una vez seco se despegó con unas pinzas de relojero, con ayuda de un bisturí, a cada impresión se le cortó una porción de 1cm² y se cuantificaron los tricomas con ayuda de un microscopio óptico marca Zeiss modelo Primo Star.

Para la caracterización del área del tricoma se tomaron las medidas de 10 tricomas por especie, tomando como referencia la fórmula del área de una elipse ($A = \pi * r(a) * r(b)$), en se multiplicó pi por el radio menor (a) por el radio mayor (b). Estas observaciones fueron con ayuda de un microscopio óptico marca Zeiss modelo Primo Star, en un objetivo de 40x y con ayuda de un micrómetro ocular marca Zhi Ying, Modelo 806301 y un micrómetro de platina marca Sanon para su calibración.

Datos climáticos de los sitios

Los datos climáticos se obtuvieron de estaciones climatológicas cercanas a los sitios de estudio, para el sitio de matorral de duna costera se obtuvo de la estación climatológica de Progreso y para los datos climáticos del sitio de selva baja caducifolia se obtuvo de la estación climatológica de Mérida. En cada uno de los sitios se tomaron promedios mensuales de humedad relativa y temperatura, así como el acumulado mensual de precipitación media de los años de 2018 y 2019.

2.1.7 Cálculo de índices y análisis estadístico

Incidencia de *Eurytoma* sp. sobre seis especies de *Tillandsia*

La incidencia (I_{ind}) se calcula como el número de individuos afectados por una determinada enfermedad con respecto al total analizado (Arauz, 1998). Para este caso la incidencia se calculó como el número de bromelias con evidencia de daño por *Eurytoma* sp. con respecto a la totalidad de individuos de esa especie de bromelia en el sitio, que presenten inflorescencia.

$$I_{ind} = \frac{\text{Total de bromelias con Eurytoma sp}}{\text{Total de bromelias en el sitio}} \times 100$$

Severidad

De igual forma se contabilizó la severidad por inflorescencia (S) de cada especie, esto nos indica la cantidad de botones florales con presencia de *Eurytoma sp.* en cada inflorescencia.

$$S = \frac{\text{Total de botones florales con Eurytoma}}{\text{Total de botones florales de la tillandsia}} \times 100$$

Análisis estadísticos

Para saber si existen diferencias en las características florales de las especies compartidas entre los dos sitios se realizaron pruebas no paramétricas como las de U de Mann Whitney. Esta prueba sirve para obtener las diferencias de dos grupos independientes. Asimismo, para conocer si existen diferencias en las características morfológicas (altura de inflorescencia, número de botones florales, dureza de la bráctea, así como la densidad y tamaño del tricoma) entre las diferentes especies de *Tillandsia*, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis. Esta prueba sirve para obtener las diferencias de dos o más grupos independientes. Cuando el análisis indicó una diferencia significativa, se realizaron pruebas post hoc de Games Howell. Estos test estadísticos no paramétricos se emplearon debido a que los datos no cumplían con normalidad y homogeneidad de varianzas, necesarios para realizar un análisis de varianza. El análisis se llevó a cabo en IBM SPSS Statistics (Versión 26).

Para determinar si existen diferencias en la incidencia y la severidad (botones dañados /botones sanos) de daño por la avispa entre los sitios y las especies de *Tillandsia*, se generaron modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial. En donde las variables dependientes utilizadas en el modelo fueron la incidencia y severidad de daño de la avispa, mientras que los sitios y las especies de bromelias fueron las variables independientes. Debido a las características de las variables independientes, estas se ajustaron para dar un modelo anidado (Sitios/ especies). Posteriormente se realizó un análisis de comparaciones múltiples (tipo Tukey) para identificar los pares de especies diferentes. Se usó la paquetería “stats” (R core Team, 2021) para la realización de los modelos GLM, así como multcomp (Hothorn *et al.*, 2008) para las comparaciones múltiples

Con el objetivo de determinar si existe una relación entre la incidencia y severidad (botones dañados /botones sanos) de daño por la avispa y las características morfológicas de las especies, se generaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con distribución

binomial. Las variables dependientes utilizadas en los modelos fueron la incidencia y severidad de daño de la avispa. Las variables independientes fueron las características morfológicas de las inflorescencias (la altura de inflorescencia, el número de botones, la dureza de la bráctea, la presencia de tricomas, así como su densidad y tamaño de los tricomas), de igual forma para los modelos se realizó un diseño anidado (sitios/especies), en donde los sitios y las especies fueron los factores con efectos aleatorios. Debido a que se requiere que los modelos sean tan simples como sea posible (principio de parsimonia), se simplificaron los modelos siguiendo el proceso de “Backward-stepwise” este proceso consistió en iniciar la construcción del modelo con todas las variables para posteriormente simplificar los modelos, quitando las variables una a una. Cada modelo simplificado se ponía a prueba con el anterior mediante un Análisis de Varianza (ANOVA) (Crowley, 2013). Asimismo, cada modelo simplificado se comparaba con el criterio de información de Akaike (AIC), el cual se interpreta como una medida de la bondad de ajuste, donde toma en cuenta parámetros como la devianza no explicada y la residual entre otros, en donde a más pequeño es el AIC mejor es el ajuste del modelo. Se usó el paquete lme4 versión 1.3 (Bates *et al.*, 2015) para la realización de los modelos GLMM.

Para determinar si existe una relación entre la incidencia y los factores climáticos mensuales (temperatura promedio, humedad relativa y precipitación media) y en función del tiempo de muestreo, se generaron modelos aditivos generalizados (GAM) con distribución binomial negativa. Los modelos se crearon por el proceso de “Backward-stepwise” y se pusieron a prueba con el anterior mediante un ANOVA (Crowley, 2013). Se realizaron modelos para cada sitio de estudio. Se usó el paquete MASS (Venables y Ripley, 2002), así como lme4 versión 3 (Pinheiro *et al.*, 2021) para la realización de los modelos GAM.

Para poder describir los modelos GLMM y GAM, se realizaron gráficos de dependencia parcial. Estos gráficos describen el efecto de las variables predictoras sobre la variable respuesta. En estos gráficos se pueden observar la línea de tendencia para los modelos GLMM o la función suavizadora para los modelos GAM, así como el error estándar de las variables. Se usó el paquete ggeffects (Lüdecke, 2018) para la realización de los gráficos de dependencia parcial.

Todos los modelos (GLM, GLMM y GAM) se realizaron con el software estadístico R (R Core Team 2021), mediante la interfaz RStudio (Posit team 2022).

CAPITULO III

3.1 RESULTADOS

Identificación de la especie de estudio

Se confirmó que la avispa encontrada fue *Eurytoma werauhia* Gates, ya que presentó las mismas características morfológicas del holotipo descrito en Gates y Cascante-Marín (2004): coloración predominantemente negra, con escapo, pedicelo, anellus, tegula pretarso de coloración amarilla; coxa, patas, gáster lateralmente, ventralmente y en el tercio dorsal de coloración marrón-rojizo. Flagelum: F1 ensanchado apicalmente con doble fila escalonada de sensila longitudinal en la mitad apical, 1.2 veces más larga que F2. Prosoma: Carina genal bien desarrollada (Figura 3.2c); cuenca escrobal carinada lateralmente; clípeo superficialmente bilobado (Figura 3.2b). Mesosoma: Mesopleuron/mesepisternum (Figura 3.2d,f) con carina arqueada que se une medialmente y forma una cresta entre procoxa, depresiones procoxales rugulosas, área subpleural (plataforma mesoternal) plana, inferior al diámetro del mesocoxal (Figura 3.2f) relación vena marginal; propodeum liso, con numerosas carenas formando células asestosas irregulares (Figura 3.2e); canal mediano carinado lateralmente; estas carinas están interconectadas por carinas débiles a carinas medianas irregulares. Metasoma: mayormente glabro (Figura 3.3a), en forma de lágrima en vista lateral, ovipositor ligeramente angulado dorso horizontalmente (Figura 3.3b); pecíolo gastral (Mt1 difícil de ver sin disección) algo asimétrico en vista lateral (Figura 3.3b) margen ventral con varias carenas longitudinales completas y fuertes.

Larva con cuerpo en forma de barril, más ancho medialmente, estrechándose anteriormente y posteriormente (Figura 3.3c) color blanquecino, tinte verdoso cuando está vivo o en etanol, Antena 2.0 X largo a ancho, setas moderadamente a fuertemente esclerotizadas largas, conspicuas (Figura 3.3d).

a)



1 mm

b)



1 mm

Figura 3.1.- *Eurytoma werauhia* a) Hembra b) Macho (Fotos tomadas por León Ibarra-Garibay).

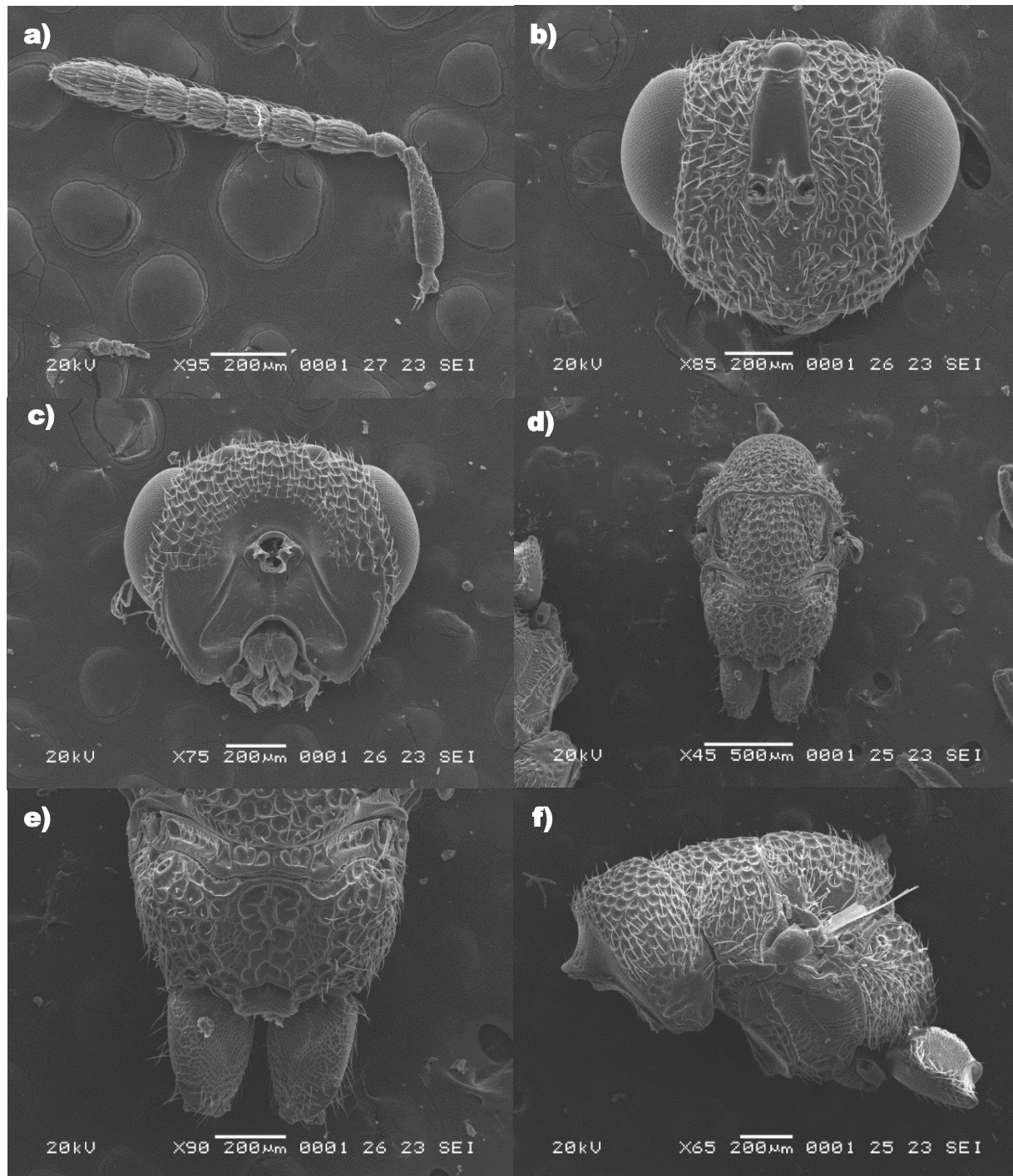


Figura 3.2.- Partes de *E. werauhia* **a:** antena; **b:** vista frontal de la cabeza; **c:** vista posterior de la cabeza; **d:** vista dorsal del mesosoma; **e:** propodeum; **f:** vista lateral del mesosoma (Fotos tomadas por Silvana Andrade).

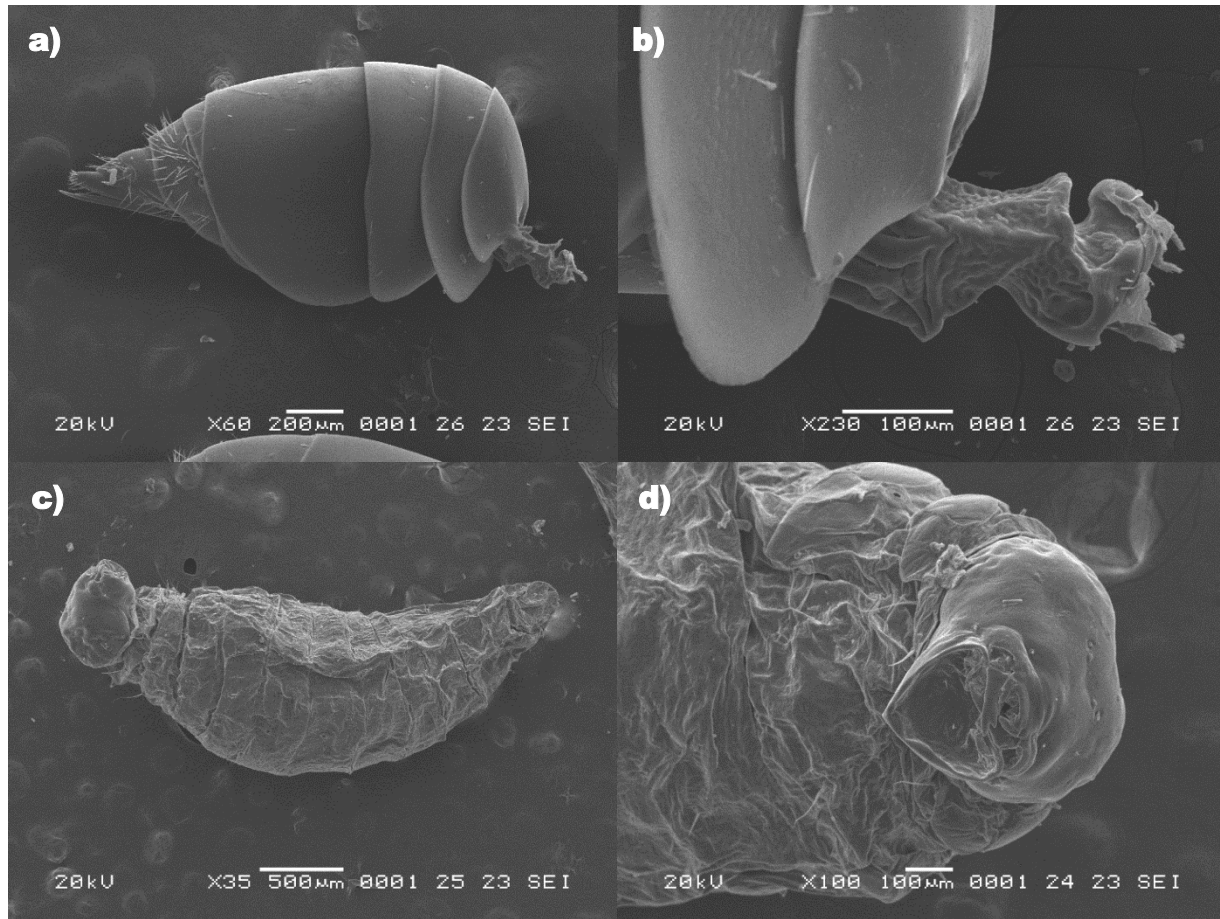


Figura 3.3.- Partes de *E. werauhia* **a:** vista lateral del metasoma; **b:** vista lateral del peciolo; **c:** vista lateral de larva; **d:** Vista anteroventral (Fotos tomadas por Silvana Andrade).

Caracterización del ciclo de vida de *Eurytoma werauhia* en botones florales de *T. balbisiana*.

La oviposición de las hembras de *Eurytoma werauhia* en los botones florales de *T. balbisiana* ocurrió en el transcurso de la emergencia del escapo floral hasta antes de la apertura de los botones (antesis). Se observó que la oviposición de la avispa inhibe la antesis (Figura 3.4a). En total se colectaron 12 botones florales, de los cuales solamente seis individuos llegaron a la etapa adulta. La duración promedio del ciclo, desde larva hasta el estado adulto, fue de 39.6 ± 0.80 días.

Huevos: De los botones florales colectados no se logró identificar los huevos de la avispa, sin embargo, se logra notar que solo se desarrolla un huevo por botón floral.

Larvas: Duración promedio (\pm EE) de 21.8 ± 0.76 días ($n=8$). En esta etapa se observaron larvas de forma fusiforme con una coloración crema (Figura 3.4 d), que llegan a medir de 1 a 5 mm. En esta etapa la larva empieza alimentarse del pistilo y se posiciona de tal forma que las piezas bucales queden en la base del botón floral (receptáculo); mientras que en la parte superior del botón quedan los desechos y polen (Figura 3.4b, c).

Pupa: Esta etapa tiene una duración promedio (\pm EE) de 16.1 ± 1.1 días ($n=7$). En esta etapa se logran diferenciar ya las partes del individuo adulto, como antenas, cabeza, tórax y abdomen. Se observó una disminución del movimiento, al inicio tiene una coloración crema con partes cafés (Figura 3.5a). Se observa un esclerosamiento de la cutícula y posteriormente presenta una coloración más oscura en la parte superior y una coloración café oscuro en la parte inferior (Figura 3.5b, c). Al final de esta etapa se torna oscuro todo el cuerpo y los ojos se tornan de un color rojizo, se ve la presencia de alas (Figura 3.5d). En esta etapa, dentro del botón floral, el pistilo y los estambres están ausentes, consumidos por la avispa, únicamente se logra observar polen y desechos en la parte superior. En algunos casos, los desechos rodean al individuo. Los pétalos permanecieron intactos y el botón presenta manchas claras en las brácteas.

