

Prov. T. 14/42

T
16
100

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
Departamento de Biología Animal y Ecología

ECOLOGIA PREDISPERSIVA DE UNA PLANTA DE ALTA MONTAÑA: EFECTO DE
LA HERBIVORIA EN LA PRODUCCION DE SEMILLAS DE *Hormathophylla*
spinosa (CRUCIFERAE)

TESIS DOCTORAL

José María Gómez Reyes
1993

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA	
GRANADA	
Nº Documento	619688374
Nº Copia	121240711

CONSULTA DE TESIS en la Biblioteca Universitaria de Granada

Datos de la Tesis

Autor:	OLGA CABALLA VAQUERO
Título:	MONTAÑAS DE CAL. APLICACION EN EL PATRIMONIO HISTORICO
Año:	2002
Departamento:	MINERAGIA Y PETROLOGIA
Facultad/Escuela:	C.I.E.N.I.T
Fecha de lectura:	2001

COMPROMISO:

Yo, como usuario de la Tesis que arriba se menciona, me comprometo a no fotocopiar su texto y hacer un uso de la misma para fines de estudio e investigación, adecuándome a la legislación vigente sobre Derechos de Autor. En caso de reproducir parte del texto, lo haré citando la procedencia

Datos del usuario:

Nombre:	GILSON FERNANDEZ VIEIRA
Dirección:	C/CESTI MERIEN, 1 - 2A - GRANADA
Teléfono:	617349200
DNI o Pasaporte:	X8344359-M

CONSULTA DE TESIS en la Biblioteca Universitaria de Granada

Datos de la Tesis

Autor:	ESTHER ONTIVEROS ORTEGA
Título:	ESTUDIO DE LOS MATERIALES EMPLEADOS EN LA CONSTRUCCION DE LOS TABICAJES DE LAS MURALLAS DE GRANADA
Año:	1995
Departamento:	MINERALOGIA - PETROLOGIA
Facultad/Escuela:	CIBUCIA
Fecha de lectura:	1995

COMPROMISO:

Yo, como usuario de la Tesis que arriba se menciona, me comprometo a no fotocopiar su texto y hacer un uso de la misma para fines de estudio e investigación, adecuándome a la legislación vigente sobre Derechos de Autor. En caso de reproducir parte del texto, lo haré citando la procedencia

Datos del usuario:

Nombre:	GILSON FERNANDES VIEIRA
Dirección:	C/CETT, MERIEM, 1 - 2A - GRANADA
Teléfono:	617 349 200
DNI o Pasaporte:	X8344359-M

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
Departamento de Biología Animal y Ecología

ECOLOGIA PREDISPERSIVA DE UNA PLANTA DE ALTA MONTAÑA: EFECTO DE
LA HERBIVORIA EN LA PRODUCCION DE SEMILLAS DE *Hormathophylla*
spinosa (CRUCIFERAE)

TESIS DOCTORAL

José María Gómez Reyes

1993

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
Departamento de Biología Animal y Ecología

ECOLOGIA PREDISPERSIVA DE UNA PLANTA DE ALTA MONTAÑA:
EFECTO DE LA HERBIVORIA EN LA PRODUCCION DE SEMILLAS DE
Hormathophylla spinosa (CRUCIFERAE)

MEMORIA PRESENTADA POR EL LICENCIADO JOSE M. GOMEZ REYES PARA
OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN BIOLOGIA

Fdo. José M. Gómez Reyes

Director de la memoria:

Director del Departamento:

Fdo: Dr. D. Regino Zamora Rodriguez

Fdo: Dr. D. Felipe Pascual Torres



*Quisiera dedicar esta memoria a cuatro grandes
artistas que de forma cotidiana influyen en mi vida: A
Ramón Gómez, María Reyes, Stevie Ray Vaughan y
Albert King.*

INDICE

INDICE.....	iii iv
AGRADECIMIENTOS.....	ix
CAPITULO 1. HISTORIA NATURAL DE <u>Hormathophylla spinosa</u>	1
INTRODUCCION.....	2
Las interacciones como causas ecológicas y causas evolutivas.....	2
Los estudios sobre interacciones planta-animal.....	6
La herbivoría como ejemplo de interacción entre plantas y animales. Planteamiento y objetivos de esta memoria.....	8
Breve introducción a la historia natural de <u>Hormathophylla spinosa</u>	10
AREA DE ESTUDIO Y MARCAJE DE LOS INDIVIDUOS.....	12
ESTUDIO DE LA PRODUCCION DE FLORES, FRUTOS Y SEMILLAS EN <u>H. spinosa</u>	13
Método de análisis.....	13
Resultados.....	16
COMPARACION ENTRE <u>H. spinosa</u> Y DIVERSAS ESPECIES DE CRUCIFERAS.....	23
Métodos.....	23
Resultados.....	24
DISCUSION.....	27
CAPITULO 2. INTERACCION ASIMETRICA ENTRE LOS HERBIVOROS FLORALES Y <u>H. spinosa</u>	33
INTRODUCCION.....	34
Historia natural de los insectos comedores de flores de <u>H. spinosa</u>	35
MATERIAL Y METODOS.....	38
Abundancia de las diversas especies de insectos florícolas.....	38
Mosaico espacio-temporal en herbivoría floral.....	38
Correlatos ecológicos entre los caracteres de las plantas y la presión de herbivoría floral.	40
Influencia de la herbivoría floral en el éxito reproductivo de las plantas.....	42
RESULTADOS.....	43
Abundancia de insectos florícolas.....	43
Mosaico espacio-temporal en herbivoría floral.....	44
Correlatos ecológicos entre los caracteres de las plantas y la presión de herbivoría floral.	47
Relación entre la magnitud de herbivoría floral y el éxito reproductivo de las plantas.....	48
DISCUSION.....	50
CAPITULO 3. INTERACCION ENTRE LOS HERBIVOROS MAMIFEROS Y <u>H. spinosa</u>	55

INTRODUCCION.....	56
Distribución de los herbívoros ungulados en la zona de estudio.....	58
MATERIAL Y METODOS.....	59
Magnitud de la herbivoría por cabra y mosaico espacio-temporal.....	59
Patrón de forrajeo de la cabra montés.....	60
Factores que influyen en la diferencia entre plantas en la intensidad de herbivoría.....	61
Efecto de la herbivoría por cabra en el éxito reproductivo de las plantas.....	61
RESULTADOS.....	62
Magnitud de la herbivoría por cabra y mosaico espacio-temporal.....	62
Patrón de forrajeo de la cabra montés.....	66
Factores que influyen en la diferencia entre plantas en herbivoría.....	67
Efecto de la herbivoría por cabra en el éxito reproductivo de las plantas.....	69
DISCUSION.....	72
Magnitud de la herbivoría por cabra y mosaico espacio-temporal.....	72
Factores que condicionan la interacción entre las cabras y <u>H. spinosa</u>	75
Efecto de la herbivoría por cabra en el éxito reproductivo de las plantas.....	78
CAPITULO 4. INTERACCION ENTRE LOS PAJAROS GRANIVOROS Y <u>H. spinosa</u>	81
INTRODUCCION.....	82
MATERIAL Y METODOS.....	83
Determinación del gremio de granívoros.....	83
Comportamiento de alimentación de los pardillos.....	84
Intensidad de granivoría y variabilidad espacio-temporal en el efecto de <u>C. cannabina</u> sobre <u>H. spinosa</u>	86
Factores que influyen en la diferencia entre plantas en la intensidad de granivoría.....	86
Relación entre granivoría por pardillo y éxito reproductivo en <u>H. spinosa</u>	87
RESULTADOS.....	87
Gremio de granívoros.....	87
Comportamiento antipredador de los pardillos.....	89
Comportamiento alimenticio del pardillo.....	93
Variabilidad espacio-temporal en el efecto de la granivoría sobre <u>H. spinosa</u>	96
Factores ecológicos que condicionan la granivoría de los pardillos.....	98
Efecto de la granivoría en el éxito reproductivo de <u>H. spinosa</u>	100
DISCUSION.....	101
Interaccion planta-pájaro: comportamiento alimenticio de <u>C. cannabina</u> alimentándose de frutos de <u>H. spinosa</u>	101

Interacción planta-pájaro: efecto de los pardillos en el éxito reproductivo de H. spinosa.. 105

CAPITULO 5. INTERACCION ENTRE LOS INSECTOS AGALLICOLAS Y

H. spinosa..... 108

INTRODUCCION..... 109

Historia natural de Systasis encyrtoides..... 110

MATERIAL Y METODOS..... 111

Abundancia y variabilidad espacio-temporal de las agallas..... 111

Características del patrón de ovoposición de Systasis..... 111

Influencia de Systasis en el éxito reproductivo de las plantas..... 112

Relación entre la herbivoría por cabra y la distribución de las agallas en las plantas..... 113

RESULTADOS..... 114

Abundancia y variabilidad espacio-temporal de las agallas..... 114

Características del patrón de ovoposición de Systasis..... 116

Influencia de Systasis en el éxito reproductivo de las plantas..... 117

Relación entre la herbivoría por cabra y la distribución de las agallas en las plantas..... 118

DISCUSION..... 119

Efecto de las agallas en el éxito reproductivo de la planta..... 119

Interacción asimétrica entre la cabra montés y Systasis..... 121

CAPITULO 6. FACTORES QUE LIMITAN LA PRODUCCION DE SEMILLAS POR FRUTO EN H. spinosa..... 125

INTRODUCCION..... 126

MATERIAL Y METODOS..... 128

Efecto de la disponibilidad de agua en la proporción de semillas producidas por fruto..... 128

Efecto de la limitación de polen en la proporción de semillas por fruto..... 128

Efecto de la incompatibilidad genética entre gametos y la carga mutacional..... 129

Efecto de la posición del óvulo en la probabilidad de maduración de las semillas..... 130

Manipulación experimental de la posición del fruto..... 133

RESULTADOS..... 134

Efecto de los recursos en la reducción de la maduración de semillas..... 134

Efecto de la disponibilidad de granos de polen en la maduración de las semillas..... 135

Efecto de la incompatibilidad genética entre gametos y la carga mutacional..... 137

Efecto de la posición del óvulo en la probabilidad de maduración de las semillas..... 137

Manipulación experimental de la posición del fruto..... 139

DISCUSION..... 141

Causas ecológicas de la disminución de semillas por fruto en H. spinosa..... 141

Causas evolutivas de la disminución de semillas por fruto en <u>H. spinosa</u>	148
CAPITULO 7. INTERACCION ENTRE <u>Ceutorhynchus</u> sp. Y <u>H. spinosa</u>....	150
INTRODUCCION.....	151
Historia natural de <u>Ceutorhynchus</u> sp.....	154
MATERIAL Y METODOS.....	155
Variabilidad espacio-temporal en la depredación de semillas.....	155
Factores que influyen en la variabilidad individual de depredación de semillas.....	157
Influencia de los curculiónidos en la producción de semillas por fruto y en la fertilidad femenina de las plantas.....	158
Interacción tritrófica: la planta, los curculiónidos y el gremio de parasitoides.....	160
RESULTADOS.....	162
Variabilidad espacio-temporal en la abundancia de gorgojos.....	162
Factores que influyen en la variabilidad entre plantas en la predación de semillas.....	164
Influencia de los gorgojos en la producción de semillas en las plantas.....	166
Relación entre la planta, los curculiónidos y el gremio de parasitoides.....	170
DISCUSION.....	174
Características ecológicas de la interacción entre la planta y el curculiónido.....	174
Efecto de <u>Ceutorhynchus</u> en el éxito reproductivo de la planta.....	177
Relación entre los curculiónidos y el gremio de parasitoides.....	179
CAPITULO 8. INTERACCION ENTRE LA CUSCUTA Y <u>H. spinosa</u>.....	183
INTRODUCCION.....	184
Historia natural y biología floral de <u>Cuscuta epithymun</u>	187
MATERIAL Y METODOS.....	188
Descripción del gremio de polinizadores de la cuscuta.....	188
Patrón y magnitud de la infección de cuscuta sobre <u>H. spinosa</u>	188
Características ecológicas de la interacción.....	189
Reducción del éxito reproductivo de las inflorescencias de <u>H. spinosa</u> debido a la presencia de cuscuta.....	190
Influencia de la cuscuta en el éxito reproductivo global de <u>H. spinosa</u> : efectos indirectos.....	192
Efecto retardado de la cuscuta sobre <u>H. spinosa</u>	193
RESULTADOS.....	193
Gremio de polinizadores de <u>Cuscuta epithymun</u>	193
Patrón y magnitud de la infección de cuscuta	194
Características ecológicas de la interacción.....	196

Efecto directo entre la cuscuta y la planta huésped: reducción del éxito reproductivo de las inflorescencias de <u>H. spinosa</u>	198
Efectos indirectos entre la cuscuta y <u>H. spinosa</u> mediatizados por polinizadores y herbívoros	203
Efecto retardado de la cuscuta sobre <u>H. spinosa</u>	205
DISCUSION.....	205
Biología de la polinización de la cuscuta.....	205
Efecto de la cuscuta sobre la adecuación de <u>H. spinosa</u> : importancia de los efectos directos e indirectos.....	207
CAPITULO 9. SELECCION FENOTIPICA EN <u>H. spinosa</u>: INFLUENCIA DE LA HERBIVORIA.....	211
INTRODUCCION.....	212
MATERIAL Y METODOS.....	215
Análisis de factores claves.....	215
Análisis de selección fenotípica. I. Método de Lande & Arnold (1983).....	216
Análisis de selección fenotípica. II. Método de "vía".....	220
Estudio experimental de la herbivoría por cabra montés.....	225
Experiencias de adición de polen.....	226
RESULTADOS.....	227
Análisis de factores claves.....	227
Análisis de selección fenotípica. I. Método de Lande & Arnold (1983).....	231
Análisis de selección fenotípica. II. Método de "vía".....	235
Experiencias de exclusión de la cabra montés.....	241
Experiencias de adición de polen.....	242
DISCUSION.....	243
¿Qué factores de mortalidad explicaron la mayor proporción de pérdida de potencial reproductivo durante la fase predispersiva en <u>Hormathophylla spinosa</u> ?.....	243
Interacción entre <u>H. spinosa</u> y el gremio de herbívoros: ¿antagonismo o mutualismo?....	246
Factores que limitan la producción de frutos: ¿Por qué <u>H. spinosa</u> florece masivamente todos los años?.....	247
Qué factores generan mayor variabilidad individual en la fecundidad de las plantas.....	250
Variabilidad espacial en las presiones que soporta <u>H. spinosa</u> en Sierra Nevada.....	254
BIBLIOGRAFIA.....	258

AGRADECIMIENTOS

Estamos obligados a aceptar que nada de lo que realizamos es exclusiva y genuinamente obra nuestra. En mi caso particular, la colaboración de una serie de personas ha determinado que la memoria que presento adquiera la forma que tiene.