Adulto: Para esta etapa los individuos ya tienen movimiento dentro del botón floral (Figura 3.5, 3.5f), y para salir realizan un pequeño orificio de aproximadamente 1 mm de diámetro. El orificio lo realizan con sus mandíbulas, tanto en los pétalos como en las brácteas, desechando las partes cortadas (Figura 3.6a). De los 12 botones colectados solamente seis individuos lograron llegar a

esta etapa, de los cuales cinco fueron hembras y uno fue macho, los adultos presentan dimorfismo sexual, difiriendo en el sistema antenal, teniendo los machos flagelómeros extendidos con sedas en espiral, mientras que las hembras tienen flagelómeros unidos y cortos sin sedas en espiral (Figura 3.6b, 3.6c, 3.6d). El macho tuvo un tamaño de 3.4 mm (Figura 3.6 d), mientras que las hembras tienen un tamaño promedio (EE) de 3.98 ± 0.12 mm (n= 5) (Figura 3.6b,3.6c).

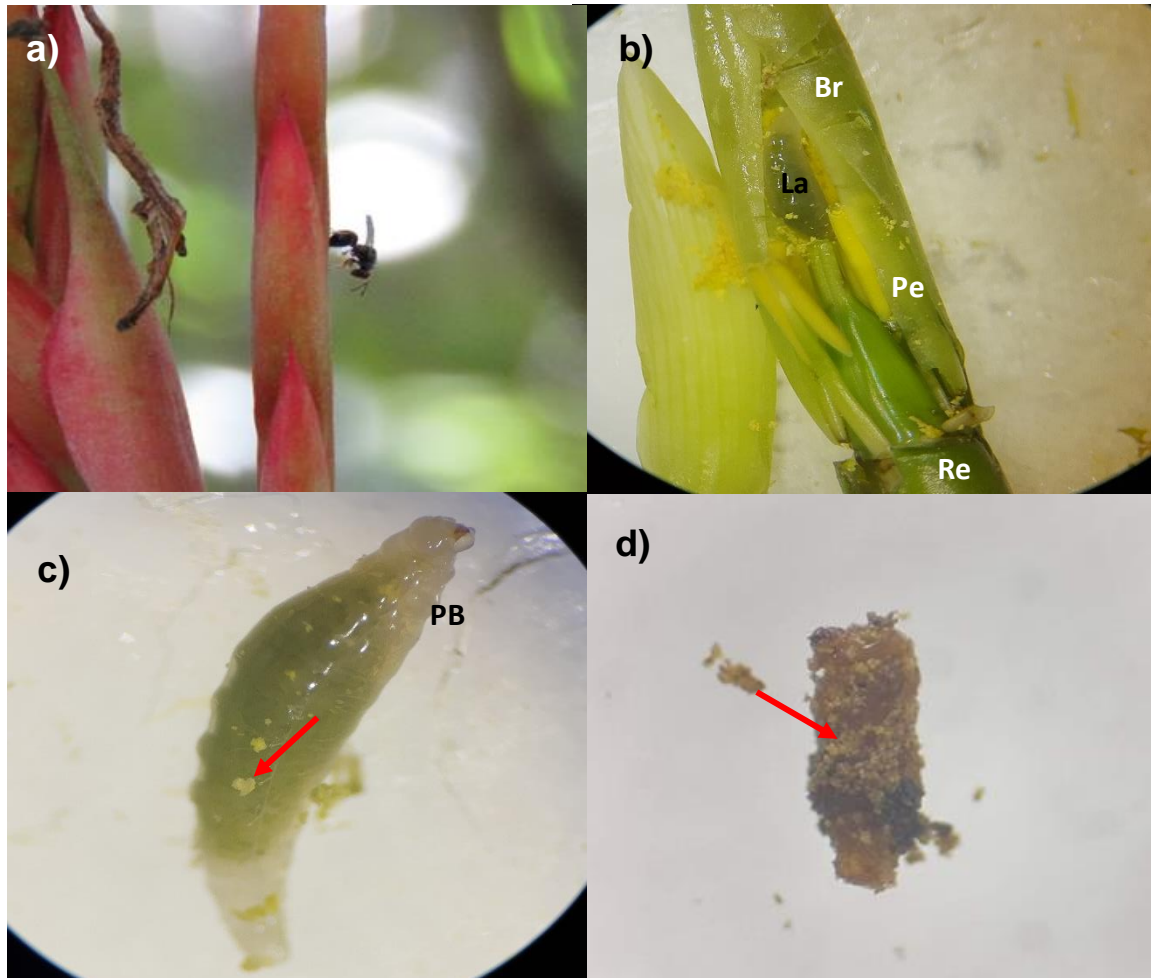


Figura 3.4.- Ciclo de vida de *E. werauhia* en los botones florales de *T. balbisiana*. **a:** Hembra de *E. werauhia* ovipositando en botón floral de *T. balbisiana*; **b:** Larva de *E. werauhia* en botón floral (flechas señalan polen y residuos en la parte superior del botón floral); **c,d:** larva de *Eurytoma* (flechas señalan polen alrededor de su cuerpo). (**La**=Larva; **PB**= Piezas bucales; **Pe**= Pétalos; **Br**= Bráctea; **Re**= Receptáculo)

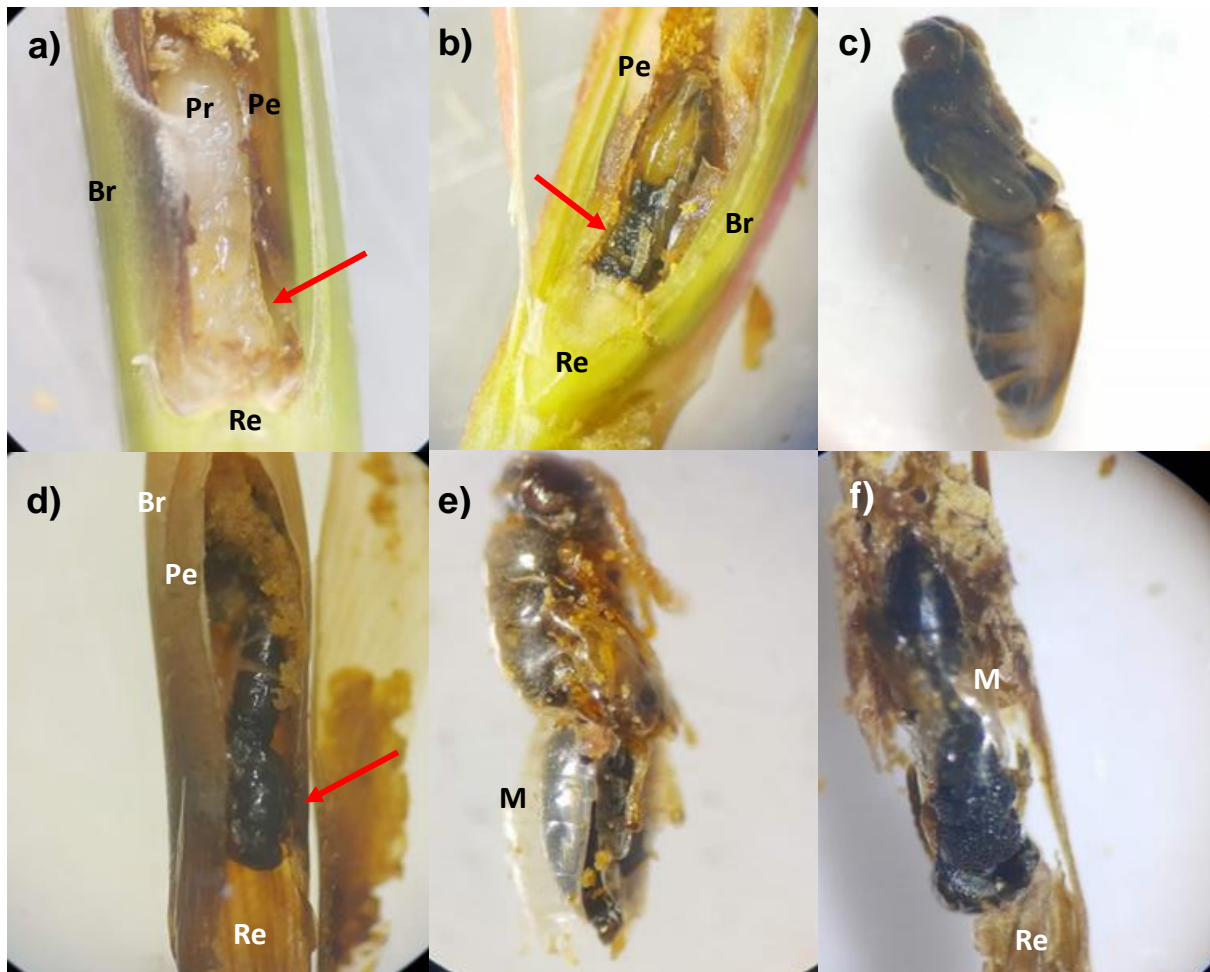


Figura 3.5.- Ciclo de vida de *E. werauhia* en los botones florales de *T. balbisiana*. **a:** prepupa de *E. werauhia* (Flechas señalan la cabeza y antenas); **b – f:** estado de pupa de *E. werauhia* (**Pr**= Prepupa; **P**= Pupa; **M**= Muda; **Pe**= Pétalos; **Br**= Bráctea; **Re**= Receptáculo)

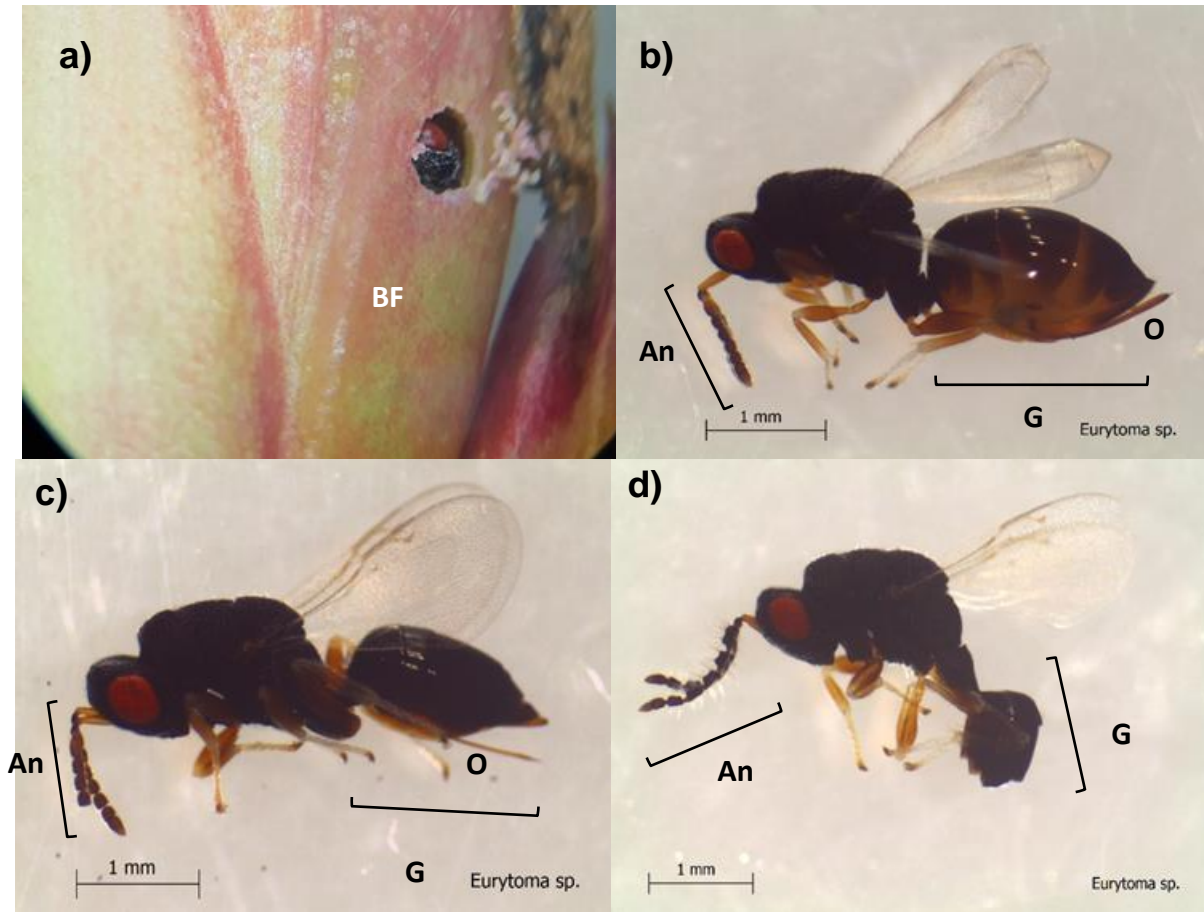


Figura 3.6.- Ciclo de vida de *E. werauhia* en los botones florales de *T. balbisiana*. **a:** salida de la avispa adulta del botón floral; **b, c:** hembra de *E. werauhia*; **d:** macho de *E. werauhia*; (**BF=** Botón floral; **An=** Antena; **G=** Gáster, **O=** Ovipositor).

Descripción de las inflorescencias

Las especies presentes para el sitio de matorral de duna costera fueron *T. balbisiana*, *T. yucatanana*, *T. utriculata* y *T. dasyliriifolia* mientras que para el sitio de selva baja caducifolia fueron *T. balbisiana*, *T. yucatanana*, *T. schiedeana* y *T. brachycaulos*. Las diferencias morfológicas de las inflorescencias se presentan en la Tabla 3.1. A continuación, se describen brevemente las características de dichas inflorescencias:

Tabla 3.1.- Características morfológicas de las especies de *Tillandsia*. n se refiere al número de individuos medidos. Media (\pm EE).

Especies	Sitio	n	Coloración de brácteas e inflorescencia	Altura inflorescencia (cm)	Espigas de inflorescencia	Botones florales	Dureza de bráctea en gr	Presencia de tricomas
<i>T. dasyliriifolia</i>	Matorral de duna costera	10	Verde claro, con brácteas en tonalidad rojizo	125 \pm 0.3	8 \pm 1.1	80 \pm 7.8	71.01 \pm 2.79	no
<i>T. utriculata</i>	Matorral de duna costera	6	Rojo con brácteas verde claro	44.5 \pm 6.0	9 \pm 1.9	85 \pm 22.8	52.33 \pm 2.98	no
<i>T. balbisiana</i>	Matorral de duna costera	31	Rosa-anaranjado	23.75 \pm 1.5	3 \pm 0.2	22 \pm 1.7	35.97 \pm 2.14	si
	Selva baja caducifolia	30	Rosa-anaranjado	23.2 \pm 1.6	2 \pm 0.2	22.1 \pm 2.1	36.35 \pm 1.74	si
<i>T. yucatanana</i>	Matorral de duna costera	7	Verde claro	13 \pm 1.2	1	8 \pm 1.3	46.33 \pm 0.52	si
	Selva baja caducifolia	14	Verde claro	10.96 \pm 0.47	1	7.1 \pm 0.5	46.86 \pm 0.90	si
<i>T. schiedeana</i>	Selva baja caducifolia	25	Verde con tintes rojos	9.7 \pm 0.6	1	2.4 \pm 0.1	43.33 \pm 2.80	si
<i>T. brachycaulos</i>	Selva baja caducifolia	47	rojo	Sésiles	0	4.2 \pm 0.2	-	no

T. dasyliriifolia. - Con una inflorescencia que presenta 8 \pm 1.3 espigas, con alrededor de 80 \pm 7.8 botones florales por inflorescencia, tanto la bráctea como el pie de la inflorescencia son de una tonalidad verde en ocasiones la bráctea es una coloración café o ambos (Figura 3.7d).

T. utriculata. - con inflorescencia que presenta alrededor de 9 \pm 1.9 espigas, con 85 \pm 22.8 botones florales, con una coloración verde claro en las brácteas, en ocasiones el pie de inflorescencia en una tonalidad rojiza, la cual se va perdiendo conforme van madurando las cápsulas, con una altura aproximadamente de 44.5 \pm 6.0 cm (Figura 3.7c).

T. balbisiana. - Presenta una inflorescencia con una altura de 23 ± 1.6 cm, con 3 ± 0.2 espigas y con aproximadamente 22 ± 1.7 botones florales para el matorral de duna costera (Figura 3.7a), mientras que para la selva baja caducifolia presenta una altura 24.3 ± 0.9 teniendo en promedio 2 ± 0.2 espigas con 22.1 ± 2.1 botones florales (Figura 3.8a), no se encontraron diferencias significativas en las alturas ($U= 441$, $p= 0.729$) ni en el número de botones florales ($U= 463$, $p= 0.977$) de las inflorescencias de ambos sitios. Para ambos sitios la coloración de la inflorescencia va del rosa con rojo a rosa-anaranjado, con tonalidades más fuertes en los márgenes de las brácteas, bajando la tonalidad hacia el pie de la inflorescencia, en la maduración de los frutos esta pierde la tonalidad rosa-anaranjado y se vuelve una coloración verde.

T. yucatan. - presenta una inflorescencia con una sola espiga, teniendo una altura de 14.1 ± 1.6 , con 8 ± 1.1 botones florales para el caso del matorral de duna costera (Figura 3.7b), mientras que para la selva baja caducifolia se presenta la inflorescencia con una altura de 10.96 ± 0.47 con 7.1 ± 0.5 botones florales (Figura 3.8c), no se encontraron diferencias significativas en las alturas ($U= 56.50$, $p= 0.135$) ni en el número de botones florales ($U=60.50$, $p= 0.211$) de las inflorescencias de ambos sitios. En ambos sitios la coloración es verde-blanquecino.

T. schiedeana. - Exhibe una inflorescencia con una sola espiga, con 2.4 ± 0.1 botones florales, con una coloración verde con tintes rojos, y una altura de 12.04 ± 1.5 cm (Figura 3.8b).

T. brachycaulos. - En esta especie la inflorescencia está ausente, presentando botones florales sésiles, con 4.2 ± 0.2 botones (Figura 3.8d).



Figura 3.7.- Inflorescencias de las distintas especies del matorral de duna costera a) *T. balbisiana*, b) *T. yucatanana*, c) *T. utriculata*, d) *T. dasyliriifolia* (Fotografías tomadas por Celene Espadas Manrique).



Figura 3.8.- Inflorescencias de las distintas especies de la Selva baja caducifolia a) *T. balbisiana*, b) *T. schiedeana*, c) *T. yucatanana*, d) *T. brachycaulos* (Fotografías tomadas por Celene Espadas Manrique).

Comparación de las características morfológicas de las inflorescencias de las seis especies de estudio

Al comparar la altura de la inflorescencia entre las distintas especies, se encontró que existen diferencias significativas ($H=151.217$, $gl=5$, $p<0.001$) siendo *T. dasyliiriifolia* (125 cm) la especie que presenta mayor altura de inflorescencia, mientras que la especie *T. brachycaulos* no presenta un escapo floral siendo las flores sésiles (Figura 3.9a). Al comparar el número de botones florales de las inflorescencias de las seis especies, se encontró que existen diferencias significativas ($H=140.665$, $gl=5$, $p<0.001$). Las especies *T. utriculata* (85 botones en promedio) y *T. dasyliiriifolia* (80 botones en promedio) presentaron un mayor número, mientras que *T. schiedeana* (2.4 botones promedio) fue la especie que presentó un menor número. (Figura 3.9b)

En cuanto a las cinco especies que presentan bráctea floral, se encontró que existen diferencias significativas ($H=54.31$, $gl=4$, $p<0.001$) en la dureza de la bráctea, siendo *T. dasyliiriifolia* (71.01 g) la que presenta mayor dureza, mientras que *T. balbisiana* (36.16 g) y *T. schiedeana* (43.33 g) las que presentaron menor dureza. (Figura 3.10)

De las seis especies solamente tres presentan tricomas en la bráctea. Se encontró que existen diferencias significativas en el tamaño ($H=40.17$, $gl=2$, $p<0.001$) y en la densidad ($H=42.42$, $gl=2$, $p<0.001$) de tricomas. Siendo *T. balbisiana* la especie que presentó mayor densidad (68 tricomas/ 1cm^2), pero menor tamaño ($0.15 \times 10^{-4}\text{cm}^2$) de tricoma. Por su parte, *T. yucatanensis* es la especie que presentó menor densidad de tricomas (10 tricomas / 1cm^2), pero de mayor tamaño (0.015cm^2) (Figura 3.11).

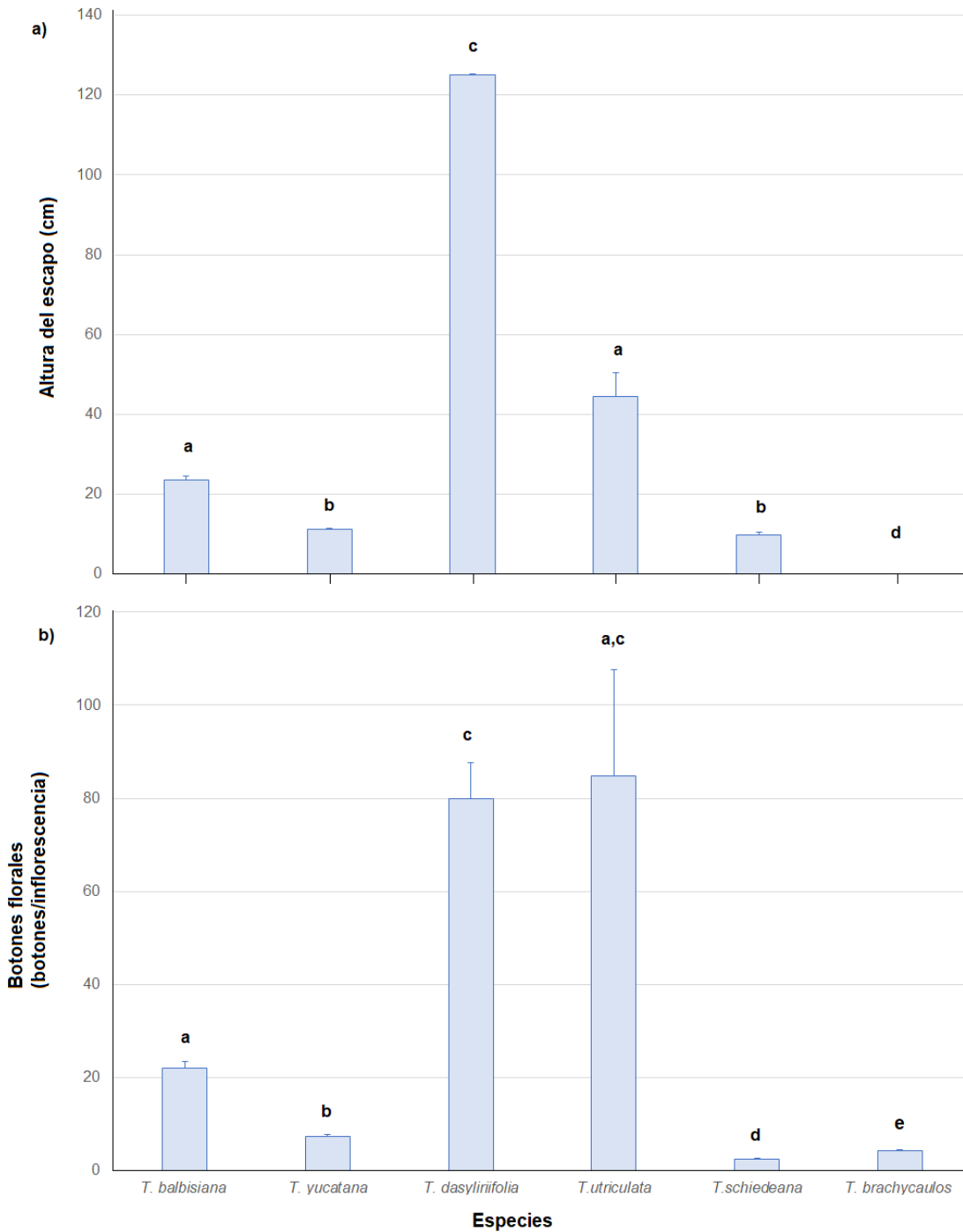


Figura 3.9.- a) Altura de las inflorescencias de las seis especies de *Tillandsia* en los dos sitios de estudio. b) Número de botones florales de las seis especies de *Tillandsia* en los dos sitios de estudio. Los datos representan el promedio (\pm EE). Las letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas

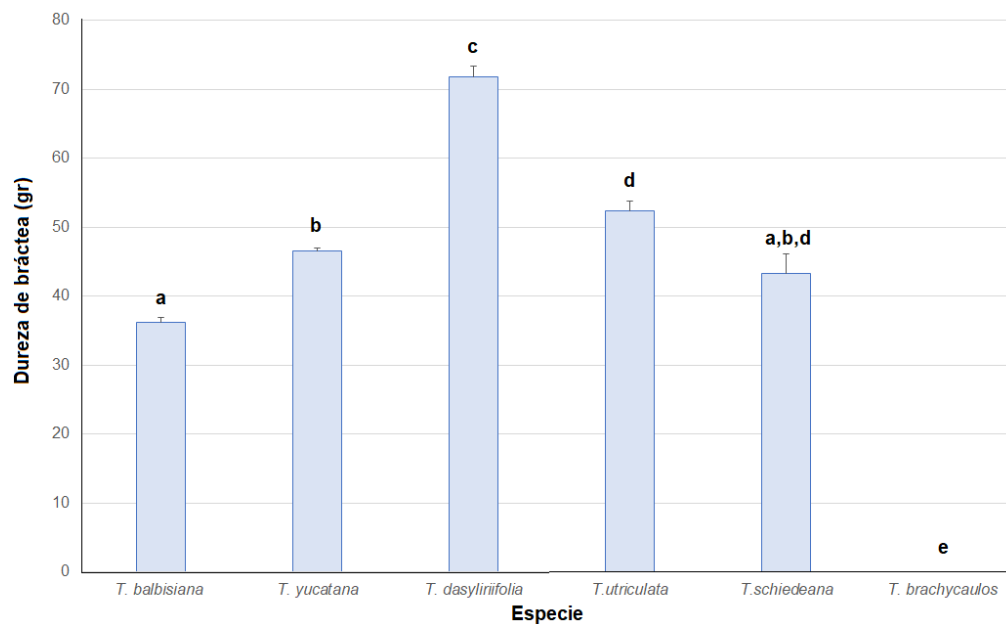


Figura 3.10.- Dureza de la bráctea floral de seis especies de *Tillandsia*. Los datos representan el promedio (\pm EE). Las letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas.

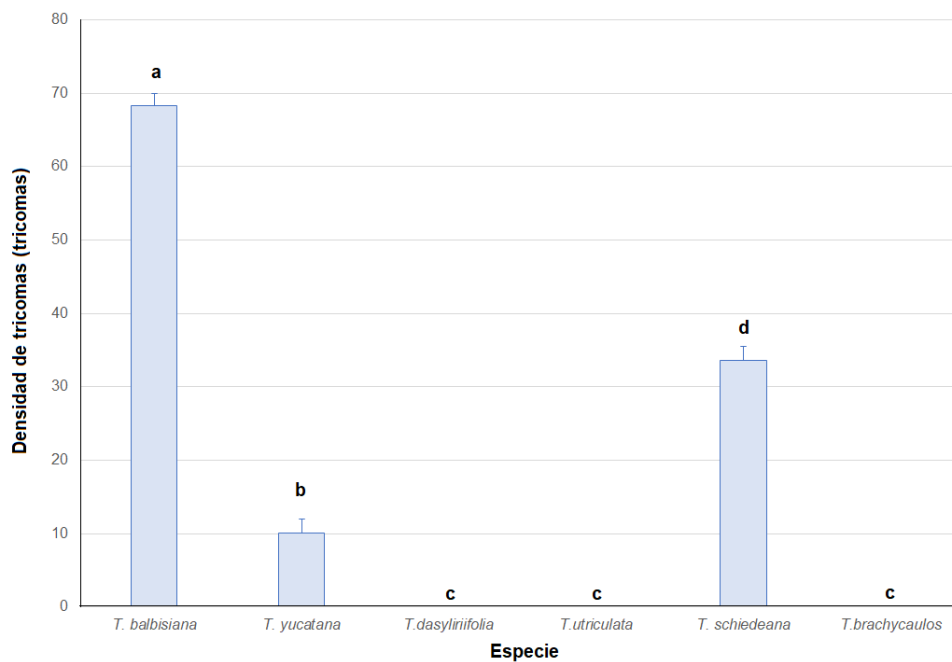


Figura 3.11.- Densidad de tricomas en 1cm². Los datos representan el promedio (\pm EE). Las letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas.

Interacción entre *E. werauhia* y las inflorescencias de las bromelias

Incidencia y severidad de *E. werauhia*

En el sitio de matorral de duna costera se observó la presencia de *E. werauhia*. en tres de las cuatro especies de *Tillandsia*, siendo la especie *T. yucatanana* la que no presenta incidencia en este sitio. La especie *T. balbisiana* presentó mayor incidencia, encontrándose la avispa en 27 individuos. Para la selva baja caducifolia la avispa estuvo presente en las cuatro especies de *Tillandsia*. La especie *Tillandsia balbisiana* presentó la mayor incidencia, encontrándose la avispa en 22 individuos.

El modelo lineal generalizado indicó diferencias significativas en la incidencia de daño entre sitios y entre especies de *Tillandsia*. Asimismo, se obtuvieron diferencias significativas en la severidad de daño entre los sitios y entre las especies (Tabla 3.2). La especie *T. balbisiana* es la que presentó mayor severidad de daño en comparación con las otras especies para el sitio de matorral de duna costera, mientras que en el sitio de selva baja caducifolia las especies *T. schiedeana* y *T. balbisiana* fueron las que presentaron diferencias en la severidad de daño con respecto a las otras especies del sitio (Figura 3.12).

Tabla 3.2.- Resultado del Modelo Lineal Generalizado para la proporción de botones florales con florivoría para los sitios y para las especies.

Variable	Df	Desviación residual	P
Incidencia- Sitio	1	18.264	P<0.001
Incidencia- Especies	6	78.236	P<0.001
Severidad - Sitio	1	5.862	0.0154
Severidad- Especies	6	195.199	P<0.001

En general las especies de *T. balbisiana*, tanto de matorral de duna costera como de selva baja caducifolia y *T. schiedeana* presentaron diferencias estadísticamente significativas, en la proporción de botones florales con florivoría por *E. werauhia* en comparación con las otras especies (Tabla 3.3).

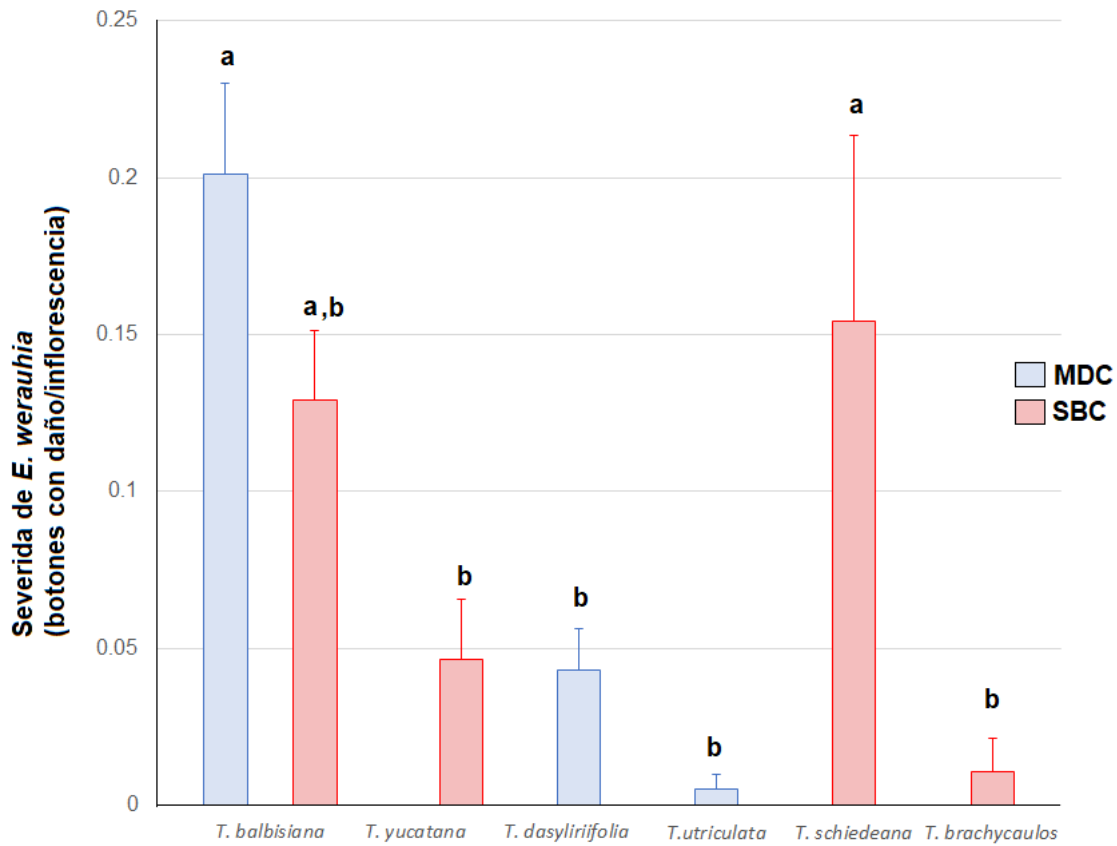


Figura 3.12.- Severidad de *E. werauhia* en las distintas especies, en los dos sitios de estudios (MDC=matorral de duna costera y SBC= selva baja caducifolia). Los datos representan el promedio (\pm EE). Las letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas.

Tabla 3.3.- Comparaciones múltiples post hoc (prueba de Tukey) de la severidad del daño por *E. werauhia* en los dos sitios de estudios (MDC=matorral de duna costera y SBC= selva baja caducifolia). Únicamente mostrando los valores significativos.

Especies (sitio)	Diferencia de medias	Valor de p
<i>T. balbisiana</i> (MDC) - <i>T. yucatanana</i> (MDC)	.20097*	0.002
<i>T. balbisiana</i> (MDC) - <i>T. dasyliriifolia</i> (MDC)	.15797*	0.009
<i>T. balbisiana</i> (MDC) - <i>T. utriculata</i> (MDC)	.19597*	0.008
<i>T. balbisiana</i> (MDC) - <i>T. yucatanana</i> (SBC)	.15457*	<.001
<i>T. balbisiana</i> (MDC) - <i>T. brachycaulos</i> (SBC)	.19033*	<.001
<i>T. schiedeana</i> (SBC) - <i>T. brachycaulos</i> (SBC)	.14365*	0.003

De igual forma se pudo observar que las especies *T. yucatanana* y *T. dasyliriifolia* presentaron mayor número de botones que se desarrollaron hasta fruto con el 78.1% y el 74.4 % respectivamente (H:10.646, gl:3, p=0.014) (Figura 3.13). *Tillandsia balbisiana* presentó el menor desarrollo de frutos en comparación con las otras especies, asimismo esta especie presento otro tipo de herbivoría.