Regino Zamora ha sido para mí un maestro, un colaborador y, mucho más importante, un buen amigo. El largo período que llevamos junto es para mí insustituible. Ha sabido en todo momento, y con la elegancia que le caracteriza, instruirme sobre lo humano y sobre lo divino. Su inagotable capacidad de trabajo, su inimaginable capacidad de asombro frente a la Naturaleza, su perpetua disposición a la enseñanza oficial y oficiosa son para mí ejemplos de como se debe actuar.

Muchos años llevamos juntos Julio Aguirre y yo para que muchos aspectos de mi pensamiento sobre la ciencia no esten en buena parte moldeados por él. A pocas personas conozco con una forma de pensar más amplia, tolerante, instruida y acertada sobre la biología evolutiva como la que él tiene. Quizas por la heterodoxia que ello supone, me alegra contar con un amigo que, sin ser biólogo oficial, está capacitado para enseñarnos a muchos biólogos sobre muy dispares aspectos de la biología evolutiva. Paco Sanchez Piñero me ha transmitido, de forma acertada, la belleza de los fenomenos naturales aparentemente más insignificante. El ha ayudado a que yo reconociera dos cosas fundamentales en biología, que la Naturaleza está en el campo y que lo pequeño tambien existe. El gran número de conversaciones de bar que hemos mantenido Julio, Paco y yo durante todo el período de realización de esta tesis, autenticos seminarios sobre el oscuro objeto del deseo, ha generado en mí la suficiente cantidad de interrogantes sobre la Naturaleza como para que realmente me diese cuenta de que estaba vivo. Jose Antonio Hodar, ínclito, ducho y enciclopédico en extremo, ha representado en el trabajo que realizamos junto la parte estable y equilibrada que, lamentablemente, no habita en mí. Su sapiencia sobre una multitud de aspectos de la biología, además de maravillosa, hacen de Jose Antonio una persona insustituible. Su buen gusto ayuda a que sea no sólo conveniente, sino necesaria su presencia.

Nunca podré olvidar todo lo que Isabel Fernandez ha contribuido a que yo madurase una gran cantidad de ideas, así como a que se incrementase la calidad formal de la tesis. Le agradezco

eternamente que siempre estuviese dispuesta a ayudarme en los momentos más desesperados, a pesar de todos los inconvenientes que eso ha conllevado. Siempre será para mí un enigma.

También deseo agradecer a todos los compañeros del Departamento de Biología Animal y Ecología, su disponibilidad a ayudarme y resolverme las dudas que les planteaba. Entre ellos quisiera destacar, quizás por la cercanía en el campo o en la facultad, a Luis Cruz Pizarro, Rafael Morales, Alberto Tinaut, Presentación Carrillo, Carmen Pérez e Isabel Reche. Jose M. Conde con la fuerza, gallardía y buena presencia que le caracteriza, siempre estuvo dispuesto, entre otras cosas, a que le robase el equipo de música. Felipe Pascual, director del Departamento, prestó siempre el apoyo institucional necesario para que la tesis se realizara sin problemas. Daniel Garcia Garcia me ha ayudado en la última fase del trabajo de campo, siempre con muy buena disposición. Su desmesurada afición por la montaña, y por el campo en general, y su despiadado sentido del trabajo son condiciones aconsejables en esta labor.

Es un verdadero placer leer trabajos realizados por personas como Carlos Herrera, Pedro Jordano, Luis López Soria o José Luis Yela. Sin embargo, pocos momentos han sido para mí más estimulantes que escucharlos hablar durante los seminarios oficiados de forma cotidiana en la Abadía de Nuestra Señora de Roblehondo. El aprendizaje allí obtenido sólo es superado por el deseo de seguir asistiendo durante mucho tiempo más.

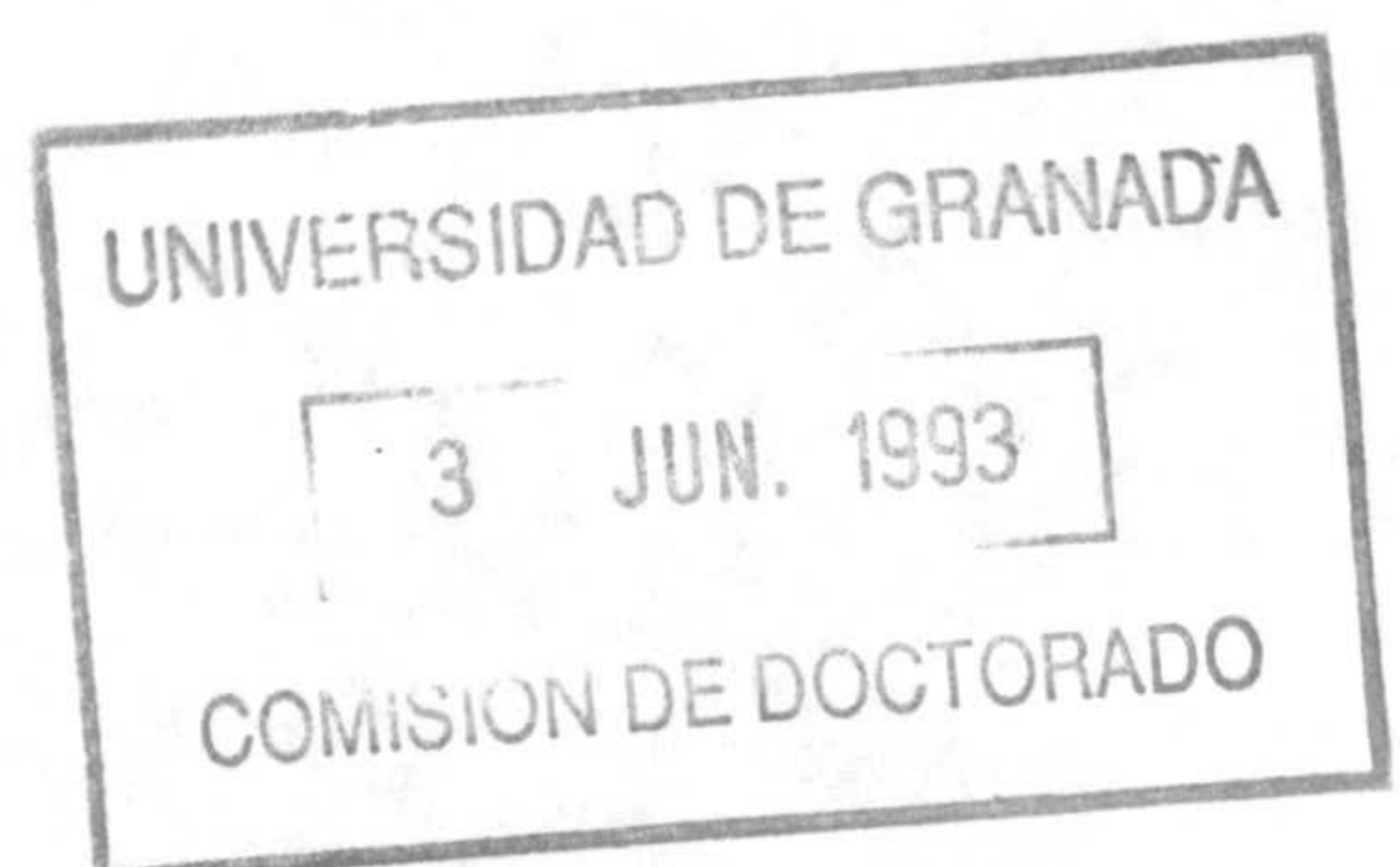
Estoy especialmente agradecidos a los siguientes especialistas que me determinasen las especies de insectos que, de forma directa o indirecta, actúan en esta obra: Alberto Tinaut (Formicidae), M. Angeles Marcos (Syrphidae), Robert Constantin (Malachidae y Dasytidae), Isidoro Ruiz (Muscidae, Calliphoridae, Empididae y Micetophilidae), Enrique Asensio de la Sierra (Andrenidae, Colletidae, Halictidae y Anthoporidae), Leopoldo Castro (Eumenidae), Miguel Angel Alonso Zarazaga (Curculionidae), Javier Perez López (Psychidae), M. Jesús Verdú (Calcidoidea), José M. Vela y Gloria Vastazo (Malachidae) y Francisco Sanchez Piñero (Meloidae y Tenebrionidae). No sólo agradezco que determinasen los ejemplares que yo les enviaba, sino que llevasen a cabo dicha determinación incluso a pesar de mi habilidad para montar los insectos. Es todo un reto. El Rectorado de la Universidad de Granada nos facilitó la estancia en las proximidades de la zona de estudio, lo cual ha contribuido decisivamente a la realización del trabajo de campo.

Por último, agradezco a B.B. King que en todo momento estuviese dispuesto a interpretar para mí "There is always one more time" , sin protestar en ningun momento y sin recatar en la hora o en las condiciones meteorológicas reinantes durante el proceso. Y siempre recordaré con agrado a la cabra Angustias, que me acompañó durante los largos períodos que pasé en la alta montaña, ramoneándome siempre a mi entera satisfacción.

Historia natural de H. spinosa

*HISTORIA NATURAL DE
Hormathophylla spinosa*

1



INTRODUCCION

Las interacciones como causas ecológicas y causas evolutivas

La ecología está viviendo en la actualidad un período de introspección y autocrítica, que puede derivar en una visión más pluralista y tolerante de todos los fenómenos ecológicos (McIntosh 1987, Lidicker 1988, Oksanen 1991). Fruto de este proceso, los ecólogos están abandonando algunas ortodoxias clásicas, para aceptar nuevas ideas y ampliar su marco conceptual y metodológico (Tilman 1989, Hairston 1989). La visión, por ejemplo, de una comunidad biológica estructurada exclusivamente por uno o un número muy limitado de factores, bien sea la competencia interespecífica o los factores abióticos densidad-independientes, está desapareciendo (véase, por ejemplo, las revisiones en Strong et al 1984, Kikkawa & Anderson 1986, Roughgarden et al 1989). Los ecólogos ya no confían en explicaciones unicasales, sino que invocan a un conjunto diverso y complejo de procesos para explicar las estructuras de las comunidades, que van desde interacciones interespecíficas clásicas (como la competencia o la depredación), pasando por interacciones más heterodoxas (mutualismo o parasitismo) hasta llegar incluso a factores abióticos tradicionales en ecología, como las perturbaciones o la temperatura (Dunson & Travis 1991, Hunter & Price 1992). La importancia relativa de cada uno de esos factores, estructurados jerárquicamente en la mayoría de los casos, dependerá parcialmente de las escalas espaciales o temporales que consideremos (Wiens 1989). Gran parte de la clásica controversia entre los partidarios de considerar a los factores abióticos como los verdaderos estructuradores de las comunidades biológicas y los partidarios de considerar para dicha función a las interacciones competitivas ha desaparecido; como consecuencia, aunque ya no se consideren a las interacciones como la única o principal fuerza estructuradora de las comunidades biológicas, pocos ecólogos negarían actualmente que dichas interacciones puedan actuar como causas ecológicas de un gran número de patrones observados en la Naturaleza.

La evolución es el paradigma que adecuadamente vertebra la ciencia de la biología, y cualquier disciplina biológica debe integrarse plenamente en este marco conceptual, no sólo de palabra, sino también de hecho. Por tanto, una visión completa de la ecología debe forzosamente contemplar procesos evolutivos (Bradshaw 1984a); en definitiva, debemos tener en cuenta que la ecología estudia sólo una visión instantánea de sistemas que son dinámicos a una escala temporal mucho más amplia (Herrera 1992b). Sin embargo, a pesar de las aportaciones teóricas y

metodológicas que supuso el advenimiento de la teoría evolutiva durante el siglo pasado, los ecólogos han estado tradicionalmente más preocupados inventariando comunidades y describiendo patrones de distribución y abundancia de especies que analizando mecanismos evolutivos (Berry 1985), por lo que no se llegó a conseguir una plena integración de la ecología en las teorías evolutivas (Acot 1988). Este desinterés generalizado de los ecólogos por las teorías evolutivas ocurre, paradójicamente, a pesar de que los biólogos evolutivos desde un principio habían considerado a las interacciones ecológicas entre poblaciones una de las causas más importantes de selección natural (Boucher 1985): la competencia y la depredación en su sentido más sangriento (la lucha por la existencia de Herbert Spencer) eran consideradas factores selectivos primordiales (Darwin 1859, Huxley 1894); incluso el mutualismo llegó a proponerse como factor desencadenante de rasgos morfológicos en las plantas (son ya clásicos los estudios de Darwin (1877) sobre la polinización de las orquideas, en el que concluye que los insectos polinizadores podrían haber actuado como agentes selectivos de la estructura floral de dichas plantas, o el fracasado intento de Kropotkin (1902) por proponer al mutualismo como agente selectivo importante).

El surgimiento y desarrollo de la ecología evolutiva, definida como el estudio de las formas en las que una especie se adapta a su ambiente (Howe & Westley 1988), sirve para empezar a unificar conceptos ecológicos y conceptos evolutivos. Debido al gran interés que habían mostrado los biólogos evolutivos sobre las interacciones ecológicas, es precisamente dentro de esta línea de investigación ecológica donde se realizan los mayores progresos relacionados con el desarrollo de esta naciente disciplina (Thompson 1982). La publicación del trabajo de Ehrlich & Raven (1964) supuso un hito importante en esta dirección, que provocó que los ecólogos empezaran a preocuparse de averiguar la capacidad real que tendrían las interacciones, no sólo de generar procesos evolutivos, sino también de evolucionar. Estos mismos autores introdujeron un concepto, el denominado coevolución, que integraba plenamente las ideas de evolución e interacción ecológica, y que ha generado una gran cantidad de preguntas (ver p. ej. Gilbert & Raven 1975, Thompson 1982, Nitecki 1983, Futuyma & Slatkin 1983, Spencer 1988, Brooks & McLennan 1991, entre otros), aunque no tantas respuestas (Roughgarden 1983, Strong et al. 1984, Wheelwright 1991). Desde entonces, la perspectiva coevolutiva ha llegado a hacerse omnipresente a casi cualquier estudio de interacción interespecífica. Algunos autores han llegado incluso a manifestar que los procesos

Historia natural de H. spinosa

coevolutivos son inherentes a la evolución misma, apareciendo en cada interacción que estudiemos (Van Valen 1983). En la actualidad, como herencia de este proceso, pocos autores dudan que las interacciones entre organismos no sean capaces de influir intensamente en la morfología, comportamiento o ecología de dichos organismos (Abrahamson, 1989).

Pero estos hechos también tuvieron como consecuencia un cambio en la mentalidad de los investigadores y en la metodología empleada por éstos; cada vez con más intensidad, los estudios ecológicos adquirieron una perspectiva evolutiva. Por una parte, empieza a tenerse en cuenta el papel de la filogenia y la genealogía en los patrones ecológicos que observamos a diario, introduciéndose el concepto tiempo en esta disciplina de estudio, analizándose una problemática macroevolutiva y complementándose los estudios puramente ecológicos con estudios provenientes de disciplinas de mayor componente temporal, como la sistemática y la paleontología (Mitter & Brooks 1983, Mitter et al 1991; Brooks & McLennan 1991 hacen una amplia revisión del tema). Por otra parte, otro grupo de estudios reducen su escala de trabajo, enfocándose a problemas microevolutivos y preocupándose de averiguar los posibles efectos selectivos de las interacciones ecológicas. Este último grupo de estudios es el que ha despertado más interés y generado una mayor cantidad de investigaciones (ver por ejemplo las revisiones de Shorrocks [1984] o Cockburn [1991]), y el que ha logrado integrar con mayor éxito la ecología de poblaciones con la teoría y los procesos evolutivos (Loehle & Pechmann 1988). El objetivo consiste en averiguar las adaptaciones que un determinado organismo presenta como respuesta de las interacciones que mantiene con otros organismos (VanValen 1983). Para llevar a buen término este tipo de inferencias, se necesita cumplir un determinado protocolo metodológico, así como aceptar unas determinadas reglas:

Un primer aspecto que aumenta la robustez de los datos y la fiabilidad de las conclusiones es la necesidad de acumular la información de los organismos directamente en su ambiente real. La información adquirida directamente en el campo se ajusta mucho más a los patrones selectivos reales que la información obtenida a partir de ambientes controlados (Venable 1984). De hecho, para Howe & Westley (1988), la ecología evolutiva es realmente el método darwiniano de historia natural e inferencia, utilizado con una infraestructura moderna.

En segundo lugar, algo tan comúnmente aceptado en biología evolutiva —el hecho de que los individuos de una misma especie son diferentes entre sí y esta variabilidad es la que promueve

gran parte de los eventos evolutivos observados (vease Darwin 1959 para un tratamiento clásico del tema y Williams 1992 para uno más reciente)—, ha sido tradicionalmente obviado en los estudios de ecología de poblaciones (Lomnicki 1988). Con el advenimiento de los estudios de ecología evolutiva, la identidad del individuo recobró importancia; la unidad de selección es el individuo (Williams 1966). Begon (1984), apunta incluso que la ecología evolutiva ha emergido en parte como resultado del conocimiento de la variabilidad interindividual. En esta línea, diversos autores reconocen que conocimiento de la variabilidad demográfica dentro de población es esencial para comprender las causas de los patrones ecológicos observados a nivel de población (Dirzo & Sarukhán 1984, Sarukhán et al. 1984, Schaal 1984). La preponderancia del individuo en ecología alcanza su máximo exponente en propuestas como la de Wayne & Bazzaz (1991), que sugieren analizar la diversidad de las comunidades vegetales sin utilizar como unidades de muestreo la especie. Según dichos autores, factores tales como la variabilidad genética, la plasticidad fenotípica, la diversidad ontogenética, la diversidad asociada al sexo o los efectos maternos ambientales que actúan por debajo del nivel de especie aconsejan que los estudios ecológicos se efectúen a nivel de individuos (Wayne & Bazzaz 1991).

Con los estudios de ecología evolutiva aparece también la necesidad de cuantificar algún componente del fitness individual, ya que cualquier factor que actúe como agente selectivo debe hacerlo sobre el fitness de los individuos (Falconer 1981). Para algunos autores, si las interacciones ecológicas, actuando como agentes selectivos, afectan al fitness relativo del organismo en cuestión —aunque no lo hagan sobre el fitness absoluto—, puede tener consecuencias evolutivas aún sin tener efectos demográficos sobre el tamaño de las poblaciones. Aparece aquí un punto de unión entre los estudios ecológicos y los estudios de genética de poblaciones.

En cuarto lugar, la necesidad de una aproximación experimental en los estudios de ecología de poblaciones e interacciones ha sido enérgicamente puesto de manifiesto en recientes revisiones (Wise 1984, Kareiva 1989, Hairston 1989). Análogamente, cada vez se acepta con mayor intensidad que para comprender de forma rigurosa los mecanismos de selección es necesario complementar el método observacional y las técnicas analíticas derivadas de él con la realización de experimentos de campo (Schemske & Horvitz 1988, Crespi & Bookstein 1989, Kingsolver & Schemske 1991, Mitchell 1992).

Sin embargo, a pesar de que la ecología evolutiva tradicionalmente se ha preocupado de descubrir adaptaciones de los organismos al medio, el programa adaptacionista y panselccionista afortunadamente ha empezado a abandonarse. Actualmente se considera que existe un conjunto nutrido de posible limitaciones al proceso de selección natural (Antonovics & van Tienderen 1991). Cualquier caracter fenotípico que exhibe un organismo puede ser consecuencia, no sólo del ambiente ecológico en el que se desarrolla dicho organismo, sino también de la historia filogenética que lo ampara (Brooks & McLennan 1991), entre otros factores. Un primer paso para abordar estudios ecológicos con proyección evolutiva consiste por tanto en discernir hasta que punto la historia o la ecología tienen importancia a la hora de explicar la manifestación del caracter que se pretende estudiar.

Los estudios sobre interacciones planta-animal

Las interacciones ecológicas entre plantas y animales son universales y de importancia fundamental (Howe & Westley 1988). Estas interacciones, estudiadas desde hace mucho tiempo, han sido además un componente de apoyo esencial para el nacimiento de la teoría evolutiva tal como la aceptamos hoy en día (Spencer 1988). Desde el artículo de Ehrlich & Raven (1964), este tipo de interacciones se ha constituido en el principal foco de atención de los estudiosos de los procesos coevolutivos (Futuyma & Slatkin 1983). Con una mentalidad deseablemente evolutiva, las interacciones entre plantas y animales han servido en la mayoría de los casos para revisar toda la teoría interactiva existente. Desde mi punto de vista, existen tres tópicos actualmente considerados vitales en ecología en los que los estudios de interacciones planta-animal han jugado un papel preponderante:

- 1) Reconocimiento de la importancia de las interacciones tritróficas.— Las interacciones planta-animal generalmente comprenden dos niveles tróficos. Esto representa ya un grado de complejidad superior al de otras interacciones como la competencia, que sólo actúan dentro de un nivel trófico, y generalmente dentro de un gremio trófico. Sin embargo, los estudiosos de interacciones planta-animal han empezado a considerar un tercer nivel trófico, los enemigos naturales de los herbívoros o mutualistas (Price et al. 1980). Esto, además de representar una visión más realista de lo que ocurre en la naturaleza (Southwood 1985), puede servir como puente de unión entre estudios sobre poblaciones y estudios sobre comunidades (Abrahamson 1989).

2) Reconocimiento de la importancia de las interacciones indirectas.- El estudio de las interacciones entre especies es, según algunos autores, un necesario proceso de abstracción ecológica, entendiéndose por abstracción el proceso de simplificación de las comunidades que generalmente deriva en el estudio de la interacción existente entre dos, o como mucho tres, especies en condiciones naturales (Tilman 1989). Sin embargo, cada especie de planta interactúan simultáneamente con bastantes especies animales, la mayoría de los casos pertenecientes a muy diversos taxa (Lawton & MacGarvin 1986). Como consecuencia, entre todos estos animales aparecen interacciones, mediatizadas en gran medida por la planta huésped que comparten (Faeth 1988). Adicionalmente, algunos organismos interactúan entre sí, no sólo directamente, sino también de forma indirecta. La magnitud e incluso el signo de la interacción entre dos especies puede cambiar en presencia de otra tercera (Strauss 1991b). Como corolario derivado de estas ideas, es bastante probable que los estudios centrados exclusivamente en parejas de especies sean altamente irreales (Lechowicz & Blais 1988). Para comprender todo el potencial evolutivo, necesitamos información simultánea de una variedad de rasgos ecológicos pertenecientes a cada organismo (Venable 1984).

3) Reconocimiento de la importancia de las interacciones asimétricas.- Aunque en menor medida que los dos aspectos anteriores, las interacciones planta-animal han servido para reconocer que las interacciones no tienen que ofrecer resultados simétricos. El efecto que tienen las plantas sobre los animales es generalmente muy superior al efecto que tienen los animales en las plantas (Crawley [1983] para una revisión teórica del tema y Duggan [1985] para un ejemplo empírico), y esto ha llevado a considerar los resultados asimétricos de las interacciones entre plantas y animales. La visión tipológica de las interacciones, en las que el resultado para los organismos interactuantes era invariablemente el mismo cada vez que la relación ecológica surgía, ha dejado de ser satisfactoria (Thompson 1988, Abrahamson 1989). Al igual que la variabilidad en los rasgos fenotípicos es lo que posibilita que la evolución ocurra, la variabilidad en el resultado de la interacción es lo que posibilita que éstas evolucionen (Thompson 1988). Gran parte de este adelanto particular ha sido posible gracias a estudios realizados entre herbívoros y plantas (Whitman et al 1987, Paige 1992).

Vemos por tanto que el estudio de las interacciones interespecífica, y análogamente la ecología evolutiva, está también en un estado de agitada y positiva autocrítica, similar en magnitud y

posiblemente motivada por las mismas razones que la que está teniendo lugar en el seno de la biología evolutiva.

La herbivoría como ejemplo de interacción entre plantas y animales. Planteamiento y objetivo de esta memoria

La herbivoría se puede definir como la interacción que se establece entre un animal y una planta cuando el primero ingiere tejidos del segundo (Crawley 1983). Según esta definición, los herbívoros se diferencian de los detritívoros, el otro gran grupo de animales comedores de plantas, en que son capaces de influir en la producción de sus propios recursos alimenticios (Crawley 1983). Al grupo de los herbívoros pertenecen por tanto una gran diversidad de animales, como por ejemplo los mamíferos ramoneadores y pastadores, las aves, mamíferos e insectos granívoros, los insectos folívoros, los comedores de flores, los frugívoros, los insectos productores de agallas, los insectos predadores de semillas, etc.... En total, más del 50% de las especies de insectos (Weis & Berenbaum 1989) y más del 65% de las especies de mamíferos son herbívoros (Hendrix 1988, Lindroth 1989). Como consecuencia, no existe literalmente tejido vegetal inmune a la acción de los herbívoros.

La herbivoría es una interacción interespecífica básica, siendo incluso precursoras de los mutualismos más conspicuos que se conocen, la polinización y la dispersión de semillas (Thompson 1982, Crepet & Friis 1987, Howe & Westley 1988). Según Mitter et al (1991), a pesar de la relación antagónica que se establece entre una planta y su herbívoro a tiempo ecológico, la herbivoría es el artífice de buena parte de la diversidad orgánica que observamos.

Los eventos que ocurren durante la reproducción sexual en las angiospermas pueden ser divididos en cuatro estados secuenciales: 1) polinización, la importación y exportación de gametos mediante vectores bióticos o abióticos; 2) fertilización, la germinación de los granos de polen y el crecimiento de los gametofitos masculinos a lo largo del pistilo hasta contactar con los óvulos; 3) maduración de las semillas, el crecimiento de los óvulos fertilizados hasta que se producen las semillas (Lyons et al 1989) y 4) la dispersión de las semillas, el transporte de las semillas mediante vectores bióticos o abióticos. Los estudios sobre ecología reproductiva en plantas que han sido enfocados bajo una perspectiva evolutiva generalmente han analizado fenómenos de polinización y dispersión de semillas (Lee 1988), obviándose a menudo aquellos otros procesos que afectan al

Historia natural de H. spinosa

desarrollo y la maduración de los frutos. Sin embargo, una especie vegetal suele enfrentarse al menos a cuatro grupos de factores de mortalidad de semillas que actúan durante la fase predispersiva: la polinización inefectiva, el aborto de fruto y/o semillas, la herbivoría y el fracaso de dispersión de sus semillas (Fenner 1985, Jordano 1989). De ellos, la herbivoría es un factor primordial en la mayoría de las especies vegetales (Crawley 1983, Dirzo 1984, Hendrix 1988), actuando muchas veces de forma sinérgica con los otros tres factores enumerados. Por tanto, cualquier estudio ecológico-evolutivo que pretenda analizar el problema de la adecuación de las plantas debe forzosamente contemplar las supuestas interacciones de herbivoría que éstas mantienen.