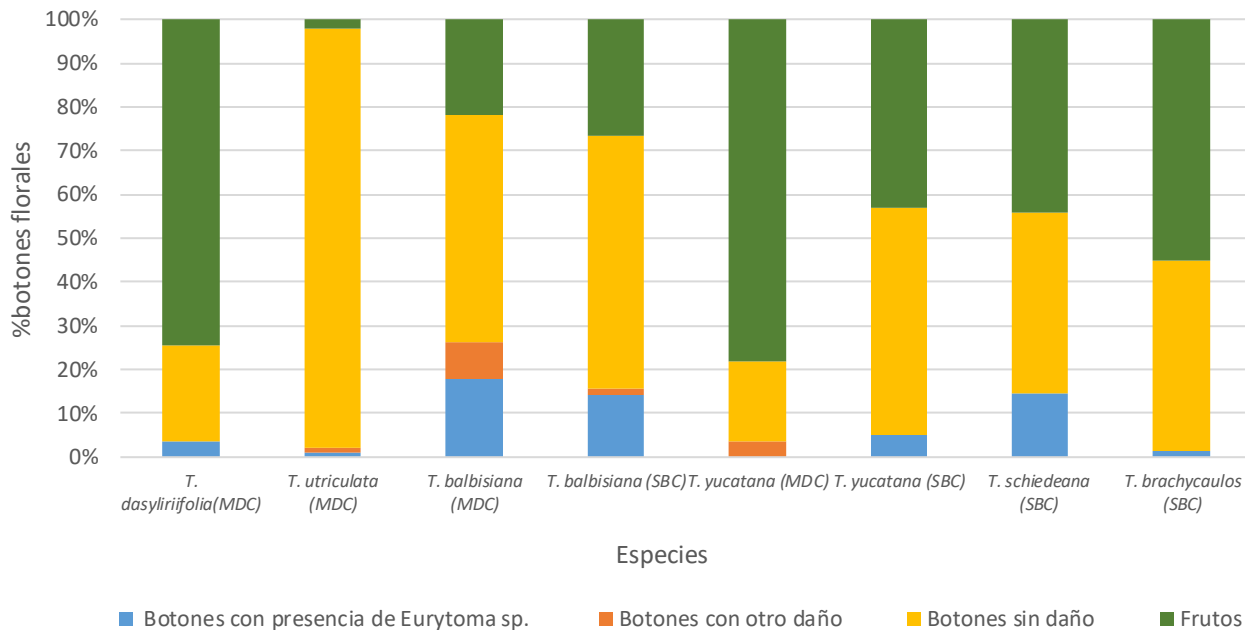


Figura 3.13.- Porcentaje de severidad de afectaciones (Por *E. werauhia* u otro tipo de afectación), botones sin algún fruto o daño y frutos en las inflorescencias de las 6 especies de *Tillandsia* en los sitios de matorral de duna costera (MDC) y selva baja caducifolia (SBC). presentó otro tipo de herbivoría.

Relación de características morfológicas de las inflorescencias con la incidencia y severidad de daño por *E. werauhia*.

El modelo lineal generalizado mixto (GLMM) indicó que las variables “Altura” (altura del escapo), “Botones florales” (número de botones por inflorescencia), “Dureza” (dureza de la bráctea) y “Tricomas” (presencia de tricomas) tuvieron una respuesta en el modelo con respecto a la incidencia de *E. werauhia* (Tabla 3.4).

Mayor altura de la inflorescencia y mayor número de botones florales, mayor será la probabilidad de incidencia de la avispa (Figura 3.14a, b). La dureza de la bráctea floral, presentó una relación negativa, esto nos indica que a menor dureza de la bráctea floral mayor será la probabilidad de incidencia de la avispa (Figura 3.14c). La variable Tricoma, que representa la presencia de tricomas en las brácteas florales, presentó una relación positiva, esto nos indica que en cuanto exista la presencia de tricomas, mayor será la probabilidad de incidencia de la avispa (Figura 3.14d)

Tabla 3.4.- Resumen de los resultados del GLMM con distribución binomial para la incidencia de daño. Los asteriscos indican las variables significativas, la columna Est. corresponde a los valores estimados o esperados por el modelo.

Parámetros	Est.	EE.	Valor de p
Intercepto	-3.75231	0.91733	p<0.001 *
Altura	0.08014	0.01709	p<0.001 *
Botones florales	0.03008	0.01227	0.0142 *
Dureza	-0.11573	0.02850	p<0.001 *
Tricoma	6.84299	1.06267	p<0.001 *

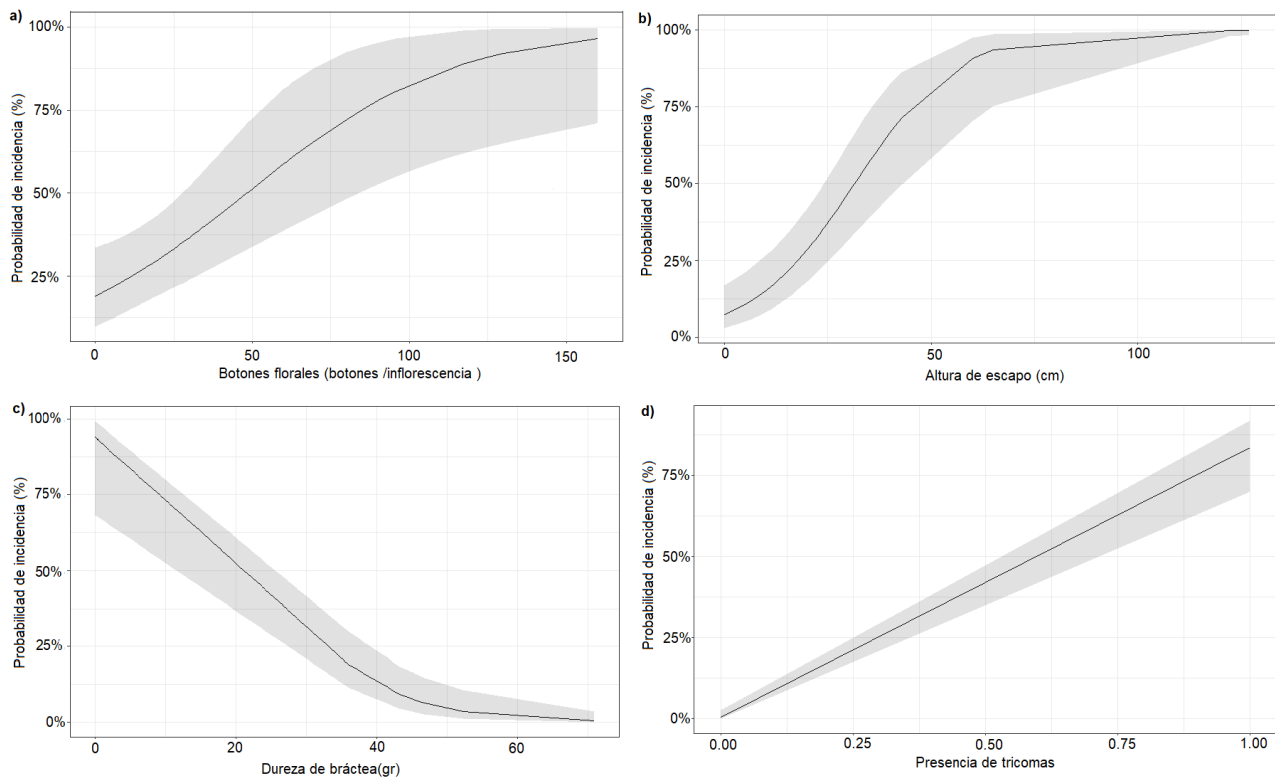


Figura 3.14.- Relación entre la incidencia de daño a botones por *E. werauhia* y las variables morfológicas del modelo lineal generalizado mixto. Se muestran únicamente las variables independientes que resultaron significativas: a) botones florales b) altura de inflorescencia c) Dureza de bráctea floral, d) presencia de tricoma

Con respecto a la severidad de daño, las variables “Altura”, “Botones florales”, “presencia de tricoma” y “Tamaño de tricoma” tuvieron una respuesta en nuestro modelo (Tabla 3.5). La altura que representa la altura de la inflorescencia, presentó una relación positiva, esto nos indica que, a mayor altura de la inflorescencia, mayor será la severidad de daño de la avispa (Figura 3.16a). Los botones florales que representa la disponibilidad de botones que hay en las seis especies de *Tillandsia* evaluadas, presentó una respuesta negativa, esto nos indica que a menor número de botones florales son más propensos a tener mayor severidad de daño por *E. werauhia*. (Figura 3.16b) La variable tricomas, que representa la presencia de tricomas en las brácteas florales, tuvo una respuesta positiva, esto nos indica que las brácteas que presenten tricomas son más propensas a tener severidad de daño. (Figura 3.17). De igual forma el tamaño del tricoma presentó una respuesta negativa, esto nos indica que, a menor tamaño de tricoma, mayor será la severidad de daño de la avispa.

Tabla 3.5.- Resumen de los resultados del GLMM con distribución binomial para la severidad de daño por *E. werauhia*. Los asteriscos indican las variables significativas, la columna Est. corresponde a los valores estimados o esperados por el modelo.

Parámetros	Est.	EE.	valor de p
Intercepto	-4.125928	0.468114	p<0.001 *
Altura	0.015714	0.004461	p<0.001 *
Botones florales	-0.013140	0.004337	p<0.001 *
Tricoma	2.425787	0.368620	p<0.001 *
Tamaño de tricoma	-50.451399	14.266022	p<0.001 *

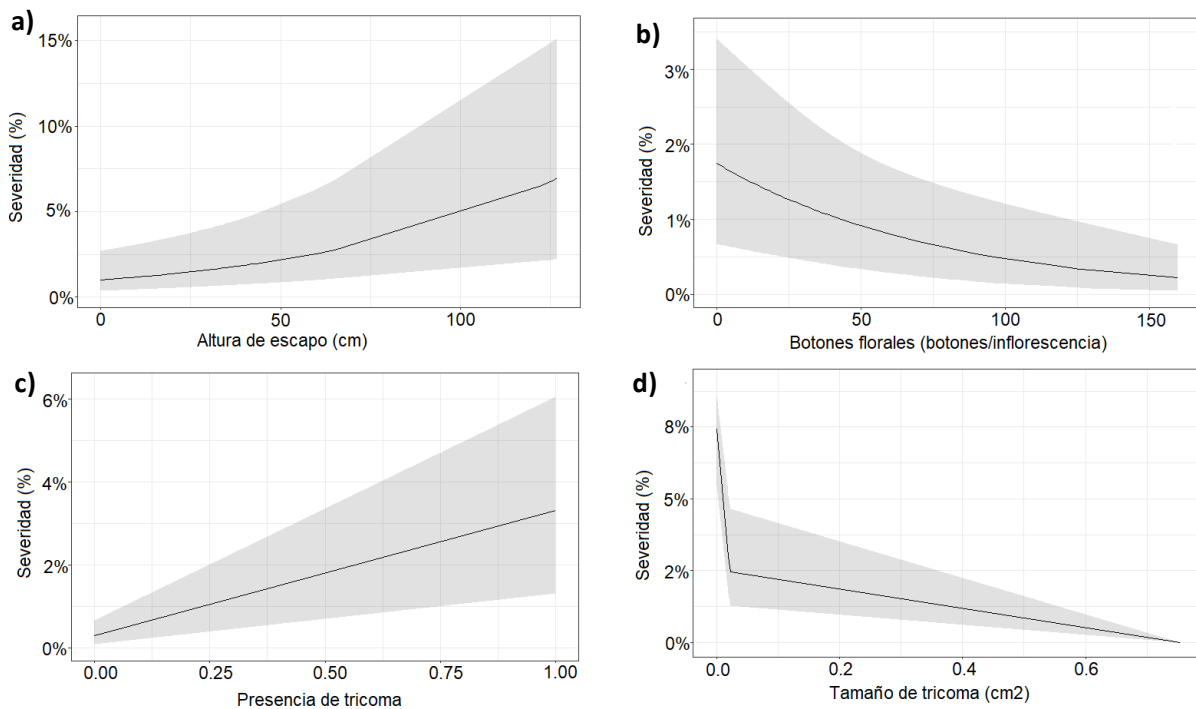


Figura 3.15.- Relación entre la severidad de daño por *E. weruhtia* y las variables morfológicas del modelo lineal generalizado mixto. Se muestran únicamente las variables independientes que resultaron significativas: a) altura de inflorescencia, b) botones florales c) Presencia de tricoma d) Tamaño de tricoma

Relación de datos climáticos con botones florales con daño de *E. werauhia*

Matorral de duna costera

El primer registro de botones florales con daño se dio sobre los botones de *T. dasyliriifolia* en el mes de mayo en 2018 y de abril en 2019, esto concuerda con un aumento en la precipitación, al igual que un aumento en la temperatura para ambos años (Figura 3.17c y 3.17b). En ambos años, la mayor incidencia se presentó en el mes de julio sobre botones florales de *T. balbisiana*, esto coincide con la mayor disponibilidad de botones florales de esta especie (Figura 3.17a). De igual forma, para ese mes ya se ha establecido la temporada de lluvias, y se presenta una temperatura promedio de 27.8°C la mayor temperatura promedio presentada para ese año, con una humedad relativa del 82% (Figura 3.17c). La floración más abundante de *T. dasyliriifolia*, se dio durante el mes de marzo (Figura 3.17a), durante la temporada de sequía y no se registraron ataques de *E. werauhia*.

El modelo aditivo generalizado, dio como resultado que las variables tiempo, temperatura, y precipitación, tienen una relación significativa con la afectación de *E. werauhia* (Tabla 3.6) En la Figura 3.16a se observa que el modelo nos arrojó una predicción en la cual la incidencia de daño por la avispa en los botones florales tiende a una disminución para el año 2018 al año 2019. En la Figura 3.16b se observa que la incidencia de daño incrementa conforme aumenta la temperatura. En cuanto a la precipitación se pudo notar que la afectación tiende a aumentar conforme se incrementa la precipitación (Figura 3.16c).

Tabla 3.6.- Relación entre el daño a los botones y las variables climáticas en el matorral de duna costera. Resumen de los resultados del modelo aditivo generalizado (GAM) con los coeficientes del modelo. Los asteriscos indican las variables significativas. edf=grados efectivos de libertad.

Parámetros	edf	χ^2	valor de p
Tiempo	1.00	0.3792	0.025*
Temperatura	1.00	0.2274	<0.001 *
Humedad	1.71	0.1135	0.1215
Precipitación	1.566	0.3670	<0.001*

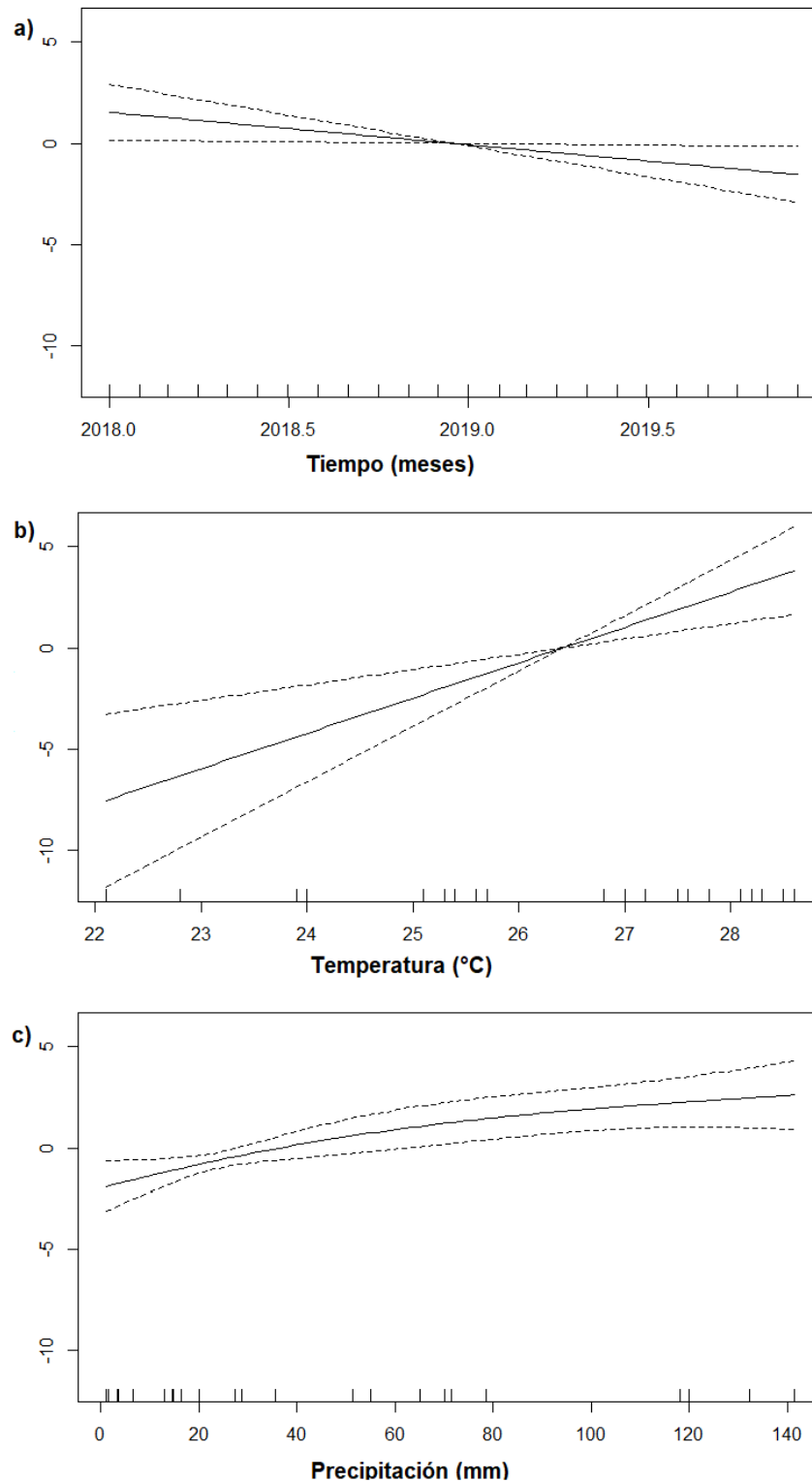


Figura 3.16 - Relación entre la incidencia de daño a botones de *E. werauhia* y las variables climáticas del modelo aditivo generalizado, en el sitio de matorral de duna costera. Se muestran únicamente las variables independientes que resultaron significativas: a) Tiempo, b) Temperatura, c) Precipitación.