En el presente estudio abordamos la relación que existe entre una planta de alta montaña, Hormathophylla spinosa (Cruciferae), y el gremio de herbívoros que se alimentan de ella, estudiando el efecto de estos organismos sobre la producción de semillas de las plantas. El hecho de escoger para el estudio a esta especie vegetal permitió que llevásemos a cabo un protocolo de muestreo en el que se contemplara algunos de los factores indicados previamente como aconsejables cuando se pretenden realizar estudios de ecología evolutiva:

1) Es una especie bastante abundante en Sierra Nevada (Granada), núcleo principal del estudio, lo que permitió que escogiésemos varias poblaciones. De esta forma, intentamos evitar el problema, tanto de escala como de inadecuación de los resultados, que surge al realizar todo el estudio ecológico en sólo una población.

2) Los individuos de esta especie vegetal no se reproducen vegetativamente y son fácilmente distinguibles. Esto permitió que llevásemos a cabo un marcaje, y seguimiento durante todo el período de estudio, de plantas individuales, requisito indispensable para apreciar la variabilidad intrapoblacional y para llevar a cabo estudios de selección fenotípica.

Los objetivos concretos que hemos pretendido resolver con la realización de este estudio son los siguientes:

a) ¿Cuál es la producción de flores de esta especie vegetal y, más importante, qué proporción de ellas pasan a fruto y generan semillas? ¿Qué proporción de los óvulos producidos cada año maduran a semillas y son dispersados por cada planta? ¿Existe diferencia poblacional en estos parámetros reproductivos?

Historia natural de H. spinosa

b) ¿Qué factores de mortalidad predispersiva actúan disminuyendo el éxito reproductivo de las plantas? ¿Existe heterogeneidad espacio-temporal en cada uno de estos factores? ¿Qué importancia adquiere la pérdida de potencial reproductivo provocada por los herbívoros con respecto al resto de los factores de mortalidad analizados?

c) ¿Qué interacciones surgen entre las especies de herbívoros que se alimentan de la planta? ¿Cómo afecta la presencia de determinadas especies de herbívoros a la interacción que aparece entre la planta y los restantes herbívoros?

d) ¿Aparecen interacciones tritróficas? ¿Cómo afectan dichas interacciones a los niveles tróficos inferiores, tanto a los herbívoros como a la planta? ¿Aparecen interacciones indirectas o de orden superior?

e) ¿Cómo afecta globalmente el conjunto de herbívoros a la cantidad de semillas dispersadas por cada planta? ¿Cuál de las especies de herbívoros se constituyen como factores de mortalidad clave de semillas durante la fase predispersiva? ¿Cuál de dichos herbívoros puede actuar como presión selectiva sobre H. spinosa? ¿Existe variabilidad espacial en los regímenes selectivos que soporta esta especie vegetal durante la fenofase de predispersión?

Breve introducción a la historia natural de Hormathophylla spinosa

Hormathophylla spinosa (L.) K pfer (= Ptilotrichum spinosum, Alyssum spinosum; Cruciferae) es un matorral pulvinular que ocupa zonas monta osas desde el sur de Francia por todo el sector mediterraneo espa ol hasta el noroeste de Africa (Medina 1987, Guardia 1988, Molero Mesa et al. 1992). En Andaluc a aparece al menos en las Sierra del Aljibe y Grazalema en C diz, en las Sierras de M gina, Cazorla y Segura en Jaen (Medina 1987) , en la Sierra de Mar a en Almer a (Gabriel Blanca com. per.) y en las Sierras de Baza, Harana y Nevada en Granada (Molero Mesa et al 1992, JM G mez obs. per.), En Sierra Nevada, esta especie est  ampliamente distribuida sobre suelo sil ceo (Molero Mesa et al 1992), apareciendo a lo largo de un amplio gradiente altitudinal (1660-3340 m s.n.m.).

H. spinosa generalmente posee forma esf rica o elipsoidal, con una altura aproximada de 25 cms y una longitud promedio de unos 50 cms, aunque algunos ejemplares en Sierra Nevada sobrepasan el metro de di metro m ximo (en la Sierra de Baza esta planta alcanza normalmente un

Historia natural de H. spinosa

tamaño superior a un metro de diametro y 50 cms de altura; Gómez obs. per.). Un individuo puede vivir más de 30 años (JM Gómez obs. per.), produciendo ramas rígidas y verdes, con hojas pequeñas, oblongas o aovadas en la base (Guardia 1988). Esta especie esta ampliamente cubierta por "espinas" que consisten en la mayoría de los casos en los tallos de las inflorescencias de años anteriores que se han endurecido (Zamora & Gómez 1993).

En Sierra Nevada, un individuo de H. spinosa florece durante 17 ± 7 días ($n=159$), estando durante este período completamente cubierto de flores (308.3 ± 23.9 flores por 100 cm^2 , $n=20$ plantas). Las flores se agrupan en inflorescencias de una longitud promedio de 8 cms, cada una de las cuales tiene 6.1 ± 1.2 flores abiertas a la vez (rango 4-22, $n=263$). Estas flores se van abriendo de forma acropétalas (es decir, la floración de cada capullo corresponde con su posición en la inflorescencia). La duración de la floración de una inflorescencia es 9.5 ± 4.4 días. Las flores, cuyo color oscila entre blanco y rosa, son actinomorfa, hermafroditas, protándricas y de 6.192 ± 0.958 mm (media \pm SD, $n=1200$, Gómez 1991). Las flores tienen cuatro nectarios que producen trazas de nectar ($0.039 \mu\text{l}$ por flor y día, $n=335$). Cada flor siempre tiene cuatro óvulos y normalmente seis estambres, con 769 ± 460 granos de polen por antera. La vida media de una flor es de 3.6 ± 1.9 días ($n=21$). H. spinosa produce frutos dehiscentes y secos denominados silículas, de una longitud promedio de 3.7 ± 0.7 mm (Gómez & Zamora 1992). Hay una relación muy fuerte entre el tamaño de las flores y el tamaño de los frutos resultantes de ellas (tamaño del fruto = $25.445 + 4.711$ tamaño de la flor, $n=34$, $t=3.9$, $p=.0004$).

H. spinosa no puede producir semillas ni mediante agamosperma (apomixis) ni mediante autogamia espontánea (Gómez & Zamora enviado), por lo que necesita de vectores polínicos para su reproducción. Las flores de esta especie son visitadas por más de 70 especies de insectos pertenecientes a 16 familias (Gómez 1991, 1993), entre las que destacan, atendiendo al número de especies de cada una de ellas que visitan las flores de H. spinosa, las familias Syrphidae, Andrenidae, Halictidae y Bombiliidae. Sin embargo, el visitante floral más abundante en Sierra Nevada es una especie de hormiga, Proformica longiseta (Gómez 1991), y a pesar de que se distribuye tan sólo por debajo de los 3000 m de altitud (Tinaut 1979, 1981), llega a realizar el 80% de las visitas florales efectuadas a esta planta (Gómez et al. 1990). Durante 1990 y 1991, comprobamos que esta hormiga actúa como polinizador genuino de la planta (Gómez & Zamora 1992). En algunas poblaciones, la

efectividad de las hormigas como polinizadores es incluso mayor que la del resto de polinizadores alados (Gómez & Zamora 1992). Adicionalmente, esta planta puede también utilizar el viento como vector polínico (Gómez & Zamora enviado). Por lo tanto, observamos que H. spinosa exhibe un sistema reproductivo altamente oportunista, produciendo semillas tanto mediante entomofilia como anemofilia.

Las semillas son dispersadas por el viento o, más probablemente, únicamente mediante la fuerza de la gravedad. Cuando los frutos terminan su maduración, ambas valvas se abren espontáneamente y las semillas caen al suelo. Sin embargo, los restos del fruto permanecen en la planta, soportando incluso el período invernal y apareciendo en la planta en la siguiente estación reproductiva junto con flores de nueva formación. Esto origina que la distancia de dispersión de semillas sean muy bajas en H. spinosa. Más del 75% de las semillas caen en los pies de la planta madre (Gómez 1991). Por el contrario, menos del 3% de las semillas dispersadas son capaces de dispersarse a distancias mayores de dos metros con respecto a la planta madre (Gómez 1991).

AREA DE ESTUDIO Y MARCAJE DE LOS INDIVIDUOS

La zona general de estudio de este trabajo se localiza en el complejo Nevado-Filábride de Sierra Nevada (Granada, España). Elegimos tres poblaciones de H. spinosa localizadas a lo largo de un amplio gradiente altitudinal (1000). La población más baja (población A) se sitúa a 2160 m s.n.m., en la vertiente Norte de Sierra Nevada, concretamente en el valle del río San Juan (UTM= 30SVG6707; T.M. Güejar-Sierra, Granada). En esta población escogimos dos subpoblaciones, A1 y A2, para poder analizar las posibles diferencias entre plantas creciendo en distintos microhábitats. En A1 las plantas crecen en un pastizal compuesto de Festuca indigesta. Otras plantas leñosas que comparten la zona son Berberis hispanica, Genista versicolor, Juniperus sabina y J. communis. En esta subpoblación, la densidad de plantas es de 91.7 individuos por 100 m² y la distancia promedio entre dos conoespecíficos adyacentes es de 52.20±27.6 cms (Gómez 1993). La subpoblación A2 está situada junto a la anterior, ocupando una zona de pedregal donde no existe suelo profundo y con una pendiente bastante acusada. Hay 124.2 plantas por 100 m², estando las plantas separadas unas de otras un promedio de 11.35±12.6 cms. En ambas subpoblaciones la cobertura de H. spinosa es del 17.5%. En la población A, las plantas empiezan a florecer a finales de Junio para terminar a finales de

Historia natural de H. spinosa

Julio o principios de Agosto, con el pico de floración a mediados de Julio (Gómez 1993). La floración dura un promedio de 31 días. La segunda población (población B) se localiza a 2550 m s.n.m., también en el valle del río San Juan (UTM= 30SVG6604; T.M. Güejar-Sierra, Granada). Las plantas crecen sobre zona pedregosa de fuerte inclinación mezcladas con Thymus serpyllodes, Arenaria tetraqueta, Digitalis purpurea y Sempervivens nevadensis. Con una cobertura del 17.5%, la densidad de plantas es de 87.5 por 100 m², y la distancia al vecino más próximo es de 35.0±44.2 cms (Gómez 1993). La floración, que dura en esta población aproximadamente 31 días, empieza a mediados de Julio y termina a finales de Agosto, ocurriendo el período de máxima floración normalmente a finales del mes de Julio (Gómez 1993). La población más alta (población C) está situada a 3130 m s.n.m. en la vertiente Sur de Sierra Nevada, en el valle del río Veleta junto a la Laguna de Aguas Verdes (UTM= 30SVG6700; T.M. Capileira, Granada). En esta zona aparecen especies típicas de alta montaña mediterránea como Alyssum purpureum, Chaenorrhinum glareosus, Viola nevadensis, Carduus carlinoides, Arenaria tetraqueta, Lepidium stylatum y Linaria glaciaria. En esta población, la cobertura es del 25%, la distancia al vecino más próximo es 48.35±54.77 cms y la densidad de plantas es 74.2/100 m² (Gómez 1993). Las plantas florecen desde finales de Julio o principio de Agosto hasta finales de Agosto o incluso principio de Septiembre. El pico de floración ocurre normalmente durante la primera quincena de Agosto, durando el período de floración aproximadamente 39 días.

En cada una de las cuatro parcelas descritas anteriormente marcamos el primer año de estudio (1988) veinte individuos en edad reproductivas elegidos al azar, utilizando para ello etiquetas numeradas acopladas al tallo principal. Esto supone un total de ochenta individuos de H. spinosa marcados. Las observaciones, mientras no se especifique lo contrario, fueron realizadas durante todo el período de estudio (1988-1992) en estos individuos marcados.

ESTUDIO DE LA PRODUCCION DE FLORES, FRUTOS Y SEMILLAS EN H. spinosa

1) Método de análisis

La producción de flores de las plantas marcadas fué estimada durante los años 1989, 1990 y 1991. Para ello, hallamos la densidad de inflorescencias (DF; número de inflorescencias por 100m²), de cada planta marcada, utilizando un cuadrado de muestreo de 6x6 cm² colocado al azar cinco veces

Historia natural de H. spinosa

sobre cada planta (Gómez 1991). A continuación, contamos el número promedio de flores de cinco inflorescencia (NF) elegidas al azar de cada planta marcada, y estimamos la superficie (S) de todas las plantas, suponiendo que la forma de la planta responde a una elipse, y midiendo el radio mayor (R) y el radio menor (r). Según esto, $S = \pi \times R \times r$. La estima del número total de flores por planta (NFT) se halla solucionando la siguiente ecuación algebraica: $NFT = (NF \times DF \times S) / 100$.