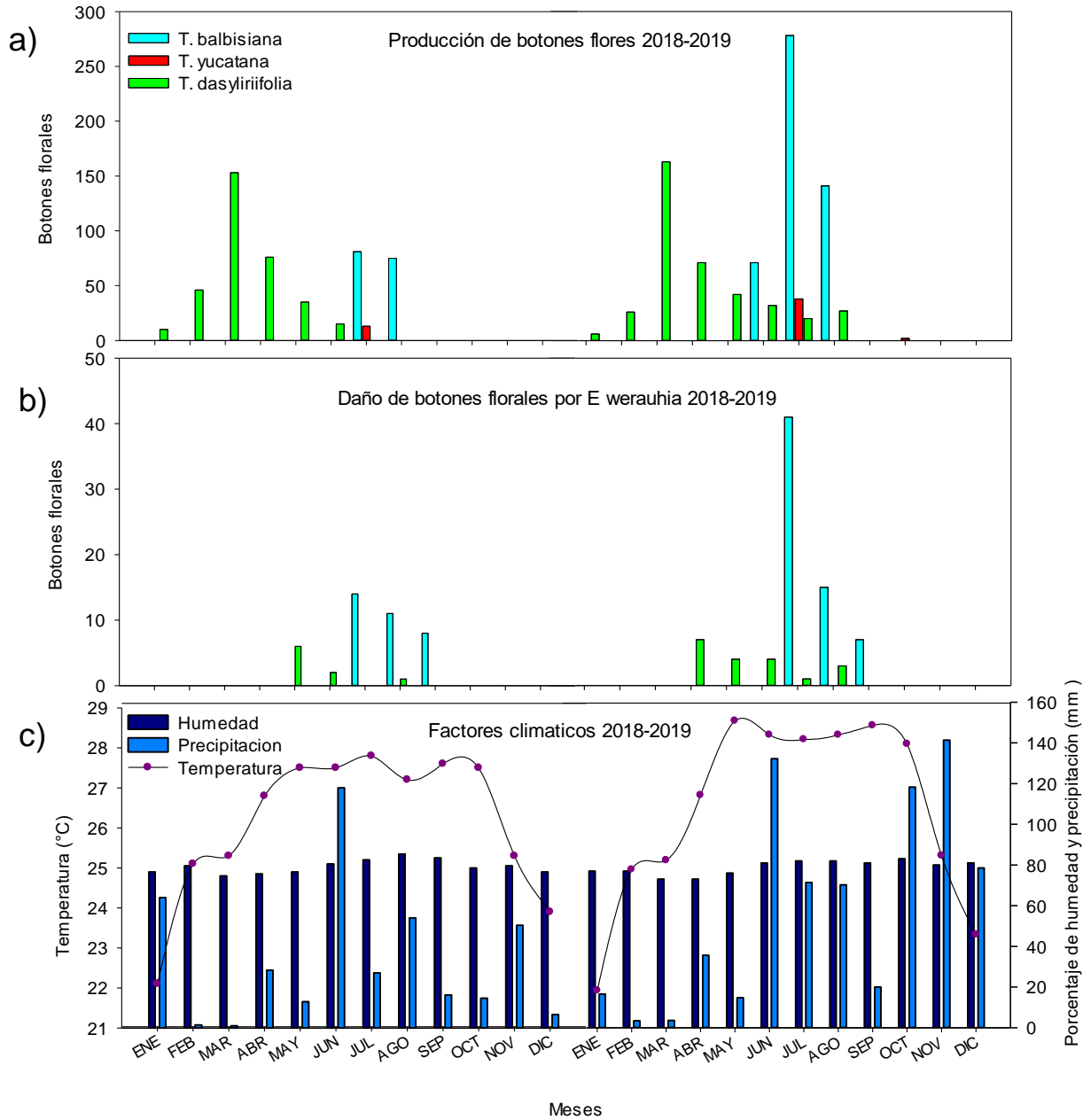


Figura 3.17.- a) Frecuencia de producción de botones florales de las especies de estudio de matorral de duna costera en los años 2018 y 2019. b) severidad de daño por *E. weruuhia* a lo largo de dos años en matorral de duna costera. c) Condiciones climáticas de la estación climatológica de progreso (CONAGUA) de los años 2018 y 2019.

Selva baja caducifolia

En lo que respecta a la incidencia de los botones con daño realizado por *E. werauhia* en la selva baja caducifolia, el primer registro de daño para el año 2018 fue en el mes de abril sobre los botones de *T. schiedeana* (Figura 3.19b), Esto concuerda con un aumento en la precipitación y temperatura, en relación con meses anteriores para ese año (Figura 3.19c). No obstante, la mayor incidencia se presentó en el mes de julio a principios de la temporada de lluvia (Fig. 3.19c). De manera similar a lo que sucede en el matorral, la incidencia ocurre preferentemente sobre botones florales de *T. balbisiana*. Asimismo, en este mes de julio se presentó la mayor temperatura promedio del año con 28.9 °C (Figura 3.19c).

Para el año del 2019 los primeros registros de daño fueron en el mes de abril sobre los botones florales de *T. schiedeana*, sin embargo, la afectación se vio reducida este año, en este sitio, posiblemente debido a la presencia de lluvias torrenciales atípicas. Por lo que el aumento en floración observado en el mes de julio fue de 199 botones de las especies *T. balbisiana*, *T. yucatanana* y *T. brachycaulos* (Figura 3.19a) no coincide con aumentos similares en la incidencia de daño.

El modelo aditivo generalizado, arrojó que las variables precipitación y humedad están relacionadas con la afectación de *E. werauhia* (Tabla 3.7). En la figura 3.18 se observa que la incidencia de daño en botones florales incrementó conforme aumenta la precipitación sin embargo al llegar a los 150 mm hubo una disminución, esta misma situación se ve reflejada en la humedad, al llegar a un porcentaje de humedad de 82% a 84%, hubo una disminución en la incidencia de botones florales.

Tabla 3.7.- Relación entre el daño a los botones y las variables climáticas en la selva baja caducifolia. Resumen de los resultados del modelo aditivo generalizado (GAM) con los coeficientes del modelo. Los asteriscos indican las variables significativas. edf=grados efectivos de libertad

Parámetros	edf	χ^2	valor de p
Tiempo	2.350	5.588	0.0646
Temperatura	1.00	1.985	0.158
Humedad	2.164	8.561	0.014*
Precipitación	2.717	11.300	<0.010*

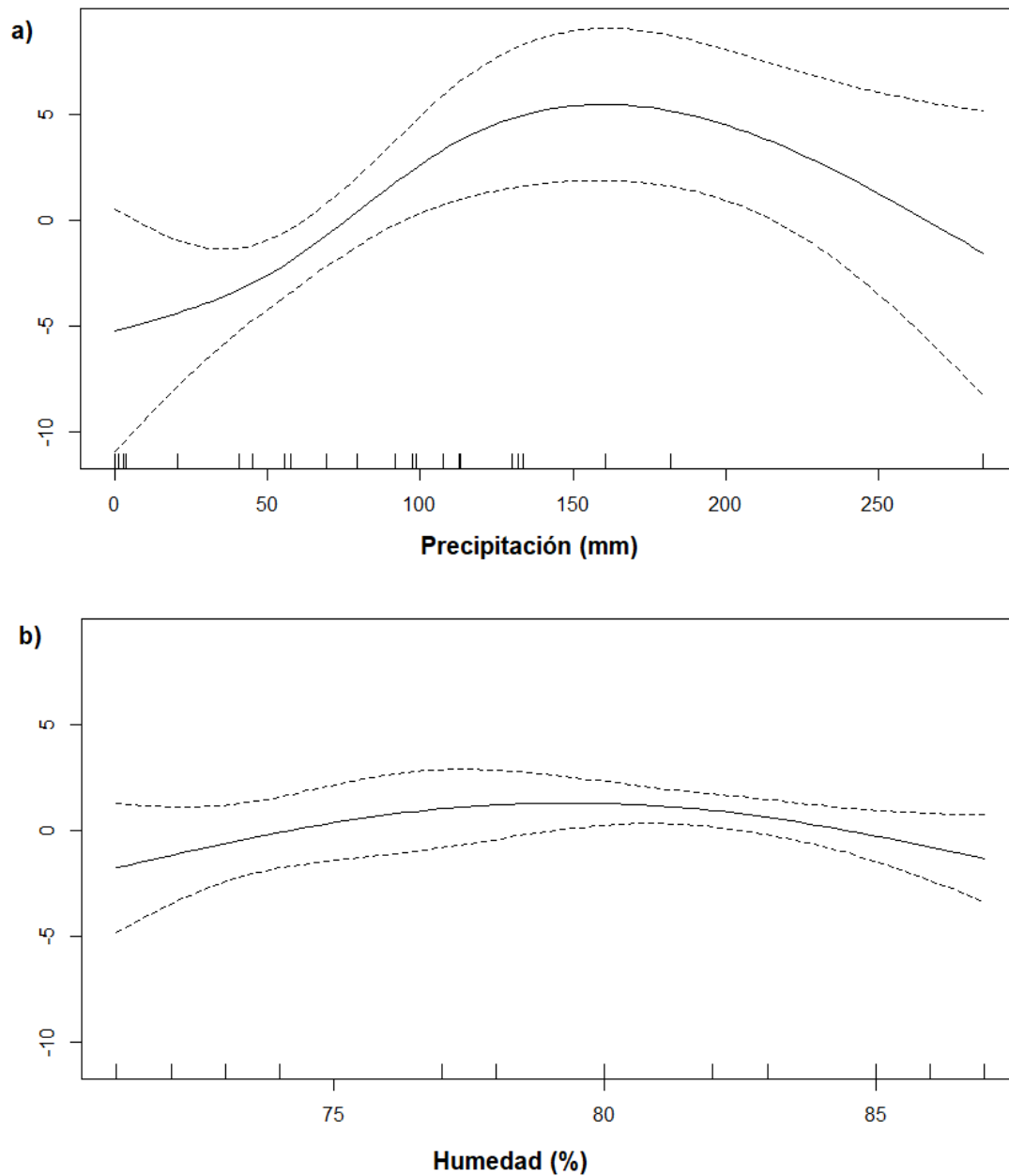


Figura 3.18.- Relación entre el daño a botones de *E. werauhia* y las variables climáticas del modelo aditivo generalizado, en el sitio de selva baja caducifolia. Se muestran únicamente las variables independientes que resultaron significativas: a) Precipitación, b) Humedad.

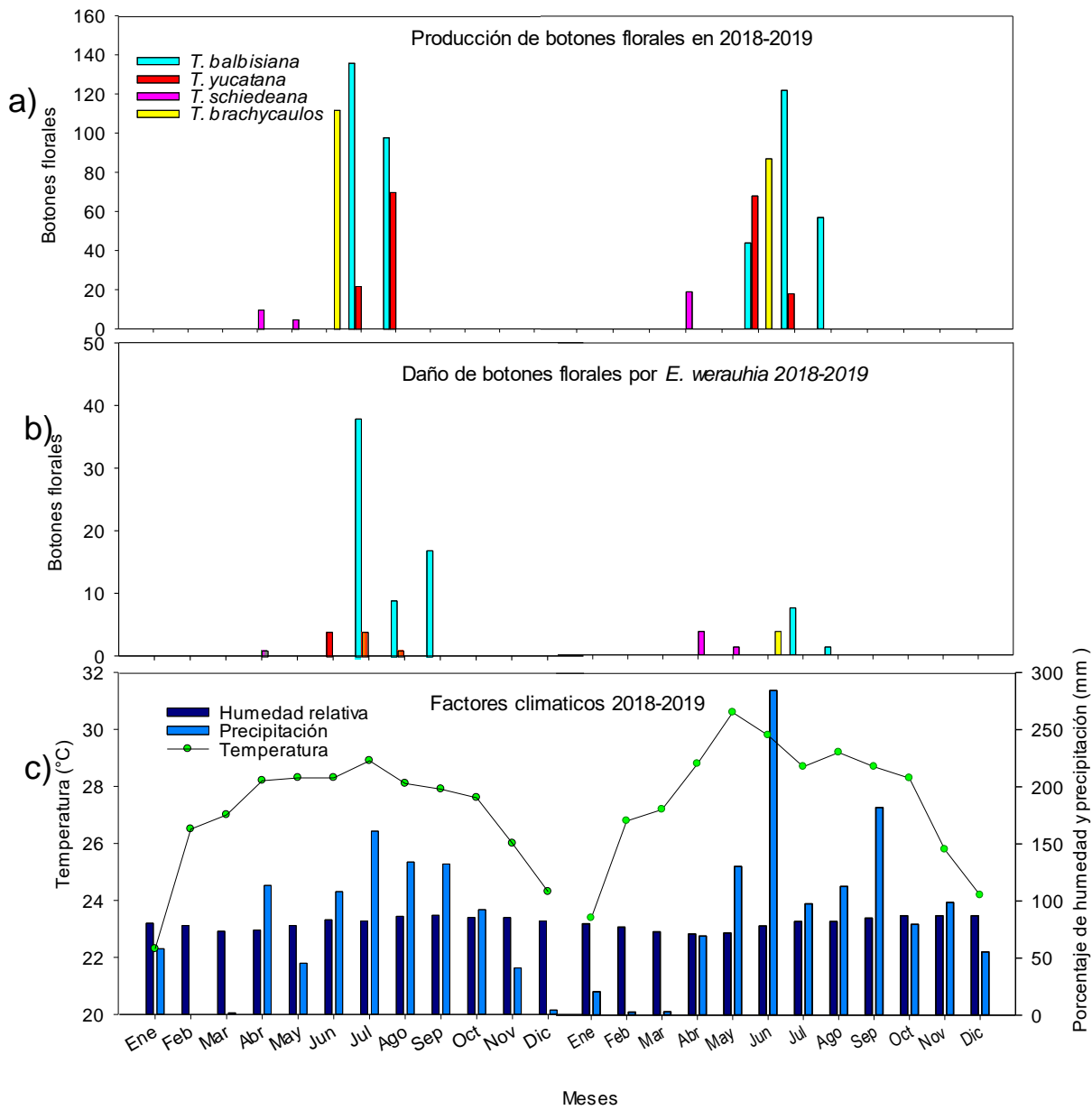


Figura 3.19.- a) Frecuencia de producción de botones florales de las especies de estudio de la selva baja caducifolia en los años 2018 y 2019. b) Severidad de daño por *E. werauhia*. a lo largo de dos años en selva baja caducifolia c) Condiciones climáticas de la estación climatológica de Mérida (CONAGUA) en los años 2018 y 2019.

CAPÍTULO IV

4.1 DISCUSIÓN

Caracterización de la especie de *Eurytoma* y el ciclo de vida

Aunque se sabe mucho acerca de la biología de varias especies de *Eurytoma* que afectan a semillas (Leite *et al.*, 2009; Richards, 1989), se conoce muy poco sobre las que afectan al desarrollo de inflorescencias y sobre todo de la complejidad de su ecología.

La especie encontrada, *Eurytoma werauhia* Gates, 2004, representa un nuevo registro para el país, con seis nuevos registros de hospederos, ya que la especie únicamente se había colectado de la bromelia *Werauhia gladioliflora* en un sitio de bosque nuboso, en Monte Verde, Costa Rica (Gates y Cascante-Marín 2004). Esto sugiere cierta plasticidad adaptativa a diversos ambientes, siendo los sitios de Yucatán mucho más calientes y estacionalmente más secos que el bosque de Costa Rica.

Eurytoma werauhia tiene una metamorfosis completa, en un tiempo de desarrollo promedio de cinco semanas. Este resultado difiere con lo encontrado por Gates y Cascante-Marín (2004) donde para la misma especie, pero en la bromelia *W. gladioliflora*, en un bosque mesófilo de montaña en Costa Rica, observaron un desarrollo promedio de siete semanas. Asimismo, se reporta en una vegetación de duna costera al sur de Brasil, una especie no identificada de *Eurytoma* en la bromelia *Vriesea friburgensis* con un desarrollo de 16 semanas y en algunos casos llegando hasta 36 semanas (Grohme *et al.*, 2007). Además, a diferencia del presente estudio, Grohme *et al.*, (2007) mencionan que algunos individuos presentaron una diapausa prepupal. En este sitio la oviposición ocurre en el verano austral, cuando se presentan las mayores temperaturas y alta humedad, mientras que la diapausa suele ocurrir en los meses más fríos (Monteiro, 2001).

La diapausa facultativa está asociada a estímulos ambientales, en lugares con temporadas de climas extremos (Hunter y Mc Neil, 1997; Danks, 1987). Donde posiblemente se vean afectadas la reproducción y la supervivencia (Gutiérrez, 2005). Tal es el caso del estudio de Grohme *et al.*, (2007), donde la diapausa ocurría en el periodo de menor temperatura y humedad. No obstante, también existen otros factores que podrían conducir a la diapausa como la disponibilidad y calidad de los alimentos (Gill *et al.*, 2017), en donde la falta de recursos provoca la diapausa, emergiendo al existir una mayor disponibilidad (Taugeron, 2021; Grohme *et al.*, 2007). Una

posible explicación por la cual en nuestro estudio no se encontró evidencia de diapausa es que, al ser una zona tropical, esta presenta dos estacionalidades muy marcadas la de lluvias y sequía, las cuales no involucran temperaturas extremas prolongadas, asimismo, al tener una mayor disponibilidad de recursos a lo largo del año, y sobre todo en la temporada de lluvias, *E. werauhia* no entra en diapausa y tiene un ciclo más rápido. De este modo aprovecha la disponibilidad de recursos para la oviposición, antes de que llegue la temporada de sequía.

La oviposición ocurre en las brácteas de los botones florales, antes de la apertura floral del botón, y concuerda con el comportamiento reproductivo de otras especies de *Eurytoma* en otras bromelias (García 2018; Grohme *et al.*, 2007; Gates y Cascante-Marín 2004). Los botones florales, donde la hembra realiza la oviposición, no logran completar la anthesis floral. Adicionalmente, la florivoría podría tener un efecto indirecto a través de la interferencia con los polinizadores (Strauss, 1997), debido a que, al no haber una exhibición floral de algunos botones, los polinizadores de *Tillandsia*, como los colibríes, pueden verse menos atraídos a dicha inflorescencia.

El desarrollo completo de la larva ocurrió dentro del botón floral, de modo que se considera florívoro, ya que consume parte del pistilo y del estambre, aunque sin consumir el polen. Dentro del pistilo, en algunos casos, se encuentra el nectario en los septos del ovario, en donde se produce el néctar (Sajo *et al.* 2004; Benzing, 2000), y es un recurso energético muy importante (Wilmer, 2011) que podría estar ayudando al desarrollo de la larva. Para Baker y Baker (1983) el néctar no solo es una fuente potencial de energía sino también de materiales proteicos. Lo observado en este estudio, contrasta con lo encontrado por Gates y Cascante-Marín (2004) en donde la larva de *Eurytoma* en *W. gladioliflora* consume únicamente el polen de esta bromelia.

De los botones recolectados se obtuvieron seis individuos en estado adulto, el cual realiza un orificio de salida en el botón floral de aproximadamente 1 mm de diámetro (García, 2018; Orozco-Ibarrola *et al.*, 2015; Cascante-Marín *et al.*, 2009; Grohme *et al.*, 2007; Gates y Cascante-Marín 2004).