La razón flor/fruto la definimos como la proporción de flores que fructifican, y cuyos frutos maduros resultantes sobreviven toda la fase predispersiva de la planta. Este parámetro reproductivo, cuantificado durante el período 1988-1991, lo hallamos en 40 de las 80 plantas marcadas, elegidas arbitrariamente y distribuidas de la siguiente forma durante los tres primeros años: 20 plantas en la población A, de las cuales 10 estaban en cada una de las dos subpoblaciones, y 10 plantas en cada una de las dos restantes poblaciones estudiadas. En 1991 también estudiamos la pérdida de flores en 40 plantas, de las cuales 20 estaban en la población B y 20 en la población C. Cada año, desde el año 1988 hasta el 1991, marcamos en dichas plantas al principio del período de floración cinco inflorescencias, anotando el número de capullos florales que tenían. Para evitar efectos de la distribución espacial en la producción de frutos, estandarizamos su posición dentro de cada pie de planta. Para evitar cualquier tipo de error de muestreo debido al contagio entre inflorescencias y asegurar que cada una de ellas pueda ser considerada una muestra independiente, marcamos las inflorescencias bastantes separadas entre sí, una en el centro de la planta y las cuatro restantes coincidentes aproximadamente con cada punto cardinal. Con este método intentamos evitar que el ataque de una inflorescencia por cualquier tipo de herbívoro pueda condicionar el ataque de otra inflorescencia marcada dentro de la misma planta. En total, fueron marcados 2194 capullos florales en 1988, 2177 en 1989, 2119 en 1990 y 2398 en 1991. Cada tres o cuatro días, desde el día del marcaje hasta la fase de formación de frutos, censabamos las inflorescencias marcadas para cuantificar la pérdida de flores y el número de frutos superviviente en cada una de esas inflorescencias. En total hallamos seis fuentes de mortalidad que actuaron sobre la producción de frutos de H. spinosa, tratadas en capítulos posteriores: la abscisión de flores debido a la falta de polinización, la herbivoría floral, la acción de insectos agallíferos, la acción de plantas parásitas, la herbivoría por ungulados y la granivoría llevada a cabo por pájaros. A continuación, para hallar una estima de la producción de frutos

neta de cada planta, dividíamos el número de frutos finales en cada infrutescencia por el número inicial de capullos.

La razón semilla/óvulo la definimos como la proporción de óvulos de cada fruto maduro que pasan a semillas y son dispersadas. Esta reducción natural del número de semillas por fruto fue estudiada en el período 1989-1991. Para ello, recogimos cada año 1754, 1989 y 1906 frutos respectivamente, pertenecientes a cada uno de las 80 plantas marcadas permanentemente en las tres poblaciones consideradas, siendo posteriormente trasladados al laboratorio, y examinándose una media de 22.75 ± 0.99 frutos por planta y año. Cada fruto fue abierto con la ayuda de una aguja enmangada y unas pinzas, contabilizando a 16 aumentos el número de semillas maduras intacta que contenía, el número de semillas maduras y predadas, el número de semillas abortadas y el número restante de óvulos no fertilizados. Las cuatro categorías fueron reconocidas sin problema. Consideramos una semilla madura cuando estaba uniformemente marrón, y se observaban con claridad los embriones y los cotiledones "llenos". Consideramos una semilla abortada cuando era claramente de menor tamaño que las de la categoría anterior, los cotiledones y el embrión estaban obliterados y el color era marrón oscuro. Un óvulo no fertilizado aparecía siempre con el mismo aspecto blanco lechoso, forma lanceolada y con un tamaño muy inferior a las semillas abortadas o maduras. En 1990 llevamos a cabo experimentos de germinación para confirmar que lo que consideramos semillas abortadas no tenían la capacidad de germinar. Para ello, el 10 de Noviembre de 1990 colocamos cuatro placas de Petri con 15 semillas abortadas cada una y 20 placas con 15 semillas maduras viables en una cámara de germinación. La temperatura era de 20° C (temperatura estandar para la germinación de las semillas de alta montaña) y el fotoperíodo de 12 horas de luz durante todo el experimento. Cada día durante los 45 primeros días (cuando estaban germinadas el 95% del total de semillas que germinaron) y cada dos-tres días a partir de entonces, contabilizamos el número de semillas que germinaron. Consideramos una semilla germinada cuando desarrollaba de forma prominente tanto la radícula como los cotiledones (Casper 1988). El experimento concluyó después de que pasaran 15 días sin que germinara ninguna nueva semilla (4 de febrero de 1991). Como se observa en la Tabla 1, ninguna semilla abortada germinó, mientras que el 42% de las semillas maduras viables si lo hicieron. Por este motivo, podemos concluir que la diferenciación exclusivamente morfológica entre semilla madura y semilla abortada se corresponde con una diferencia fisiológica.

Tipo de semillas	Número inicial	Número germinadas	Porcentaje germinación
Semillas maduras	300	127	42.33
Semillas abortadas	60	0	0.00

Tabla 1. Resultado de la experiencia de germinación de semillas maduras y abortadas. No aplicamos ninguna prueba estadística para contrastar la diferencia entre grupos en el porcentaje de germinación debido a la inadecuación de los datos (Sokal & Rohlf 1981, Zar 1984).

Debido a que la flor de *H. spinosa* siempre tiene 4 óvulos, hallamos la proporción de óvulos que maduran a semillas (razón semilla/óvulo) dividiendo el número de semillas maduras e intactas de cada fruto por cuatro. Para hallar este valor, no consideramos las semillas maduras pero cuyo embrión había sido eliminado por predación.

La fertilidad femenina de las plantas, estudiada en los años 1989-1991, se define como la proporción de óvulos producidos por la planta que llegan a madurar a semillas, y la estimamos multiplicando la proporción de flores que cuajaron a fruto en cada una de las plantas marcadas (razón fruto/flor), por la proporción de óvulos que maduran a semillas en cada fruto (razón semilla/óvulo; Charlesworth 1989).

Los análisis estadísticos utilizados para comparar entre años o entre poblaciones han sido análisis paramétricos de varianza de una vía (ANOVA). Sin embargo, para poder ver que factor, si la población o el año, afectaban más a cada parámetro reproductivo analizado en este capítulo, hemos utilizado una análisis de varianza paramétrico con medidas repetidas, ya que los individuos a los que le mediamos dichos estimadores del fitness eran los mismos todos los años (Edwards 1985). Para ajustarnos mejor a los requerimientos de los análisis estadísticos paramétricos, las variables fueron transformadas previamente según el arcoseno de la raíz cuadrada, ya que todas estaban expresadas como proporciones (Sokal & Rohlf 1981).

2) Resultados

Producción de flores.- Las plantas marcadas produjeron como promedio 8627 ± 9635 flores durante los tres años en que este parámetro fue estudiado. Como se observa en la figura 1, las distribuciones del número de flores por planta no fueron muy diferente entre años. De hecho, en los tres años, las distribuciones fueron leptocúrticas y sesgadas a la derecha, con la gran mayoría de plantas

produciendo entre 4000 y 10000 flores, y unas pocas produciendo más de 20000. Los valores medio de producción de flores por planta tampoco fueron muy diferente entre poblaciones ($F=0.477$, $n=118$, $p=0.6221$; Tabla 2), aunque el intervalo modal se situó en la población A en las plantas con 6000 flores, en la población B en las plantas con 8000 flores y en la población C en las plantas con 4000 flores. El análisis de varianza con medidas repetidas nos indica que no hubo diferencia en la producción de flores ni entre poblaciones ni entre años (Tabla 2).

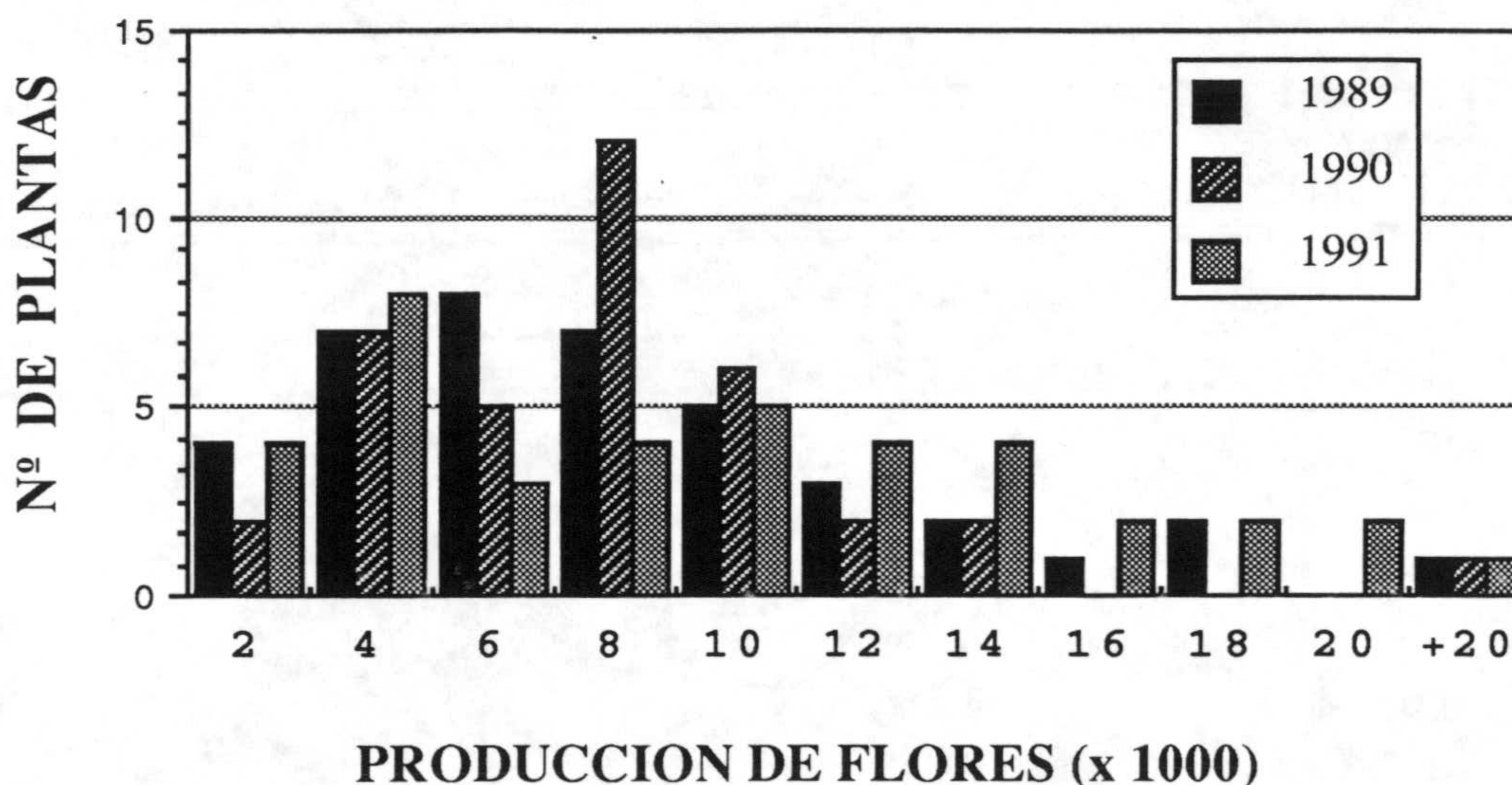


Figura 1. Distribuciones de frecuencia de plantas a las que se les estimó el número global de flores producidas durante los tres años que se especifican. $n=80$ plantas cada año.

A)	Media	SD	SE	CV	Rango	Curtosis	Sesgo
A	8050.026	9231.44	1459.78	114.688	500-58963	21.432	4.336
B	7847.318	7434.79	1206.08	94.743	1539-45067	15.021	3.587
C	9978.84	11800.48	1889.59	118.255	482-74343	20.992	4.281

B)	gl	SS	MS	F-test	p
población (A)	2	38.837	19.420	1.378	0.2659
Plantas dentro de año	34	400.00	10.000		
Año (B)	2	11.206	56.030	0.739	0.4815
A x B	4	17.954	44.885	0.592	0.6698
B x plantas	68	51.579	75.851		

Tabla 2. A) Producción individual de flores de las plantas pertenecientes a las tres poblaciones estudiadas. Se muestra la media, la desviación típica (SD), el error típico (SE), el coeficiente de variación (CV), el rango y los valores del sesgo y la curtosis. $n=80$ cada año. B) Resumen del análisis de varianza con medidas repetidas. Se muestra los grados de libertad (gl), la suma de cuadrado (SS), la media de cuadrado (MS) y el valor de F y p para cada efecto.

Proporción de flores que producen frutos: Razón fruto/flor.- Sólo el 23% de las flores producidas por las plantas marcadas cuajaron a fruto durante el período de estudio (producción de fruto=0.230±0.236, n=160). Las distribuciones de producción de fruto estuvieron sesgadas a la izquierda los cuatro años de estudio. Existe un gran número de plantas que producen pocos frutos, otro grupo que tienen una producción intermedia y unos escasos individuos en los que la producción de frutos es muy alta. Las distribuciones fueron levemente platicúrticas todos los años excepto en 1989, en que fue fuertemente leptocúrtica. Sin embargo, hubo diferencia interanual en el valor medio de este parámetro (F=3.537, p=0.0162, n=160, ANOVA de una vía), siendo máxima la producción de frutos en 1988 y mínima en 1989 (Tabla 3).

AÑO	Media	SD	SE	CV	Rango	Curtosis	Sesgo
1988	0.322 ^a	0.335	0.053	103.973	0-0.61	-0.165	0.850
1989	0.167 ^b	0.164	0.026	98.374	0-0.92	9.168	2.491
1990	0.191 ^{a,b}	0.168	0.027	88.019	0-0.61	-0.165	0.850
1991	0.241 ^{a,b}	0.213	0.034	88.356	0-0.64	-1.338	0.453

Tabla 3. Cosecha de fruto (porcentaje de flores que cuajaron a fruto) durante los cuatro años que duró el estudio. Se muestra la media, la desviación típica (SD), el error típico (SE), el coeficiente de variación (CV), el rango y los valores del sesgo y la curtosis. n=40 cada año. Las medias seguidas de distintas letras son diferentes entre sí a p<0.05 según la prueba de Scheffe.