Interacción de *E. werauhia* con las inflorescencias

La florivoría está estrechamente relacionada con la polinización, ya que ambos dependen del mismo recurso (Strauss *et al.*, 1997) y tienen un efecto en la adecuación de la planta (Cardel y Koptur, 2010; Genini *et al.*, 2010; Irwin *et al.*, 2010; Mothershead y Marquis, 2000; Strauss, 1997). Por tal motivo muchas de las características de las plantas que han evolucionado para atraer polinizadores también pueden atraer a florívoros (McCall e Irwin 2006).

Los resultados indican que la bromelia *T. balbisiana* tuvo mayor incidencia de daño con hasta 87% de individuos con afectación en duna costera, y un 73% de individuos en la selva baja caducifolia. De igual forma es la especie que tuvo mayor severidad de daño por *E. werauhia* en ambos sitios. Este estudio concuerda con lo reportado por Cascante-Marín *et al.* (2009) donde registran hasta un 73% de botones florales con presencia de *E. werauhia* en la bromelia *W. gladioliflora*, para estos autores esto equivale hasta un 25% de pérdida del número potencial de frutos.

Se encontró que *T. balbisiana* fue la que presentó menor desarrollo de frutos, 22% y 26.7% en matorral de duna costera y selva baja caducifolia respectivamente. Esto puede deberse a que *E. werauhia* al desarrollarse dentro de los botones florales se alimenta del pistilo, consumiendo los óvulos. Se ha demostrado que la florivoría que daña los órganos reproductores comprometen el éxito reproductivo de la planta de manera directa (Wilmer, 2011; Cascante-Marín *et al.*, 2009). Sin embargo, esta avispa puede tener otros efectos indirectos al reducir el éxito de las flores restantes de la inflorescencia (Strauss, 1997) ya que reduce el número de flores abiertas, cambiando la exhibición floral y por consiguiente la atracción de polinizadores (Díaz-Suárez *et al.*, 2020) disminuyendo la tasa de visitas de estos (Krupnick y Weis, 1999; Strauss *et al.*, 1996) y con ello pudiendo afectar el desarrollo de frutos (Ramírez *et al.*, 2008; Irwin y Maloof 2002; Irwin *et al.*, 2001). De igual forma al inhibir la antesis no permite la dispersión del polen, (el cual no es consumido por esta avispa) con ello pudiendo llegar a tener otro efecto indirecto en la adecuación de la planta.

Asimismo, la mayoría de las especies presentes en el estudio (exceptuando a *T. yucatanana*) han sido estudiadas en cuanto a su autocompatibilidad (Orozco-Ibarrola *et al.*, 2015; Ramírez *et al.*, 2008), encontrándose que *T. balbisiana* solo produce frutos por polinización cruzada. Existen otros factores que podrían estar involucrados en este resultado como la limitación del recurso (Stephenson, 1981) que podría estar afectando al desarrollo de la infrutescencia de esta especie.

Por lo tanto, el resultado de que *T. balbisiana* produzca menos frutos pudiera ser un efecto combinado de todos estos factores y no solo el de la florivoría, por lo cual se requerirían datos de polinización y de la interacción con sus polinizadores para tener certeza de ello.

En la hipótesis planteada se esperaba mayor incidencia y severidad en las especies con escapos florales más altos, con un mayor número de botones florales, que presenten una menor dureza, así como un menor tamaño y densidad de tricomas. Sin embargo, nuestros resultados muestran diferentes patrones si se mide la interacción como incidencia o como severidad. Para el caso de incidencia de daño por la avispa en las seis especies de *Tillandsia*, nuestra hipótesis se cumple parcialmente, ya que nuestro modelo nos indica que habrá mayor probabilidad de incidencia en especies con mayor altura de la inflorescencia, con mayor número de botones florales, así como en menor dureza de la bráctea floral, no obstante, existirá mayor probabilidad de incidencia en especies que presenten tricomas. Para el caso de la severidad, no se cumple nuestra hipótesis debido a que nuestro modelo nos indica que la severidad de daño por *E. werauhia* será mayor en las especies con mayor altura floral, sin embargo, será mayor en especies con menor número de botones florales, con presencia de tricomas y que a su vez tengan menor tamaño de tricoma.

La altura de la inflorescencia tuvo una relación positiva tanto con la incidencia como con la severidad de daño. Se ha registrado que el aumento del tamaño de la exhibición floral, aumenta la atracción de polinizadores (Li *et al.*, 2011; Brody y Mitchell, 1997), sin embargo, también son más visibles para los herbívoros (Boaventura, 2020; Sletvold y Grindeland, 2008).

Para el caso del número de botones florales de la inflorescencia el modelo indicó que entre menor sea la cantidad de botones mayor sería la severidad de daño por la avispa. Para Boaventura y colaboradores (2020), las plantas con mayor número de botones dispuestas en inflorescencias tienden a experimentar menor florivoría que las especies que tienen flores individuales debido al mismo arreglo de estas inflorescencias. Sin embargo, para Fenny (1976) las plantas con menor número de flores, suelen ser menos llamativas y por lo tanto no pudieran atraer florívoros, en comparación con plantas con mayor número de flores como es el caso de las inflorescencias. En nuestro estudio las especies que presentan menor número de botones florales son *T. schiedeana* (2.4 ± 0.1) y *T. brachycaulos* (4.2 ± 0.2), sin embargo, esta última especie presenta poca incidencia y severidad de la avispa, lo que podría deberse al tipo de morfología floral, ya que presenta flores sésiles y que generalmente no presenta una bráctea en donde la avispa pueda ovipositar como en el caso de las otras especies. En cambio, la especie con mayor incidencia y severidad fue *Tillandsia balbisiana* (22 ± 1.7), la cual está entre las especies que tiene un número

intermedio de botones florales, ya que no presentan muchos como es el caso de *T. dasyliriifolia* (80 ± 7.8) o *T. utriculata* (85 ± 22.8), ni pocos como es el caso de *T. schiedeana* o *T. brachycaulos* (4.2 ± 0.2).

Una característica de *T. balbisiana* que también podría estar influyendo en el resultado es que esta especie presenta un nectario extrafloral (Benzing, 2000; Koptur, 1992) el cual puede atraer a avispas como *E. werauhia* (Schmid *et al.*, 2010). Se ha reportado que las avispas parasitoides tienden a obtener recurso energético de recursos florales como el néctar, polen y nectarios extraflorales (Jervis *et al.*, 1993). Este recurso tiende a aumentar la longevidad y fecundidad de algunas especies (Heimpel y Jervis, 2005; Costamagna y Landis 2004; Jacob y Evans 2000), llegando a ser necesario para algunas avispas parasitoides antes de la oviposición (Van Emden, 1963). Jacob y Evans (2000) mencionan que, cuando hay recursos alimenticios de alta calidad disponible, las hembras aumentan su actividad reproductiva. Posiblemente al haber un recurso altamente energético mediante el nectario extrafloral de *T. balbisiana*, la avispa *E. werauhia* prefiera ovipositar en esta, obteniendo recurso energético por el néctar y con ello gastar menos energía en la búsqueda de otro posible hospedero.

Al igual que las avispas, también son atraídos insectos como las hormigas (obs. pers.), que pueden ser benéficas, siendo consideradas protectoras contra herbívoros (Engel *et al.*, 2001; Koptur y Lawton, 1988;). No obstante, esta protección no siempre es eficaz (Heads y Lawton, 1984) ya que las hormigas pueden ser persuadidas por otros componentes volátiles, o solo estar en el periodo en donde hay mayor secreción de néctar extrafloral (Engel *et al.*, 2001; Schmid *et al.*, 2010).

Por otra parte, posiblemente las especies que presentan mayor número de botones florales y altura de la inflorescencia tengan otro tipo de estrategias para evadir la florivoría de *E. werauhia*. Por ejemplo, la variación en la fenología floral, se ha interpretado como estrategia para la reproducción, aunque, también puede ser una estrategia para evitar la florivoría (Willmer, 2011; Strauss y Whittall W, 2007). En ocasiones las plantas pueden escapar de florívoros o reducir un solapamiento con periodos de abundancia de florívoros, variando la duración y periodo de floración (Bonaventura *et al.*, 2021; Irwin *et al.*, 2001). *Tillandsia dasyliriifolia* es la única especie del estudio que florece en la temporada de sequía. Esto podría ayudar a evitar la florivoría, debido a que en esta temporada existen porcentajes bajos de humedad, en comparación con los demás meses, lo que podría limitar la presencia y las actividades de *E. werauhia* como el vuelo y con ello la oviposición, debido a que, las avispas podrían ser más susceptibles a la desecación a

través de la cutícula, ya que debido al tamaño, tienen una relación de área de superficie a volumen muy alta, por lo que pueden perder fácilmente la humedad por evaporación (Child, 2007). González-Moreno y colaboradores (2012) mencionan que la actividad de vuelo aumenta con la disminución relativa de humedad para lograr un óptimo, en el cual más allá de este la actividad disminuye para evitar la pérdida excesiva de agua.

Adicionalmente se logró observar que *T. dasyliriifolia* presenta un líquido viscoso cubriendo parte del botón floral (obs. pers.), parecido a un exudado mucilaginoso, que posiblemente esté impidiendo o interfiriendo en la oviposición o salida de la avispa. En algunas bromelias el mucílago es considerado un elemento que ayuda a la protección contra la desecación (Ballego-Campos y Paiva, 2018) y como disuasorio para los ladrones de néctar (Benzing, 2000). Cascante-Marín *et al.*, (2009) mencionan que los botones florales de *W. gladioliflora*, se encuentran incrustados en una sustancia mucilaginoso dentro de las brácteas, encontrando que esta sustancia es menos abundante en la parte superior de las inflorescencias, haciendo que esta parte de la inflorescencia sea más susceptible a los ataques de *E. werauhia*. Asimismo, encontraron que, en algunos casos, estas avispas quedaban atrapadas en el mucílago.

Otro carácter morfológico que tuvo respuesta a la incidencia y severidad de la avispa, fue la presencia de tricomas, donde el modelo para la severidad nos indicó que a menor tamaño el tamaño de tricomas, mayor sería la severidad. Estructuras como los tricomas representan defensas constitutivas, ya que pueden estar presentes dentro de una planta independientemente de la presencia de un herbívoro (Kaplan *et al.*, 2008). Asimismo, la eficacia de los tricomas como barrera dependerá de factores como la longitud, densidad y orientación de los tricomas, aunados a características del insecto como tamaño del insecto, modo de locomoción y piezas bucales (Southwood, 1986). Estas defensas se pueden ver influenciadas por la disponibilidad de nutrientes de la planta y a su vez modificar las interacciones planta-insecto (Burghardt y Schmitz, 2015; Cipollini *et al.*, 2003). Las especies que presentaron tricomas fueron *T. yucatanana*, *T. schiedeana*, *T. balbisiana*, sin embargo, estos son pequeños para que puedan servir de barrera para impedir la oviposición en esta especie. Por lo que la relación positiva entre la incidencia y severidad y la presencia de tricomas podría no ser explicada por un efecto benéfico de los tricomas sino por la relación entre este rasgo y otros que sí fueron benéficos.

Con relación a los factores climáticos que podrían estar influyendo en la incidencia de daño de los botones florales de *E. werauhia*, el modelo arrojó una relación significativa entre los botones con daño y el tiempo, la temperatura y precipitación en el matorral de duna costera. En el tiempo,

la incidencia de daño se mantiene casi estable, teniendo una leve disminución al final de cada año. Asimismo, el modelo nos arrojó que existe una relación entre la incidencia de daño de botones y la temperatura promedio, en donde a habrá mayor incidencia de daño a temperaturas entre los 27°C y 28°C, esto concuerda con los estudios de Idris y Grafius (1998) en donde encontraron que la actividad de vuelo de las hembras de la especie *Diadegna insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae) está correlacionado con la temperatura y la intensidad lumínica. De igual forma, el modelo nos arrojó una relación positiva con la precipitación, para lo cual hubo incremento de la incidencia con el incremento de la precipitación.

Para el caso del sitio de selva baja caducifolia se encontró que existe relación con la humedad y la precipitación probablemente porque en el año 2019 para el mes de junio hubo un pico de precipitación atípico de 280 mm, casi tres veces el valor promedio para este mes (109 mm). Este exceso de precipitación, que se traduce en una mayor humedad, pudo haber limitado la actividad de *E. werauhia* en este año, comparados con el 2018. González-Moreno *et al.*, (2012) mencionan que, para las zonas tropicales, el factor más importante en la actividad de vuelo diurna de himenópteros es la humedad debido a que en estas zonas este factor tiene un rango más variable y la temperatura es relativamente estable.

De acuerdo con la hipótesis planteada, se esperaba que a valores de temperatura entre 29.8°C y 32.2°C, con valores de humedad relativa de 70.5% a 74.5%, hubiera mayor incidencia de daño por *E. werauhia*, sin embargo, en este estudio, aunque si hubo relación con la temperatura, humedad esta fue diferente para los sitios, por lo cual no se cumple con la hipótesis planteada. Las diferencias de los resultados entre los dos sitios probablemente se deban a este evento de precipitación atípico ocurrido en el 2019 para la selva baja caducifolia, sin embargo, se puede notar un patrón en ambos sitios para la precipitación, lo cual sugiere que la incidencia de daño en los botones florales por *E. werauhia* se ve favorecido por el comienzo de la temporada de lluvias, con precipitaciones de 60 mm a 150 mm, lo cual coincide con la floración de *T. balbisiana*.

Características como la presencia de nectarios, mucílagos, la variación en la fenología podrían estar influyendo en la interacción de *E. werauhia* con las especies de *Tillandsia*. Sin embargo, un mayor número de datos y la exploración de estas características en las diversas especies son necesarios para poder comprobar esta hipótesis.

CAPITULO V

5.1 CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

5.1.1 Conclusiones

La especie de avispa florivora registrada es *Eurytoma werauhia*. Su importancia radica en que únicamente se había descrito para la bromelia *Werauhia gladioliflora* en un bosque nuboso en Costa Rica, con lo que se demuestra que su distribución es más amplia y con el registro de nuevas plantas hospederas. El ciclo de vida de la avispa es de aproximadamente 40 días. El desarrollo de la larva y pupa, tiene una duración de 22 y 16 días respectivamente. Cabe destacar que la larva se alimenta de prácticamente la totalidad del pistilo, esto es importante ya que influye en la adecuación de la *Tillandsia*.

Se encontró incidencia de *E. werauhia* en las seis especies de *Tillandsia* del presente estudio y en ambos sitios de estudio, siendo *T. balbisiana* la especie que presentó mayor incidencia de daño en el sitio de matorral de duna costera y selva baja caducifolia con un 87.1% y con un 73.3 % respectivamente. La mayor severidad de daño se presentó en *T. balbisiana* con un promedio de afectación de 18% de botones florales para el matorral de duna costera y con un 14.1% para la selva baja caducifolia.

Se encontró que la severidad del daño por *E. werauhia* será mayor en las especies con mayor altura floral, sin embargo, será mayor en especies con menor número de botones florales, con presencia de tricomas y que a su vez tengan menor tamaño de tricoma. Con estos resultados nuestra hipótesis se prueba solo de manera parcial, ya que además de la disponibilidad floral, otros elementos como una floración asincrónica y prolongada dentro de una misma inflorescencia permite evitar una mayor severidad. En el caso de los rasgos como tricomas y dureza, se observaron tantas diferentes estrategias entre las especies, como la presencia de nectarios extraflorales que atraen a las avispas o de mucílago que puede constituir un mecanismo de defensa a la herbivoría, que es necesario un estudio de más caracteres con un mayor número de especies para poder concluir su rol con mayor certeza

Se encontró que la incidencia de daño en los botones florales por *E. werauhia* está relacionada significativamente con la precipitación, la humedad y la temperatura. En donde a valores de precipitación mensual de 100 mm a 150 mm y de temperatura de 26.8 °C a 28. 6°C y humedad relativa de 77% a 82% habrá mayor incidencia de *E. werauhia*. Estas condiciones contrastan con

las encontradas previamente en el bosque de neblina donde fue reportada previamente, evidenciado su plasticidad.

5.1.2 Perspectivas

En la presente investigación se obtuvo la incidencia y severidad de *E. werauhia* en las seis especies de *Tillandsia* durante un periodo de dos años, no obstante, es necesario tener mayor número de repeticiones por especies durante un mayor tiempo para poder dilucidar los factores involucrados en la interacción de manera más contundente. Así mismo, sería importante no solo estudiar la incidencia y severidad si no también otros factores como la polinización, el desarrollo de frutos, así como en la dispersión de las semillas, y con ello entender un poco más de esta interacción.

En la presente investigación se presentan evidencias que sugieren que la severidad de *E. werauhia* no se relaciona con las características morfológicas como la dureza de las brácteas, no obstante, es necesario obtener más repeticiones de la fenología floral, así como comparar con otras especies para obtener un patrón más preciso que nos pueda confirmar esta evidencia. De igual forma sería importante estudiar otras características morfológicas como los nectarios extraflorales, el mucílago y otros componentes químicos que pudieran estar involucrados en esta interacción planta-insecto.

Asimismo, se requieren tener sensores micrometeorológicos en los sitios para obtener con mayor precisión datos climáticos, para que con ello se pueda obtener correlaciones más precisas con estos factores climáticos, y entender un poco más como podrían estar influyendo al momento de la afectación de *E. werauhia*.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, P.A. (2013). Biología floral y reproductiva de *Tillandsia heterophylla* y *Tillandsia macropetala* (Bromeliaceae), en el municipio de San Andrés Tlalnahuayocan, en la región central de Veracruz, México. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana, Centro de investigaciones tropicales. pp. 142.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Cagnolo, L., Jausoro, M., Quesada, M. y Galetto, L. (2009). Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados, en: Ecología y evolución de interacciones planta-animal, Mendel, R., Aizen, A. M. y Zamora, R. (Eds.). Santiago de Chile, pp. 199-232.
- Albrechten, B.R. (2000). Flowering phenology and seed predation by a tephritid fly: Escape of seeds in time and space. *Écoscience*, 7(4), 433-438.
- Alcudia, L.A.G.V. (2015). Éxito reproductivo y sincronía floral de *Tillandsia dasyliiriifolia* Baker (Bromeliaceae) en Chuburná, Yucatán. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal. pp. 92.
- Alvarado, M.A., Foroughbakhach, R., Jurado, E. y Rocha, A. (2002). El cambio climático y la fenología de las plantas. *Ciencia UANL*, 5(4), 493-500.
- Amasino, R. (2009). Floral induction and monocarpic versus polycarpic life histories. *Genome Biology*, 10, 228.
- Andrade, J.L., De la Barrera, E., Reyes-García, C., Ricalde, M.F., Vargas-Soto, G. y Cervera J.C. (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 37-50.
- Arauz, F. (1998). Fitopatología: un análisis agroecológico, San José. CR, EUCR, pp. 544.
- Arias, D.C. y Delvare, G. (2003). Lista de los géneros y especies de la familia Chalcididae (Hymenoptera: Chalcidoidea) de la región Neotropical. *Biota Colombiana*, 4(2), 123-145.
- Askew, R.R. (1971). *Parasitic insects*. American Elsevier Publishing Co., Inc., New York, pp. 316.