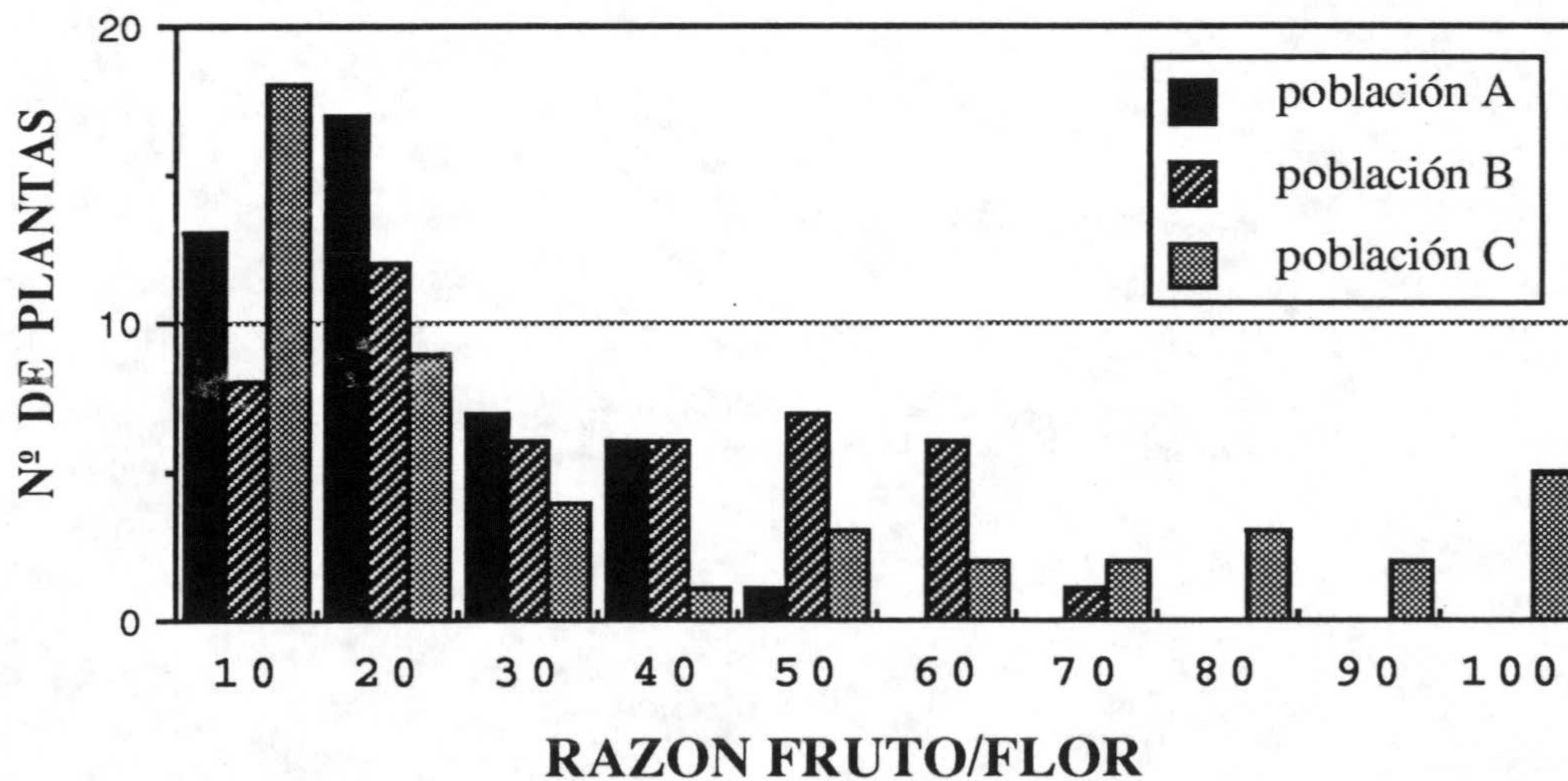


Figura 2. Distribuciones de frecuencia atendiendo a la producción de frutos de cada planta marcada. n=40 plantas en cada población.

Historia natural de H. spinosa

La mayor diferencia en la producción de frutos aparece cuando comparamos las plantas pertenecientes a las diferentes poblaciones ($F=11.541$, $p=0.0001$, $n=160$). Como observamos en la Figura 2, las plantas de la población A cuajaron una menor proporción de frutos, seguida de las plantas de la población C y por último de las plantas de la población B. En los tres años, las distribuciones generadas por la razón fruto/flor fueron leptocúrticas (Fig 2). Cuando analizamos conjuntamente la variabilidad espacio-temporal en la producción de frutos, observamos que tanto la población como el año son significativo (Tabla 4). Análogamente, el término de interacción entre estos dos efectos también aparece significativo, lo que indica que la producción de fruto varió entre años de forma diferente en cada una de las poblaciones estudiadas (Tabla 4).

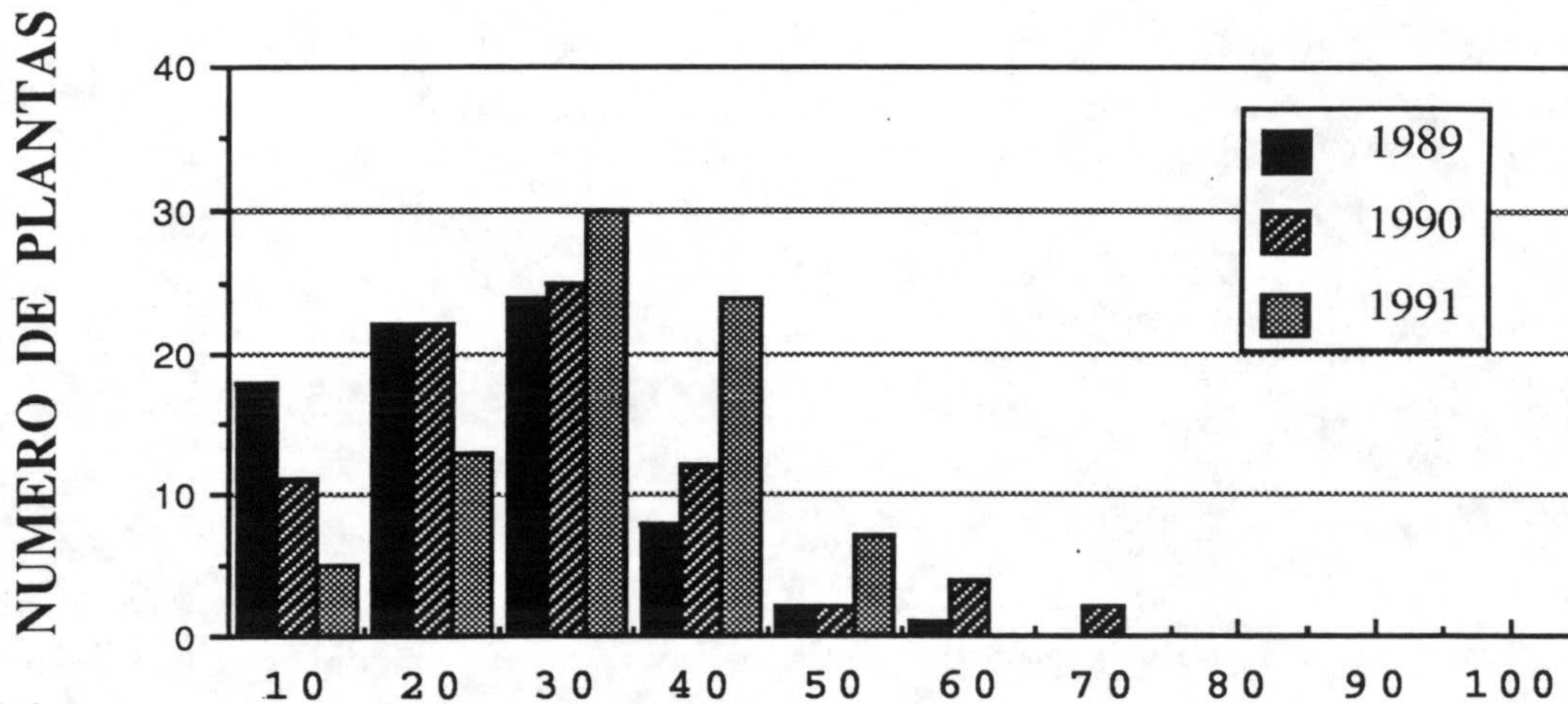
	gl	SS	MS	F-test	p
población (A)	2	0.835	0.418	10.587	0.0002
Plantas dentro de año	36	1.420	0.039		
Año (B)	3	0.583	0.194	9.177	0.0001
A x B	6	3.542	0.590	27.905	0.0001
B x plantas	108	2.285	0.021		

Tabla 4. Resumen del análisis de varianza con medidas repetidas realizado sobre la razón fruto/flor. Se muestra los grados de libertad (gl), la suma de cuadrado (SS), la media de cuadrado (MS) y el valor de F y p para cada efecto.

Razón semilla/óvulo.- La proporción de óvulos que dieron semillas maduras intactas en cada fruto maduro (razón semilla/óvulo) por planta fué del $23.3 \pm 20.25\%$. Hubo diferencia significativa entre años en los valores de este parámetro ($F=10.321$, $n=233$, $p=0.0001$; Fig 4), siendo del $18.8 \pm 10.1\%$ ($n=1436$) en 1989, del $23.8 \pm 13.6\%$ ($n=1444$) en 1990 y del $27.0 \pm 9.3\%$ ($n=1906$ frutos) en 1991 (Fig. 4). Como observamos en la figura 4, ninguna planta durante los tres años de estudio tuvo una razón semilla/óvulo promedio mayor del 70%.

	Media	SD	SE	CV	Rango	Curtosis	Sesgo
A	0.194 ^a	0.104	0.010	44.881	0-0.625	0.506	0.164
B	0.18.2 ^a	0.077	0.010	39.528	0-0.367	-0.140	-0.231
C	0.271 ^b	0.160	0.021	59.049	0-0.637	-0.752	0.166

Tabla 5. Comparación interpoblacional en la razón semilla/óvulo (porcentaje de óvulos que maduraron a semillas en cada fruto). Se muestra la media, la desviación típica (SD), el error típico (SE), el coeficiente de variación (CV), el rango y los valores del sesgo y la curtosis. $n=80$ cada población. Las medias seguidas de distintas letras son diferentes entre sí a $p<0.05$ según la prueba de Scheffe.



**PRODUCCION DE SEMILLAS POR FRUTO
(porcentaje de óvulos madurados a semillas)**

Figura 4. Distribuciones de frecuencias de la producción de semillas por fruto (razón semilla/óvulo) para cada año, utilizando las plantas marcadas. n=80 plantas cada año.

También existió diferencia entre poblaciones en el valor de este parámetro ($F=6.108$, $n=240$, $p=0.0026$; Tabla 5). Las plantas de la población B tenían una razón semilla/óvulo menor que las plantas de las restantes poblaciones. El resultado del análisis de varianza con medidas repetidas indica que tanto el componente espacial (poblaciones) como temporal (años) influyen en la variabilidad del número de semillas por fruto de cada planta. Sin embargo, el término de interacción entre estos dos efectos no es significativo, lo que sugiere que la relación interpoblacional no varía entre años (Tabla 6).

	gl	SS	MS	F-test	p
Población (A)	2	1.753	0.876	3.329	0.0416
Plantas dentro de año	70	18.425	0.263		
Año (B)	1	0.898	0.898	5.257	0.0249
A x B	2	0.561	0.280	1.641	0.2011
B x plantas	70	11.957	0.171		

Tabla 6. Resultado del análisis de varianza con medidas repetidas con el efecto población y el efecto año. SS es la suma de cuadrados, MS es la media de los cuadrados y gl son los grados de libertad de cada factor.

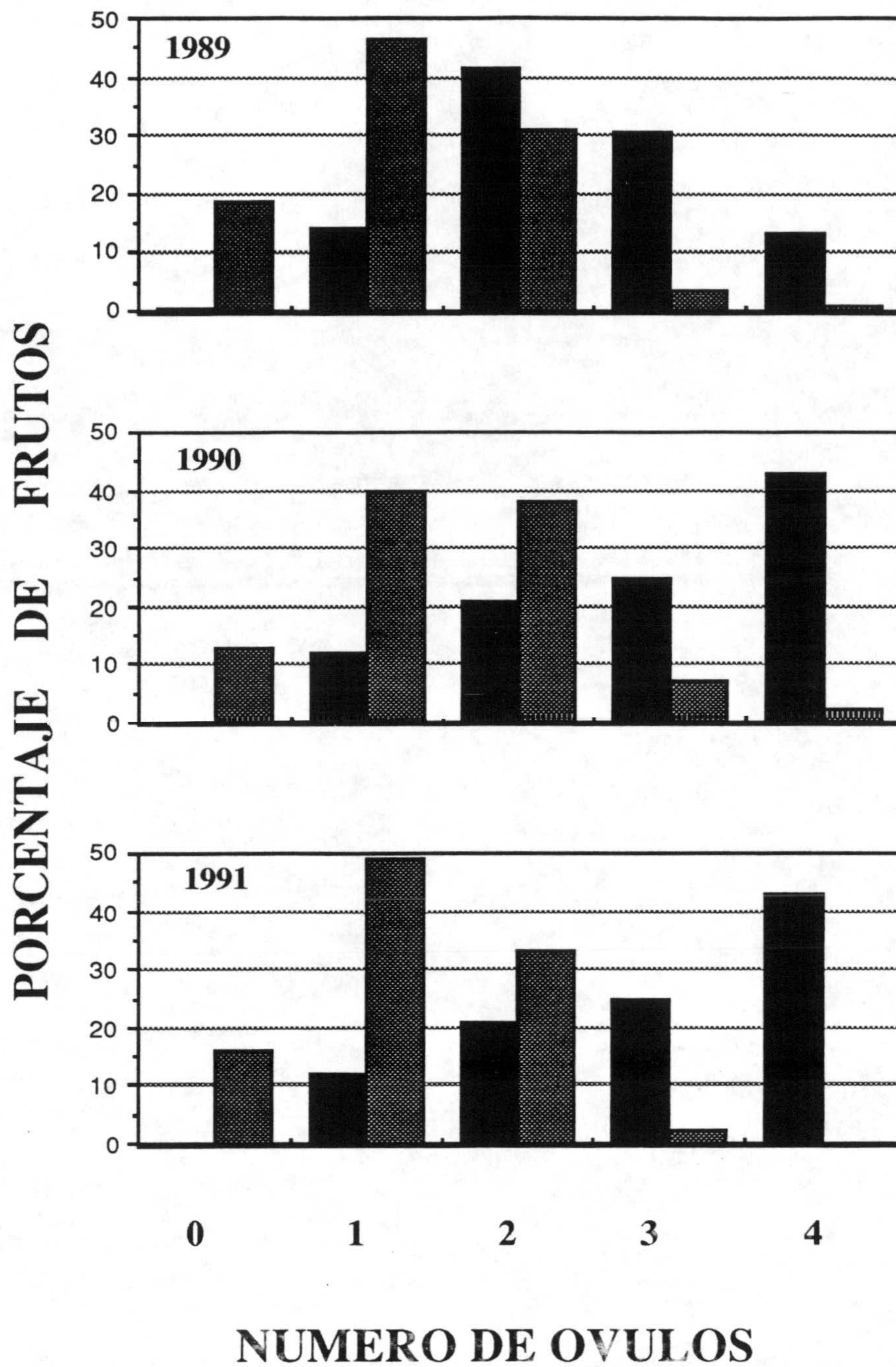


Figura 5: Distribución de frecuencias del porcentaje de frutos con 0-4 óvulos fertilizados (barras negras) y con 0-4 semillas maduras, tanto intactas como predadas (barras punteadas), para cada año de estudio.

El 99.62% de todos los frutos analizados durante los tres años (n=4381) tenían algún óvulo fecundado, y un 55% (2400 frutos) de estos frutos tenían 3 ó 4 de sus óvulos fertilizados (Fig 5). Sin embargo, tan sólo 238 (2.63%) frutos contenían en su interior más de dos semillas maduras (intactas o

Historia natural de H. spinosa

predadas). Aparece una consistente diferencia significativa los tres años cuando comparamos la distribución de frecuencias del número de óvulos fertilizados por fruto con la distribución de frecuencias del número de semillas totalmente desarrolladas en cada uno de ellos (1989: Z=12.312, n=1082; 1990: Z=15.612, n=1444; 1991: Z= 14.513, n=1906; p<0.0001 los tres años, prueba de Kolmogorov-Smirnov). Como se observa en la figura 5, la mayoría de los frutos tenían en su interior 1 ó 2 semillas. En todos los casos observados, la diferencia entre la cantidad de óvulos fertilizados y la cantidad de semillas maduras se debió exclusivamente al aborto de los restantes óvulos fertilizados, ya que las semillas predadas por insectos se han incluido dentro de la categoría de semillas maduras.

A) COMPARACION INTERANUAL							
	Media	SD	SE	CV	Rango	Curtosis	Sesgo
1989	0.027 ^a	0.025	0.004	92.115	0-0.098	0.528	1.037
1990	0.057 ^b	0.072	0.011	127.604	0-0.305	4.742	2.207
1991	0.052 ^b	0.052	0.008	99.937	0-0.201	0.127	1.024

B) COMPARACION INTERPOBLACIONAL							
	Media	SD	SE	CV	Rango	Curtosis	Sesgo
A	0.025 ^a	0.023	0.004	95.01	0-0.086	-0.096	0.783
B	0.060 ^b	0.047	0.008	78.97	0-0.157	-1.110	0.427
C	0.052 ^b	0.076	0.012	145.75	0-0.305	4.471	2.289

C)						
	gl	SS	MS	F-test	p	
Población (A)	2	0.029	0.015	5.876	0.0062	
Plantas dentro de año	35	0.087	0.002			
Año (B)	1	0.018	0.018	6.686	0.0140	
A x B	2	0.018	0.009	3.476	0.0420	
B x plantas	35	0.092	0.003			

Tabla 7. A) Diferencia entre años; B) y entre poblaciones en los valores de fertilidad femenina. Las medias seguidas por distintas letras son diferente a p<0.05 según la F de Scheffe. C) Resultado del análisis de varianza con medidas repetidas.

Proporción de óvulos iniciales que maduraron a semillas: fertilidad femenina.- El 4.5±5.5% de los óvulos producidos por las plantas marcadas maduraron a semillas durante los tres años de estudio.

Hubo diferencia interanual en los valores de fertilidad femenina ($F=3.402$, $n=117$, $p=0.0367$, ANOVA one way), siendo mayor en 1990 y mínima en 1989 (Tabla 7). Sin embargo, los mayores valores de variabilidad aparecieron cuando comparamos entre poblaciones ($F=4.807$, $n=117$, $p=0.0099$). Las plantas de la población A fueron las que presentaron unos valores de fertilidad femenina más bajos. (Tabla 7). Como se deduce del resultado del análisis de varianza con medidas repetidas, el componente espacial (interpoblacional) explicó mas variabilidad que el componente temporal aunque ambos efectos y el término de interacción entre ellos fueron significativos. En general, la mayoría de las plantas obtuvieron valores de fertilidad femenina inferiores al 10% (Fig. 6)

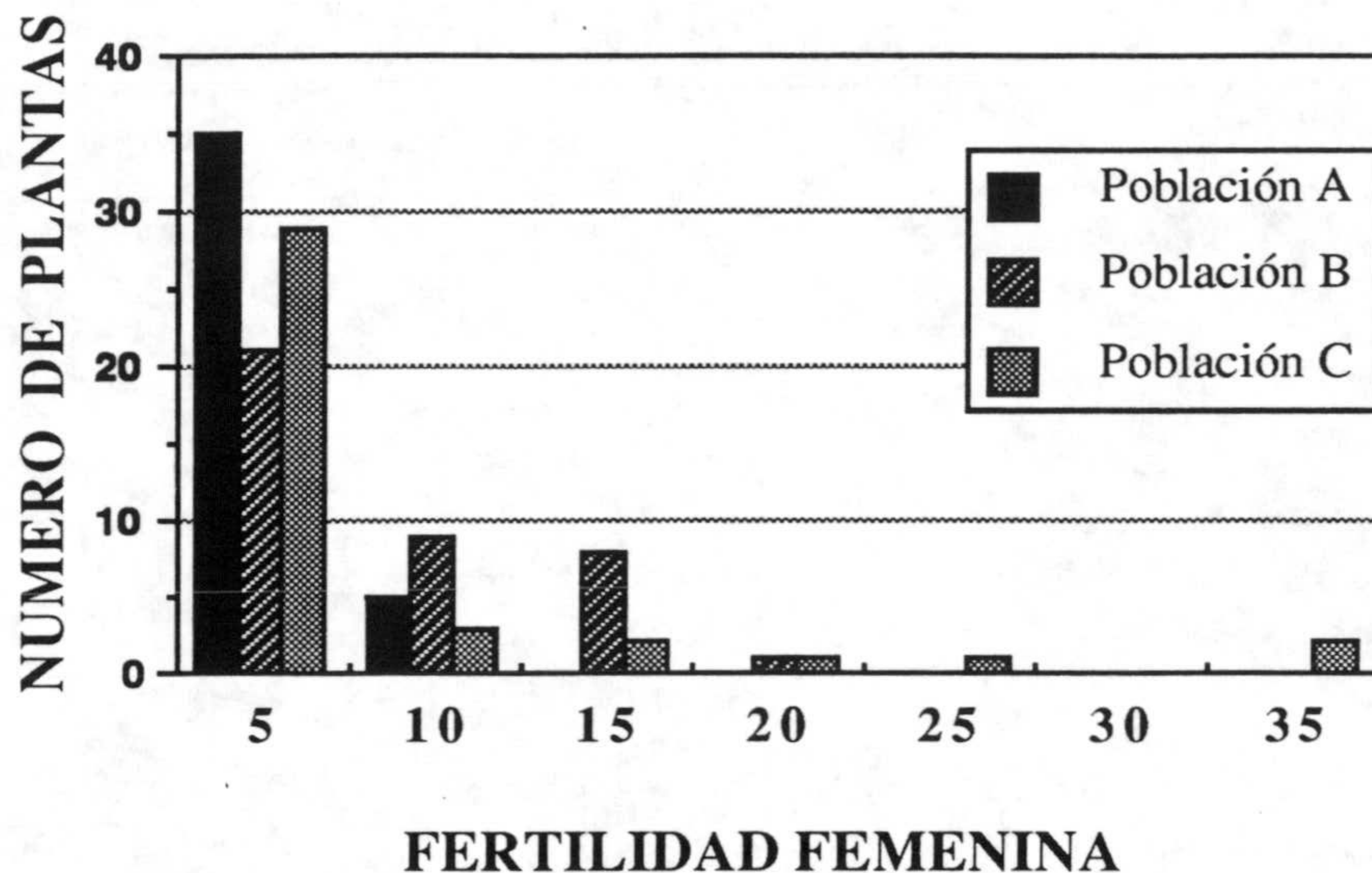


Figura 6. Distribución de frecuencias de la fertilidad femenina, expresada como el porcentaje de óvulos que maduran a semilla por planta, de cada planta marcada durante los años 1989-1991. $n=60$ plantas en la población A y 30 en las dos restantes.

COMPARACION ENTRE *H. spinosa* Y DIVERSAS ESPECIES DE CRUCIFERAS.

1) Métodos

Para ver si la producción de frutos y la razón semillas/ovulo de cada fruto maduro en *Hormathophylla spinosa* puede deberse a sus afiliación filogenética, llevamos a cabo un análisis comparativo sobre dichos componentes del éxito reproductivo entre un número determinado de especies de crucíferas. He utilizado sólo especies de crucíferas ya que ellas representan un grupo taxonómicamente monofilético, y cualquier rasgo ecológico puede ser interpretado sin los efectos de confusión que se derivan de comparaciones entre grupos filogenéticamente distintos que poseen historias evolutivas muy diferentes (Brook & McLennan 1991, Harvey & Pagel 1991). A pesar de esto, la familia crucífera

está compuesta por una gran cantidad de especies muy dispares, y efectos macroevolutivos ocurridos por debajo del nivel taxonómico de familia pueden ser de importancia capital. Adicionalmente, los análisis que utilizan especies como unidades de muestreo presentan el problema añadido de mostrar intervalos de confianza altamente dependiente de los grados de libertad con que trabajemos (Harvey & Pagel 1991). Por estos motivos, los resultados obtenidos en esta sección deben ser considerados con reserva, siendo utilizados simplemente con carácter descriptivo.

De cada especie de crucífera sobre la que obtuve información (Ver Apendice 1) anoté el porcentaje de flores que producen frutos (razón fruto/flor) y el porcentaje de óvulos en cada fruto maduro que producen semillas (razón semilla/óvulo). Adicionalmente anoté, en las especies que pude, el sistema reproductivo utilizado normalmente y el hábito de crecimiento. Consideré dos categorías de sistemas reproductivos, aquellas especies que son exclusiva o mayoritariamente autógamas y aquellas otras que son principalmente xenógamas. Diferencí tres tipos de plantas atendiendo a su hábito de crecimiento, las que son anuales, las que son herbáceas perennes y las que son leñosas. Normalmente me base para incluir cada especie en una de las categorías de cada uno de los dos factores en los datos ofrecidos por los autores de los trabajos donde obtuve los valores de los componentes de fitness. Cuando en dichos trabajos no aparecían los datos necesarios, utilicé libros de texto y guías florísticas.

Para comparar estadísticamente los parámetros reproductivo de H. spinosa con los de las restantes especies de crucíferas que han sido analizadas, se ha utilizado la prueba de t_s (Sokal & Rohlf 1981), que específicamente contrasta la media de una población con el valor que para dicha variable obtiene un único espécimen (ver Sokal & Rohlf 1981 para una descripción metodológica detallada).

2) Resultados

Como observamos en la Tabla 8, existe una asociación significativa entre el hábito de crecimiento que posee una especie de crucífera y su sistema reproductivo (Chi cuadrado=6.105, $p=0.0472$), de tal forma que la mayoría de las especies anuales eran autógamas y la mayoría de las especies leñosas y perennes eran xenógamas (Tabla 8).

Anual	Perennes	Leñosas
-------	----------	---------

Autógama	65.91	33.33	33.33
Xenógama	34.09	66.67	66.67

Tabla 8. Porcentaje de especies de crucíferas estudiadas que pertenecían a cada clase de hábito de crecimiento (anual, perenne o leñoso) y de sistema reproductivo (autógamo o xenógamo).