- Augspurger, C.K. (1983). Phenology, Flowering Synchrony, and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs. *Biotropica*, 15(4), 257-267.
- Baker, H.G y Baker, I. (1983). A brief historical review of the chemistry of floral nectar, en :The Biology of Nectaries, Bentley, B. y Elias, T. (Eds.). Columbia University Press, pp. 126-152.
- Ballego-Campos, I. y Paiva, E.A.S. (2018). Mucilage secretion in the inflorescences of *Aechmea blanchetiana*: Evidence of new functions of scales in Bromeliaceae. *Flora*, (246-247), 1-9.
- Ballego-Campos, I., Forzza, R.C. y Paiva, E.A.S. (2020). More than scales: evidence for the production and exudation of mucilage by the peltate trichomes of *Tillandsia cyanea* (Bromeliaceae: Tillandsioideae). *Plants*, 9(763), 1-15.
- Barquero, M.D. (2016). Revisión de los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad de los trópicos. *Ingeniería*, 26(1), 71-78.
- Bascompte, J., Jordano, P. y Olesen, M.J. (2006). Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, 312, 431-433.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. y Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models. Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1),1-48.
- Benzing, D.H. (2000). Reproductive structure, en: Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, pp.89-98.
- Benzing, D.H. (1989) The evolution of Epiphytism, en: Vascular plants as epiphytes, Evolution and ecophysiology, Lüttge, U. (Ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp.15-40.
- Benzing, D.H., Seemann J. y Renfrow A. (1978). The foliar Epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *American Journal of botany*, 65(3), 359-365.
- Benzing, D.H. (1990). Vascular epiphytes. Cambridge University Press, New York, pp. 354.
- Boaventura, M.G., Villamil, N., Teixido, A.L., Tito, R., Vasconcelos, H.L., Silveira, F.A.O. y Cornelissen, T. (2021). Revisiting florivory: an integrative review and global patterns of a neglected interaction. *New phytologist*, 233(1), 132-144.

- Bosch, J., Retana, J. y Cerda, X. (1996). Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*, 1009, 583-591.
- Breedlove, D. y Ehrlich, P.R. (1968). Plant-herbivore coevolution: Lupines and lycaenids. *Science*, 162(3854), 671-672.
- Broca R.B. (2019). Relación Hongos-Artrópodos-Bromeliaceae epifitas en dos ecosistemas de Yucatán: matorral de duna costera y selva baja caducifolia. Informe de residencia profesional no publicada. Instituto Tecnológico Superior de Comalcalco.
- Brody, A.K. y Mitchell, R.J. (1997). Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregate*. *Oecologia*, 110, 86-94.
- Bronstein, J. L. (1998). The contribution of Ant-plant protection Studies to Our Understanding of Mutualism. *Biotropica* 30(2), 150-161.
- Brys, R., Crop, E.D. Hoffmann, M. y Jacquemyn, H. (2011). Importance of autonomous selfing is inversely related to population size and pollinator availability in a monocarpic plant. *American Journal of Botany*, 98(11), 1834-1840.
- Bugbee, R.E. (1967). Revision of chalcid wasps of genus *Eurytoma* in America North of Mexico. *Proceedings of the United States National Museum*, 18(3533), 433-552.
- Bugbee, R.E. (1975). A new species of the genus *Eurytoma* (Hymenoptera: Eurytomidae) from a pyralid occurring in the flower pods of *Tillandsia fasciculata*. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 10, 91-93.
- Burges, K.H. (1991). *Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants*. Harvard University. pp.223
- Burgess, J., Burgess, E. y Lowman, M. (2003). Observation of a beetle herbivore on a bromeliad in Peru. *Journal of the Bromeliad Society* 53, 221-224.
- Burghardt, K.T. y Schmitz, O.J. (2015). Influence of plant defenses and nutrients on trophic control of ecosystems, en: *Trophic Ecology: Bottom-Up and Top-Down Interactions across Aquatic and Terrestrial Systems*, Hanley, T.C. y La pierre, K.J. (Eds.). Cambridge University Press, pp. 203- 232.

- Cach-Pérez, M.J., Andrade, J.L., Cetzal-Ix, W. y Reyes-García, C. (2016). Environmental influence on the inter- and intraspecific variation in the density and morphology of stomata and trichomes of epiphytic bromeliads of the Yucatan Peninsula. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(3), 441-458.
- Cach-Pérez, M.J., Andrade, J.L., Chilpa-Galván, N., Tamayo-Chim, M., Orellana, R. y Reyes-García, C. (2013). Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, México. *Tropical Conservation Science*, 6(1), 283-302.
- Cardel, Y.J. y Koptur, S. (2010). Effects of florivory on the pollination of flowers: An experimental field study with a perennial plant. *International journal of plant sciences*, 171(3), 283-292.
- Carranza-Quiceno, J. A. y Estévez-Varón, J.V. (2008). Ecología de la polinización de Bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *Boletín Científico. Museo de Historia Natural*, 12, 38-47.
- Cascante-Marín, A., Trejos, C. y Alvarado, R. (2017). Association between rainfall seasonality and the flowering of epiphytic plants in a Neotropical montane forest. *Biotropica* 49(6), 1-9.
- Cascante-Marín, A., Wolf, J.H. y Oostermeijer, J.G. (2009). Wasp florivory decreases reproductive success in an epiphytic bromeliad. *Plant Ecology*, 203, 149-153.
- Ceja Romero, J., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., García-Cruz, J. Mendoza-Ruiz, A. y Pérez-García, B. (2008). Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias*, 1(91), 34-41.
- Chan-Canché, R., Ballina-Gómez, H., Leirana-Alcocer, J., Bordera, S. y González-Moreno, A. (2020) Sampling of parasitoid Hymenoptera: influence of the height on the ground. *Journal of Hymenoptera Research* 78, 19–31.
- Chaparro H.A. (2005). Biología reproductiva de la bromelia terrestre *Puya trianae* en el Parque Chingaza, en: Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia, Bonilla, M.A. (Ed.). Universidad Nacional de Colombia, pp.273-288.

- Chávez-Sahagún, E., Andrade, J.L.T. y Reyes-García, C. (2017). Epífitas para neófitos: las bromeliáceas y sus fascinantes tricomas. Desde el herbario CICY, 9, 54-59.
- Child, R.E. (2007). Insect damage as a function of climate, en: Museum microclimates, Padfield, T. y Borchersen, (Eds.). National Museum of Denmark. Copenhagen, pp.57-60.
- Chilpa-Galván, N.C. (2011). Distribución y ecofisiología de bromeliáceas epífitas en dos selvas de la península de Yucatán, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Repositorio CICY. pp.105.
- Chilpa-Galván, N., Márquez-Guzmán, J., Zotz, G., Echevarría-Machado, I., Andrade, J.L., Espadas-Manrique, C., & Reyes-García, C. (2018). Seed traits favoring dispersal and establishment of six epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. Seed Science Research, 28(4), 349-359.
- Chilpa-Galván, N., Zotz, G., Sánchez-Fuente, G.J., Espadas-Manrique, C., Andrade, J.L., y Reyes-García, C. (2017). Drought, post-dispersal seed predation, and the establishment of epiphytic bromeliads (*Tillandsia* spp.). Biotropica, 49(6), 770-773.
- Cipollini, D., Purrington, C.B. y Bergelson, J. (2003). Cost of induced responses in plants. Basic and Applied Ecology, 4(1), 79-85.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2016) Programa de Manejo Parque Nacional Dzibilchantún, Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F.
- Cooper, T.M. (2008). Seasonality and abundance of *Metamasius callizona* (Coleoptera; Drophthoridae) an invasive insect herbivore, on two species of *Tillandsia* (Bromeliaceae) in Florida. Journal of Natural History, 42, 2721-2734.
- Costamagna, A.C. y Landis, D.A. (2004). Effect of food resources on adult *Glyptapanteles militaris* and *Meteorus communis* (Hymenoptera: Braconidae), Parasitoids of *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae). Environmental Entomology, 33(2), 128-137.
- Crawley, M. J. (2013). The R book. John Wiley y Sons, Ltd. United Kingdom, pp. 1060.
- Croat, T.B. (1975). Phenological Behavior of Habitat Classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). Biotropica, 7(4), 270-277.

- Cunha, S.P., Carreira, A.J.R., Lima, M.M., Duarte, J.R., Barros, L.C.V., Silva, J.L., Gammaro A.T., Monteiro, Filho, O.S. y Wanzeler, A.R. (2002). Presença de *Aedes aegypti* em Bromeliaceae e depósitos com plantas no Município do Rio de Janeiro, RJ. *Revista de Saúde Pública*, 36, 244-245.
- Danks, H. V. (1987). Insect dormancy: an ecological perspective. *Biological survey of Canada (Terrestrial Arthropods)*. pp 439.
- Delfin-Gonzalez H. y Chay D. (2010). Riqueza de Hymenoptera, en: Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, Durán, R. y Méndez, M. (Eds.). CICY, PPD-FMAN, CONABIO, SEDUMA., pp. 239-241.
- Delic, T. y Fiser, C. (2019) Species interactions, en: *Encyclopedia of caves*, White, W.B., Culver, D.C. y Pipan, T. (Eds.). Academic Press.
- Doria, J. (2010). Generalidades sobre las semillas: Su producción, conservación y almacenamiento. *Cultivos Tropicales*, 31(1), 74-85.
- Doucette, C.F. (1925). The Cattleya Fly (Isosoma) *Eurytoma orchidearum* Westwood. *Journal of Economic Entomology*, 18(1), 143-147.
- Duarte, H.W. y Zenner de Polonia I. (2009). Efecto de la temperatura sobre el desarrollo de *Eriopis connexa connexa* (Germar)(Coleoptera:coccinellidae). *Revista U.D.C.A. Actualidad y Divulgación científica*, 12(2), 135-145.
- Engel, V., Fischer, M.K. Wackers, F.L. y Volkl, W. (2001). Interactions between extrafloral nectaries, aphids and ants: are there competition effects between plant and homopteran sugar sources?. *Oecologia*, 129, 577-584.
- Escobedo- Sarti G.J. (2007). Biología de la reproducción de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker Bromeliaceae. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca. Repositorio CIIDIR. pp. 83.
- Espejo-Serna, A. y López-Ferrari, A.R. (2018). La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences*, 96 (3), 533-554.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R. y Ramírez-Morillo, I. (2005). Bromeliaceae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología Xalapa, Veracruz, México.

- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R. y Ramírez-Morillo, I. (2010). Bromeliaceae. Flora de Veracruz 136. Instituto de Ecología Xalapa, Veracruz, México.
- Faegri, K y Van Der Pijl, L. (1979). The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, Inglaterra.
- Fenner, M. (1998). The phenology of growth and reproduction in plants. Perspectives in plant ecology, Evolution and systematics,1(1), 78-91.
- Fenster, C. B., Armbruster, W.S., Wilson, P. Dudash, M.R. y Thomson, J.D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35, 375-403.
- Figuroa, 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. Universidad Nacional Autónoma de México. Repositorio Institucional de la UNAM. pp. 95.
- Fisher, J.P. (1965). A contribution to the biology of *Eurytoma curculionum* Mayr. (Hym., Eurytomidae.). Entomophaga 10, 317-318.
- Fontúrbel, F.R. (2002). Rol de la coevolución planta-insecto en la evolución de las flores cíclicas en las angiospermas. Ciencia abierta, 17, 11.
- Frank, J.H. y Curtis, G.A. (1982). Bionomics of the bromeliad- inhabiting mosquito *Wyeomyia vanduzeei* and its nursery plant *Tillandsia utriculata*. Florida Entomologist, 64, 491-506.
- García-Cruz, K.V., Hornung-Leoni, C.T. y Segura, M.A. (2012). Método sencillo para observar escamas foliares en *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae). Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas, 9(1), 31-33.
- García N.V.G. (2018). ¿La ausencia de *Captosis nutans* en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos, es un efecto de la herbivoría?. Tesis de maestría. Universidad Autónoma del estado de Morelos. Repositorio Institucional de la UAEM. pp. 33.
- Gates, M.W. y Cascante-Marín, A. (2004). A new phytophagous species of *Eurytoma* (Hymenoptera: Eurytomidae) attacking *Werauhia gladioliflora* (Bromeliales: Bromeliaceae). Zootaxa, 512, 1-10.

- Gates, M.W. (2006). Familia Eurytomidae, en: Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical, Fernández, F. y Sharkey, M.J. (Eds.). Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, pp. 667-672.
- Genini, J., Morellato, L.P.C., Guimaraes, P.R. y Olesen, J.M. (2010) Cheaters in mutualism networks. *Biology letters*, 6, 494-497.
- Gibson, G.A. (2006) Superfamilia Chalcidoidea, en: Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical, Fernández, F. y Sharkey, M.J. (Eds.). Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, pp. 629-645.
- Gill, H.K., Goyal, G. y Chahil, G. (2017). Insect diapause: a review. *Journal of agricultural science and technology*, 454-473.
- Givnish, J. T., Barfuss, M., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P., Jabaily, R., Crayn, D., Smith, A., Winter, K., Brown, G., Evans, T., Holst, B., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P., y Sytsma, K. (2011). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98(5), 872-895.
- Gómez, J.M. (2003) Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: Consequences for plant specialization. *The American naturalist*, 162(2), 242-256.
- Gómez, M.L.R. (2010). Fenología reproductiva de especies forestales nativas presentes en la jurisdicción de CORANTIOQUIA, un paso hacia su conservación. Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia. Medellín: Corantioquia.
- Gouda, E.J., Butcher, D. y Gouda, C.S. (2021) Encyclopedia of bromeliads, version 4. <http://bromeliad.nl/encyclopedia/> University Botanic Gardens, Utrecht [Acceso 03 febrero 2021).
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G.F., Hernández-García, M.A. y Sánchez-González, A. (2003). Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo*, 9(2),101-111.

- Grohme, S., Steiner, J. y Zillikens, A. (2007). Destruction of floral buds in the bromeliad *Vriesea friburgensis* by the phytophagous larvae of the Wasp *Eurytoma* sp. In southern Brazil (Hymenoptera: Eurytomidae). *Entomologi Generalis*, 30, 167-172.
- Gutiérrez, D.M. (2005). Diapausa: causas, mecanismos y consecuencias. Tesis de Maestría. Pontificia Universidad Javeriana. Repositorio Universidad Javerina. pp.72
- Haag, J.J., Coupe, M.D. y Cahill, Jr. J.F. (2004). Antagonistic Interactions between competition and insect herbivory on plant growth. *Journal of Ecology* 92(1), 156-167.
- Hance, T., Van Baaren, J., Vernon, P. y Boivin, G. (2007) Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review Entomology*,52, 107-126.
- Heads, P.A. y Lawton, J.H. (1984). Bracken, ants and extrafloral nectaries II. The effect of ants on the insect herbivores of bracken. *Journal of animal ecology*, 53(3), 1015-1031.
- Heil, M. (2010). Plastic defence expression in plants. *Evolutionary Ecology*, 24, 555-569.
- Heimpel, G.E. y Jervis, M.A. (2005) Does floral nectar improve biological control by parasitoids?, en: Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications, Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J. Y Bruin, J. (Eds.). Cambridge University Press, pp.267-304.
- Heppner, J.B. (1992). Biology and immature stages of the bromeliad pod borer, *Epimorius testaceellus*, in Florida (Lepidoptera: Pyralidae:Galleriinae). *Tropical lepidóptera*, 3(1), 57-62.
- Heppner, J.B. y Frank, J.H. (2007). Bromeliad pod borer. University of Florida, IFAS, Featured Creatures http://creatures.ifas.ufl.edu/orn/bromeliad_pod_borer.htm [Acceso 10 Agosto 2022).
- Herrera, C.M., Medrano, M., Rey P.J., Sánchez-Lafuente, A.M., García M.B., Guitián J. y Manzaneda, A.J. (2002). Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(26), 16823-16828.

- Herrera, C.M. (2000). Measuring the effects of pollinators and herbivores: evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology*, 81(8), 2170-2176.
- Hothorn T., Bretz F., y Westfall P. (2008). "Simultaneous Inference in General Parametric Models." *Biometrical Journal*, 50(3), 346-363.
- Hulme, E.P. (1996). Herbivory, Plant Regeneration, and Species Coexistence. *Journal of Ecology*, 84 (4), 609-615.
- Hunter, M.D. y McNeil, J. N. (1997). Host-plant quality influences diapause and voltinism in polyphagous insect herbivore. *Ecology*, 78(4), 977-986.
- Irwin R.E. y Maloof J.E. (2002). Variation in nectar robbing over time, space and species. *Oecología*, 133, 525-533.
- Irwin, R.E., Adler, L.S. y Brody, A.K. (2004). The dual role of floral traits: Pollinator attraction and plant defense. *Ecology*, 85 (6), 1503-1511.
- Irwin, R.E., Brody, A.K. y Waser, N.M. (2001). The impact of floral larceny on individual, populations, and communities. *Oecologia*, 129, 161-168.
- Irwin, R.E., Bronstein, J.L., Manson, J.S. y Richardson L. (2010). Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*, 41, 271-292.
- Irwin, R.E., Warren, P.S., Carper, A.L. y Adler, L.S. (2014). Plant-animal interactions in suburban environments: implications for floral evolution. *Oecologia*, 174(3), 803–815.
- Jacob, H.S. y Evans, E.W. (2000). Influence of carbohydrate food and mating on longevity of the parasitoid *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera:Ichneumonidae). *Environmental Entomology*, 29(5), 1088-1095.
- Janzen, D.H. (1967). Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in central America. *Evolution*, 21(3), 620-637.
- Jaramillo, M.A. y Cavelier, J. (1998). Fenología de dos especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) en un bosque Montano alto de la cordillera oriental colombiana. *Selbyana*, 19(1), 44-51.

- Jaremo, J., Tuomi, J., Nilsson, P. y Lennartsson, T. (1999). Plant adaptations to herbivory: Mutualistic versus Antagonistic Coevolution. *Oikos*, 84(2), 313-320.
- Jervis, M.A., Kidd, N.A.C., Fitton, M.G., Huddleston, T. y Dawah, H.A. (1993). Flower- visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of natural history*, 27(1), 67-105.
- Kaehler, M., Varassin, I.G. y Goldenberg, R. (2005). Polinização em uma comunidade de bromélias em floresta atlântica alto-montana no estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28, 219 - 228.
- Kaplan, I., Halitschke, R., Kessler, A., Sardanelli, S. y Denno, R. F. (2008). Constitutive and induced defenses to herbivory in above and belowground plant tissues. *Ecology*, 89(2), 392-406.
- Kearns, C., Inouye, D.W. y Waser, N.M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 83-112.
- Kears, C. A. y Inouye, D.W. (1993). *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado.
- Koptur, S. y Lawton, J.H. (1988). Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents and herbivores. *Ecology* 69(1), 278-283.
- Kress, W. J. (1989). The systematic distribution of vascular epiphytes, en: *Vascular plants as epiphytes, Evolution and ecophysiology*, Lüttge, U. (Ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 234-261.
- Krupnick, G.A. y Weis, A.E. (1999) The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology*, 80(1), 135-149.
- Kudo, G. (2007). Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection, en: *Ecology and evolution of flowers*, Harder, L.D. y Barrett, S.C.H. (Eds.). Oxford university press, pp. 139-156.
- Ladányi, M. y Horváth, L. (2010). A review of the potential climate change impact on insect populations- general and agricultural aspects. *Applied ecology and environmental research*, 8(2), 143-152.

- LaSalle, J. y Gauld, I.D. (1993). Hymenoptera and Biodiversity. C.A.B. International.
- Leite, D.G.L., Von dos Santos, R. V., Souza, F.W., Maia, R.E. y Fernandes, G.W. (2009). Within tree distribution of a gall-inducing *Eurytoma* (Hymenoptera, eurytomide) on *Caryocar Brasiliense* (Caryocaraceae). *Revista brasileira de entomologia* 53(4), 643-648.
- Levie, A., Vernon, P. y Hance, T. (2005). Consequences of acclimation on survival and reproductive capacities of cold-stored mummies of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Aphidiinae). *Journal of Economic Entomology*, 98, 704–8.
- Li, P., Huang, B. Q., Pemberton, R. W., Luo, Y. B., y Cheng, J. (2011). Floral display influences male and female reproductive success of the deceptive orchid *Phaius delavayi*. *Plant systematics and evolution*, 296(2), 21-27.
- Lieth, H. (1974). Purposes of a Phenology Book, en: Phenology and Seasonality Modeling, Lieth, H. (Ed.). Springer, Berlin, pp. 3-19.
- López-López, J.I. y Mondragón, D.C.(2021). Calendario fenológico reproductivo de una bromelia epífita endémica de Oaxaca, México. *Desde el Herbario CICY*, 13, 1-6.
- Lüdecke D. (2018). “ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models.” *Journal of Open-Source Software*, 3(26), 772.
- Lysyk, T.J.(2004). Effects of cold storage on development and survival of three species of parasitoids (Hymenoptera: *Pteromalidae*) of house fly, *Musca domestica* L. *Environmental Entomology*, 33, 823–31.
- Machado, C.G. y Semir, J. (2006). Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(1), 163-174.
- Marín-Gómez, O.H. (2011). Muchas flores, pocos frutos: el papel de la herbivoría floral en la producción de frutos de *Inga ornata* Kunth. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 23, 144-149.
- Marmels, J. De y Garrison, R.W. (2005). Review of the genus *Leptagrion* in Venezuela with new synonymics and descriptions of a new genus, *Bromeliagrion* and a new species *B. rehni* Zygotera: coenagrionidae). *Canadian Entomologist*, 137, 257-273.

- Márquez, G.J., Collazo, O.M., Martínez, G. M., Orozco, S.A., y Vázquez, S.S. (2013). Biología de las angiospermas. México: UNAM, Facultad de Ciencias: Coordinación de la Investigación Científica.
- Márquez-Ramírez, J., Alba-Landa, J., Mendizábal-Hernández, L.C., Ramírez-García, E.O. y Cruz-Jiménez, H. (2010). La fenología reproductiva y el manejo de los recursos forestales. *Foresta veracruzana*, 12(2), 35-38.
- McCall, A.C. y Irwin, R.E. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology letters*, 9, 1351-1365.
- Meléndez, V., Quezada, J., Parra, V., Meneses, L., y Reyes, E. (2010) Abejas silvestres de Yucatán: amenazas para su conservación, en: Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, Durán, R. y Méndez, M. (Eds.). CICY, PPD-FMAN, CONABIO, SEDUMA, pp. 230.
- Mendel, R., Aizen, A. M. y Zamora, R. (2009). Ecología y evolución de interacciones planta-animal. Santiago de Chile: Universitaria.
- Moffett, M.W. (2000). What's "Up"? A Critical Look at the Basic Terms of Canopy Biology. *Biotropica*, 32(4), 569-596.
- Mondragón, D.M., Ramírez, I.M., Flores, M. y García, J.G. (2011). La familia Bromeliaceae en México. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México.
- Mondragon, D. y Calvo-Irabien M.L. (2006). Seed dispersal and germination of the epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest, Mexico. *The southwestern naturalist*, 51(4), 462-470.
- Mondragón, D.M. (2000). Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. En el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán. pp. 104.
- Monteiro, M. (2001). Caracterização climática do estado de Santa Catarina: Uma abordagem dos principais sistemas atmosféricos que atuam durante o ano. *Rev. Geosul.*, 16(31), 69–78.
- Morellato, L.P.C., Carmargo, M.G.G., D'Eca Neves, F.F. Luize, G.B., Mantovani, A. y Hudson, I.L. (2010) The influence of sampling method, sample size and frequency of observations

- on plant phenological patterns and interpretation in tropical forest trees, en: Phenological Research, Hudson, I. L. y Keatley, M.R. (Eds.). Springer, pp. 99-121.
- Mothershead, K. y Marquis, R.J. (2000). Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81(1), 30-40.
- Murillo, R.M., Palacios, J.G., Labougle, J.M. Hentschel, E.M, Llorente J.E., Luna K. Rojas P. y Zamudio S. (1983). Variación estacional de la entomofauna asociada a *Tillandsia spp.* en una zona de transición biótica. *Southwestern Entomologist*, 8, 292-302.
- Nicolson, S.W. y Thornburg, R.W. (2007) Nectar chemistry, en: Nectaries and Nectar, Nicolson, S.W., Nepi, M. y Pacini, E. (Eds.). Springer, Dordrecht, pp. 215-264.
- Nieves-Eldrey, J.L., Fontal-Cazalla, F.M. y Fernández, F. (2006). Filogenia y evolución de Hymenoptera, en: Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical, Fernández, F. y Sharkey, M.J. (Eds.). Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, pp. 37-55.
- Noyes, J.S. (2019). Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication.
- Nunes, C.E., Peñaflor, M.F., Bento, J.M. Salvador, M.J. y Sazima, M. (2016). The dilemma of being a fragrant flower: the major floral volatile attracts pollinators and florivores in the euglossine-pollinated orchid *Dichaea pendula*. *Oecologia*, 182 (4), 933-946.
- Ollerton J. Winfree R. y Tarrant S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos* 120, 321-326.
- Orellana, R., Balam-Ku, M., Bañuelos-Robles, I., García, E., González-Iturbide, J., Herrera-Cetina, A., y Vidal-López, J. (1999). Cambio climático y las fluctuaciones en la península de Yucatán, en: Atlas de procesos territoriales de Yucatán, García de Fuentes, A., Córdoba, Y., Ordóñez, J., y Chico Ponce de León P. (Eds.). Universidad Autónoma de Yucatán, pp. 163-182.
- Orellana, R.L., Espadas, C.M., Conde, C. y Gay, C. (2009). Atlas de escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Mérida, Yucatán, México.

- Orozco-Ibarrola, O.A., Flores -Hernández, P.S., Victoriano-Romero, E., Corona-López, M.C. y Flores-Palacios, A. (2015). Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)?. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177, 50-65.
- Pacala, S.W. y Hassell, M.P. (1991). The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. II. Evaluation of field data. *The American Naturalist*, 138(3), 584-605.
- Parada-Quintero, M., Alarcón-Jiménez, D. y Rosero-Lasprilla, L. (2012). Fenología de la floración de especies ornitófilas de estratos bajos en dos hábitats altoandinos del parque natural municipal ranchería (paipa-boyaca-colombia). *Caldasia*, 34(1), 139-154.
- Pellmyr, O. (2002) Pollinating by animals, en: *Plant-animal interactions an evolutionary approach*, Herrera, C. M. y Pellmyr, O. (Eds.). Oxford, Blackwell science, pp. 157-184.
- Pérez D.A. (2019). Cambio climático en la península de Yucatán y su efecto en poblaciones de bromeliáceas epífitas (Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. pp. 156.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonde, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G, Staver, A.C., Aquino, S., y Cornelissen, J.H.C. (2013). New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team (2021). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3, 1-152
- Pianka, E.R. (2011). *Evolutionary Ecology*. Harper and Row, New York.
- Picado, C. (1913). Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique . *Bulletin des Sciences de la France et de la Belgique* 47, 215 - 360.

- Pierce, S., Maxwell, K., Griffiths, H. y Winter, K. (2001). Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. *American Journal of Botany*, 88(8), 1371-1389.
- Pierce S. y Gottsberger R.A. (2001). Bromeliad flowers an attractive meal for weevils at Cerro Jefe, Panama. *Journal of the Bromeliad Society*, 51, 172-176.
- Pierce, S. (2007). The jeweled armor of *Tillandsia*—Multifaceted or elongated trichomes provide photoprotection. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 23(1), 44-52.
- Polhemus, J.T. y Polhemus D.A. (1991). A review of the veliid fauna of bromeliads, with a key and description of a new species (Heteroptera. Veliidae. *Journal of New York Entomological Society*, 99, 204-216.
- Posit team (2022). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramírez, I.M., González, J., Chi F., Carnevali, G. y May, F. (2008). Reproductive biology of six species of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) in Mexico. *Journal of the Bromeliad Society*, 58(4), 145-192.
- Ramirez, I.M.M., Fernández-Concha, G.C. y Chi, F.M. (2004). Guía ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán. Centro de investigación Científica de Yucatán, A.C.
- Ramirez, M.I. (2010). Bromelias, en: Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, Durán, R. y Méndez, M. (Eds.). CICY, PPD-FMAN, CONABIO, SEDUMA, pp. 239-241.
- Ramirez-Martínez, A. y Mondragón, D.C. (2020). La fenología de bromelias y orquídeas epifitas en un bosque de encino estacional. Desde el herbario CICY 12, 1-5.
- Ramírez-Martínez, A., Mondragón, D. y Rivera-García, R. (2020). Vascular epiphytes: the ugly duckling of phenological studies. *Acta Biol. Colomb.*,26(2), 247-261.

- Reyes-García, C. y Espadas-Manrique, C. (2016). Monitoreo de los efectos del cambio climático sobre matorral de duna costera, manglar y selvas estacionalmente secas utilizando a las bromeliáceas epifitas como indicadores. Informe final. Fondo sectorial CONACYT-INEGI.
- Richards, K. W. (1989). Seasonal occurrence and biology of the sainfoin seed chalcid, *Eurytoma onobrychidis* (Hymenoptera: Eurytomidae) in Western Canada. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 62 (2), 219-227.
- Rico-Gray, (2001) Interspecific Interaction. *Encyclopedia of life sciences*.
- Robertson, A.W. y MacNair, M.R. (1995). The effects of floral display size on pollinator service to individual flower of *Myosotis* and *mimulus*. *Oikos*, 72(1), 106-114.
- Rodríguez-Robles, U., y Arredondo, T. (2022). The role of the geologic substrate on *Tillandsia recurvata* infestation and the development of forest decaying on a semiarid oak forest. *Catena*, 208, 105724.
- Romero, G.Q. y Vasconcelos, J. (2005). Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) in south-east Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(1), 171-178.
- Ronse De Craene, L.P. y Miller, A.G. (2004). Floral development and anatomy of *Dirachma socotrana* (Dirachmaceae): a controversial member of the Rosales. *Plant Systematics Evolution*, 249, 111-127.
- Ruiz, J. (2012). Efectos de la herbivoría foliar en el crecimiento y mortalidad de plántulas de *Vochysia ferrugínea* (Vochyiaceae) en un bosque en regeneración pos-huracán. *Encuentro* 91, 76-90.
- Rusman, Q., Lucas-Barbosa, D. y Poelman, E. H. (2018). Dealing with mutualists and antagonists: Specificity of plant-mediated interactions between herbivores and flower visitors, and consequences for plant fitness. *Functional Ecology*, 32, 1022-1035.
- Saghaei, N., Fallahzadeh, M. y Lotfalizadeh, H. (2018). Annotated catalog of Eurytomidae (Hymenoptera: Chacidoidea) from Iran. *Transactions American Entomological Society*, 114, 263-293.

- Sajo, M.G., Rudall, P.J. y Prychid, C.J. (2004). Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. *Plant Systematics and Evolution*, 247, 25-231.
- Sayago, R., Quesada, M., Aguilar, R., Ahworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M. y Martén-Rodríguez, S. (2018). Consequences of habitat fragmentation on the reproductive success of two *Tillandsia* species with contrasting life history strategies. *AoB PLANTS*, 10(4), 1-12.
- Schmid, S. Schmid, V.S. Kamke, R. Steiner, J. y Zillikens, A. (2010.) Association of three species of *Strymon Hubner* (Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini) with bromeliads in southern Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera* 42, 50-55.
- Schmid S., Schmid V.S., Zillikens A., Harter-Marques B. y Steiner J. (2011a) Bimodal pollination system of the bromeliad *Aechmea nudicaulis* involving hummingbirds and bees. *Plant biology*, 13, 41-50.
- Schmid, S., Schmid, V.S., Zillikens, A. y Steiner, J. (2011b). Diversity of flower visitors and their role for pollination in the ornithophiles bromeliad *Vriesea friburgensis* in two different habitats in southern Brazil. *Ecotropica*, 17, 91-102.
- Schowalter, D.T. (2006). *Insect Ecology an ecosystem approach*. Academic Press.
- Sharkey, M.J. y Fernández, F. (2006) *Biología y diversidad de Hymenoptera*, en: *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*, Fernández, F. y Sharkey, M.J. (Eds.). Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, pp. 93-114.
- Sletvold, N. y Grindeland, J.M. (2008). Floral herbivory increases with inflorescence size and local plant density in *Digitalis purpurea*. *Acta oecologica*, 34, 21-25.
- Smith, J.A. (1989). Epiphytic Bromeliads, en: *Vascular plants as epiphytes, Evolution and ecophysiology*, Lüttge, U. (Eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp.109-134.
- Smith, L.B. y Till, W. (1789). Bromeliaceae, en: *Flowering Plants*, Kubitzki, (Ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp.74-99.
- Smith, L.B. y Dows, W.J. (1977) Tillandsiodeae, Bromeliaceae. *Flora Neotropica Monograph* 14(2), 659-1942.

- Southwood, T.R. E. (1986). Plant surfaces and insects-an overview, en: *Insects and plant surface*, Juniper B. y Southwood T.R.E. (Eds). London, pp. 1-22.
- Stephenson A.G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Reviews of Ecology and Systematic*, 12, 253-279.
- Strauss, S.Y. (1997). Floral characters link herbivores, pollinators and plant fitness. *Ecology* 78(6), 1640-1645.
- Strauss, S.Y. y Whittall, J.B. (2007) Non-pollinator agents of selection on floral traits, en: *Ecology and evolution of flowers*, Harder, L.D. y Barrett, S.C.H. (Eds.). Oxford university press, pp. 120-135.
- Strauss, S.Y., Siemsen, D.H., Decher, M B. y Mitchell-Olds, T. (1999) Ecological cost of plant resistance to herbivores in the currency of pollination. *Evolution*, 53(4), 1105-1113.
- Swezey, O.H. (1945) Insects Associated with Orchids. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 12(2), 359-360.
- Torres, W., Méndez, M., Dorantes, A. y Durán, R. (2010). Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad botánica de México*, 86, 37-51.
- Taugeron, K., Brodeur, J., Van Baaren, J., Renault, D. y Le Iann, C. (2021). Phenology under bottom-up control: change in host quality induces diapause in parasitic wasps. *Peer Community Journal* 1, 1-17.
- van Emden, H.F. (1963). Observations on the effect of flowers on the activity of parasitic Hymenoptera. *The Entomologist's monthly magazine*, 98, 265-270.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. y Wright S.J. (1993). The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353-377.
- Vanoye-Eligio, M., Meléndez-Ramírez, V., Ayala, R., Navarro-Alberto, J. y Delfín-González H. (2015) Avispas depredadoras de áreas naturales protegidas del estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 989-997.

- Varasiion, I.G. y Sazima, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em mata atlântica no sudeste do Brasil. Boletim do Museu de Biologia Prof Mello Leitao, 11(12), 57-70.
- Véliz, M. (2010). Guía de reconocimiento del género *Tillandsia* de Guatemala. Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP). San Carlos, Guatemala.
- Venables, W.N. y Ripley, B.D. (2002). Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York.
- Viejo, J.L.M. (1996). Coevolución de plantas e insectos. Biol. SEA, 13, 13-19.
- Vílchez, B. y Rocha, O. (2004). Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, America Central. Kurú:Revista Forestal, 1(1), 1-14.
- Ward, D.B. y Fish, D. (1979). Powdery *Catopsis*, en: Rare and endangered biota of Florida, Ward, D.B. (Eds.). University Presses of Florida, pp. 74-75.
- Wester, S. y Zotz, G. (2011). Seed comas of bromeliads promote germination and early seeding growth by wick-like water uptake. Journal of tropical ecology, 27(1), 115-119.
- Willmer, P. (2011). Pollination and floral ecology. Princeton University Press.
- Young, T.P. y Augspurger, C.K. (1991). Ecology and evolution of long-lived Semelparous plants. Tree, 6(9), 285-289.
- Zotz G. (2016). Plants on plants- the biology of vascular epiphytes. Springer.