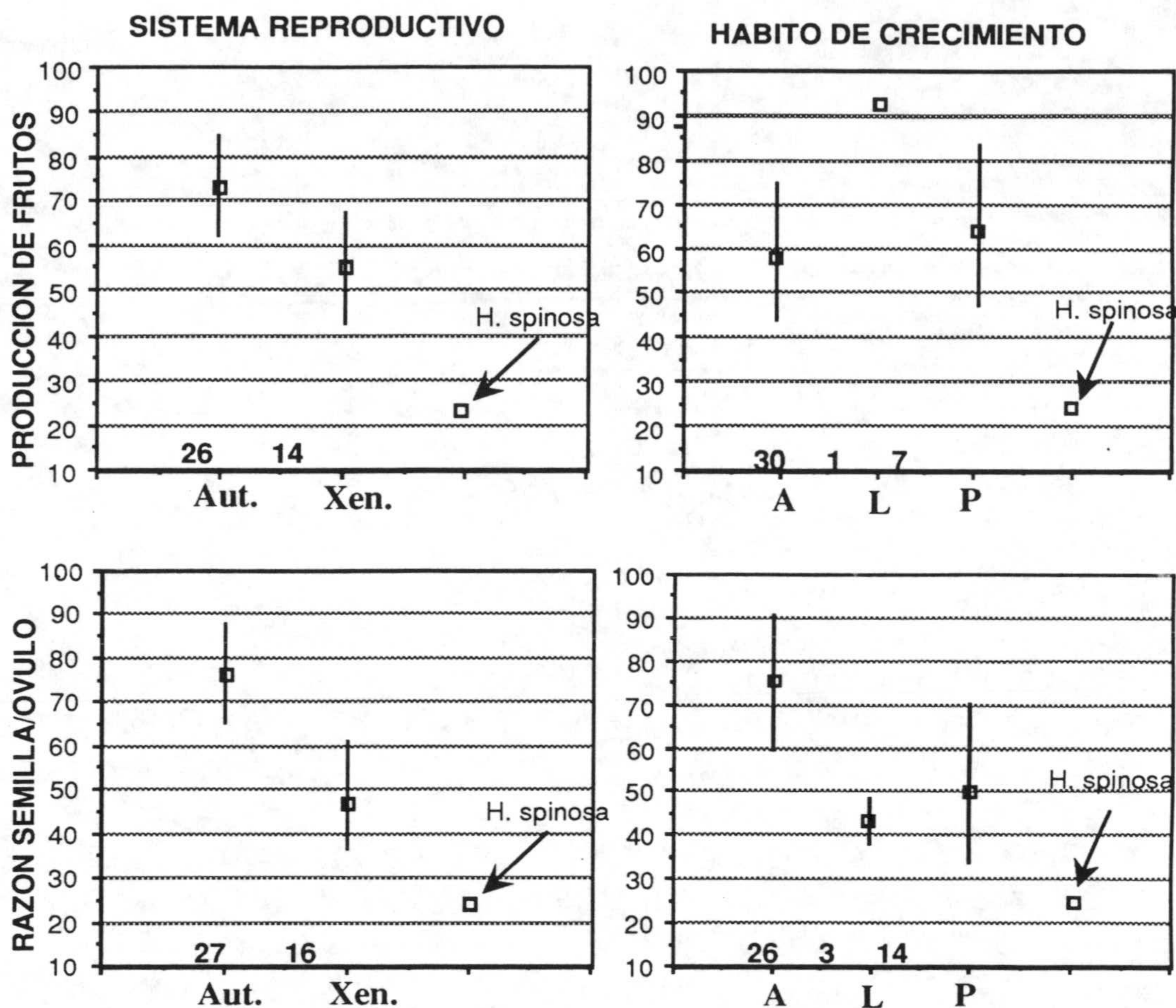


Figura 7. Comparación en la producción de fruto maduro y en la razón semilla/óvulo entre crucíferas autógamas (Aut.) y xenógamas (Xen.) , así como entre crucíferas anuales (A), leñosas (L) y perennes (P). Se indica cada valor para *Hormathophylla spinosa*. Se muestra la media (± 1 SD) en porcentaje. El número de plantas utilizado en cada grupo se expresa en cada una de las cuatro gráficas.

Hubo diferencia entre las especies de crucíferas analizadas en el porcentaje de flores que cuajan a fruto atendiendo a su sistema reproductivo ($F=8.624$, $gl=1,38$, $p=0.0056$, Fig. 7). Las especies autógamas tienen una producción de frutos del $73.54 \pm 12.39\%$, mientras que la producción de frutos de las xenógamas es del $56.13 \pm 20.50\%$ (Fig 7). Como se observa en la figura 7, *H. spinosa*,

Historia natural de H. spinosa

una especie xenógama, tiene una producción de frutos notablemente menor que las especies de crucíferas xenógamas que han sido analizadas. A pesar de esto, no encontramos diferencia estadística entre H. spinosa y las crucíferas xenógamas analizadas en el porcentaje de flores que cuajan a fruto ($t_s=1.561$, $gl=13$, $p>0.05$).

La producción de semillas por fruto (razón semilla/óvulo) también fue significativamente distinta entre las especies autóгамas y las xenógamas ($F=14.99$, $gl=1.41$, $p=0.004$). En las primeras, el $75.31\pm 25.18\%$ de los óvulos cuajaron a semillas, mientras que en las xenógamas solo cuajaron el $47.12\pm 21.09\%$ de los óvulos (Fig. 7). La producción de semillas por fruto de H. spinosa fue también menor, aunque en menor magnitud, que la producción de semillas de las especies xenógamas. Sin embargo, tampoco encontramos diferencia significativa entre H. spinosa y las especies de crucíferas xenógamas en este componente del éxito reproductivo ($t_s=1.096$, $gl=16$, $p>0.05$).

Cuando atendemos a los hábitos de crecimiento de las especies de crucíferas analizadas, no aparecen diferencias significativas entre grupos en la producción de frutos ($F=1.241$, $gl=2,26$, $p=0.306$). Sin embargo, como observamos en la figura 7, existe una diferencia aparentemente entre grupos, de tal forma que la producción de frutos en plantas anuales fué de $59.03\pm 23.94\%$, en plantas perennes herbáceas 65.73 ± 19.47 y en plantas leñosas 94.5% . En cualquier caso, tampoco se ajusta la producción de frutos de H. spinosa a las plantas crucífera leñosa. Si hubo, por el contrario, diferencia entre grupos de especies con diferentes sistemas de crecimiento en la producción de semillas que cuajan en cada fruto maduro ($F=6.323$, $gl=2,39$, $p=0.0042$). Las plantas anuales cuajan un promedio del $75.47\pm 22.92\%$ de los óvulos de cada fruto, las hierbas perennes el $50.32\pm 27.98\%$ y las leñosas el $42.96\pm 13.86\%$ (Figura 7). En esta caso, parece que la proporción de óvulos que cuajan a semilla por fruto de H. spinosa, aunque menor que la de las especies de crucíferas leñosas analizadas, no se diferencia tan notablemente de ellas. De hecho, como en los casos analizados anteriormente, no apareció diferencia estadística entre H. spinosa y las crucíferas leñosas en la producción de semillas por fruto ($t_s=1.228$, $gl=3$, $p>0.05$).

La fertilidad femenina, definida como el producto de la razón fruto/flor por la razón semilla/óvulo, sólo ha podido ser hallada en diez especies de crucíferas. Dichas especies han obtenido un valor de fertilidad de $12.0\pm 0.3\%$, que si aparece significativamente diferente del obtenido para H. spinosa ($t_s=23.87$, $gl=9$, $p<0.0001$).

Historia natural de H. spinosa

Cuando tenemos en cuenta los dos caracteres a la vez, el sistema reproductivo y la forma de crecimiento de las especies de crucíferas analizadas, encontramos que el sistema reproductivo se relaciona marginalmente con el porcentaje de semillas maduras por fruto, pero ni la forma de crecimiento ni el término de interacción entre ambos factores son significativos (Tabla 9). Sin embargo, observamos que la razón semilla/óvulo de H. spinosa (30.5%) se ajusta bien a la de las especies de crucíferas leñosas autóгамas analizadas (35.7%).

A) Fuentes		gl	S. Cuadr.	Valor de F	Signif
S. reproductivo (A)		1	1740.78	3.322	0.0764
Crecimiento (B)		2	1941.95	1.853	0.1710
A x B		1	983.45	0.938	0.4003
Residuos		37	19386.48		

B)	Anual	Leñosas	Perennes	Total
Autógamas	81.38 (21)	57.5 (1)	55.03 (5)	75.61 (27)
Xenógamas	50.63 (5)	35.7 (2)	47.71 (9)	47.12 (16)
Total	75.46 (26)	42.97 (3)	50.32 (14)	65.01 (43)

Figura 9. A) Resumen del análisis de dos vías realizados sobre la razón semilla:óvulo. Los factores son el sistema reproductivo y el tipo de crecimiento de cada especie de crucífera. B) Descriptiva de la razón semilla/óvulo (expresada en porcentaje) de cada tipo de especie de crucífera obtenida de los factores anteriores.

DISCUSION

El primer aspecto que sobresale al cotejar los datos mostrado en este capítulo es la gran cantidad de flores que produce H. spinosa, casi 10000 flores por pie de planta en los individuos marcados, con algunos ejemplares sobrepasando incluso las 20000 flores. Además, esta producción masiva de flores ocurre aparentemente todos los años, al menos durante el período en que hemos estudiamos la planta en Sierra Nevada. Adicionalmente, no ha aparecido diferencia entre poblaciones en la magnitud de floración de las plantas. Todo esto sugiere que H. spinosa invierte en reproducción una gran cantidad de energía y nutrientes. Debido a esto, es sorprendente la baja proporción de óvulos que inicialmente producen las plantas y que posteriormente maduran exitosamente a semillas. De

hecho, la fertilidad femenina fue tan solo del 4.5%. Dicha disminución en este componente relativo del éxito reproductivo de las plantas es consecuencia de la baja proporción de flores que producen frutos maduros y sobreviven durante toda la fase predispersiva de H. spinosa como tales (sólo el 23%) junto a la baja proporción de óvulos en cada uno de ellos que producen semillas maduras (sólo el 35%). El análisis interespecífico que hemos realizado sugiere que H. spinosa es, entre las crucíferas, una especie con una razón de producción de semillas muy baja, ya que la fertilidad femenina de las especies de crucíferas en las que este parámetro pudo ser hallado es mucho mayor que la de H. spinosa. De los dos componentes de la fertilidad femenina que hemos estudiado, el que determina con mayor intensidad que H. spinosa posea un comportamiento particular es la producción de frutos. De hecho, la proporción de flores de H. spinosa que producen frutos maduros no se ajusta al patrón que encontramos en otras especies de crucífera que comparten con la especie estudiada tanto su hábito de crecimiento como su sistema reproductivo. Por el contrario, la razón semilla/óvulo por fruto maduro de H. spinosa, aunque también inferior al patrón general de las crucíferas, se asemeja a la que encontramos en las crucíferas leñosas xenógamas que hemos analizado. Por lo tanto, podemos suponer que la producción de frutos en H. spinosa depende del ambiente ecológico concreto en mayor medida en que lo hace la razón semilla/óvulo.

Otro aspecto que sobresale al analizar los resultados es la variabilidad interpoblacional e interanual que encontramos en la producción de semillas. Globalmente, la variabilidad espacial fue más acusada que la variabilidad temporal. Las plantas de la población B poseen una fertilidad femenina francamente superior a las plantas de las restantes poblaciones. Otros autores han observado también diferencia entre poblaciones similares a las que nosotros mostramos en este capítulo. Por ejemplo, Boyd (1991) ha mostrado que Cakile matritima (Cruciferae) tiene una producción de flores que oscila entre 48 y 260 por plantas y una proporción de ellas que maduran a frutos que oscila entre 37% y el 11% , dependiendo de las zonas consideradas. Por otra parte, Coffin & Lauenroth (1992) han mostrado que existe variación espacial en los niveles de producción de semillas en Bouteloua gracilis (Gramineae). En general, es bastante común la existencia de mosaicos espaciales en la producción de semillas de muchas especies de plantas (Lee 1988).

En resumen, observamos que H. spinosa sufre una gran pérdida de potencial reproductivo que en principio, aceptando los límites del análisis comparativos entre especies de crucíferas que

Historia natural de H. spinosa

hemos realizado, puede ser debido mayormente a factores del ambiente ecológico proximal. En base a estos resultados, en los siguientes capítulos vamos a estudiar las interacciones predispersivas que mantiene H. spinosa con su gremio de herbívoros, centrándonos principalmente en a) las causas de la disminución tan fuerte en fertilidad femenina que sufre la planta y b) las posibles causas y consecuencias de la variabilidad espacial observada en el éxito reproductivo de las plantas.

#	Especie	sistema reprod.	hábito	Fr:Fl	N. semilla	S:O	Referencia
---	---------	-----------------	--------	-------	------------	-----	------------

Historia natural de H. spinosa

#	Especie	sistema reprod.	hábito	Fr:Fl	N. semilla	S:O	Referencia
1	<u>Alyssum alyssoides</u>	autógama	anual	-	3,4	80.40	Wiens 1984
2	<u>Alyssum damascenum</u>	autógama	anual	81.00	-	-	Boaz et al. 1990
3	<u>Alyssum desertorum</u>	autógama	anual	-	1,6	45.20	Wiens
4	<u>Alyssum minus</u>	autógama	anual	72.00	2.7	67.10	Boaz et al 1990 Wiens 1984
5	<u>Alyssum szwitsianum</u>	autógama	anual	-	1.3	30.00	Wiens 1984
6	<u>Arabidopsis thaliana</u>	autógama	anual	-	20.00	93.60	Wiens 1984
7	<u>Arabis perennanss</u>	xenógama	perenne	-	54.5	35.00	Wiens 1984
8	<u>Biscutella didyma</u>	autógama	-	71.00	-	-	Boaz et al. 1990
9	<u>Brassica campetris</u>	xenógama	anual	100.00	-	-	Sutherland & Delph 1984 Evans 1991
10	<u>Brassica nigra</u>	-	anual*	-	7.8	65.00	Uma Shaanker et al. 1988
11	<u>Brassica pekinensis</u>	-	anual*	96.00	-	-	Sutherland & Delph 1984
12	<u>Brassica tournefortii</u>	xenógama	-	49.00	-	-	Boaz et al 1990
13	<u>Cakile maritima</u>	-	anual	33.3	-	-	Boyd 1991 Boyd 1991†
14	<u>Camelina microcarpa</u>	autógama	anual	-	16.6	92.3	Wiens 1984
15	<u>Capsella bursa-pastoris</u>	autógama	anual	78.00	21.2	78.10	Boaz et al 1990 Wiens 1984
16	<u>Cardamine cordifolia</u>	xenógama	perenne	-	9.5	60.2	Wiens 1989 Louda 1984
17	<u>Cardamine hirsuta</u>	autógama	anual	69.00	22.9	86.6	Boaz et al 1990 Wiens 1984
18	<u>Cardamine pratensis</u>	-	perenne	48.00	-	-	Duggan 1985
19	<u>Cardaria draba</u>	autógama	perenne	-	1.7	82.5	Wiens 1984
20	<u>Carrichtera annua</u>	xenógama	anual	57.00	-	-	Boaz et al. 1990
21	<u>Clypeola jonthlaspi</u>	autógama	anual	77.00	-	-	Boaz et al 1990
22	<u>Coincya longirostra</u>	xenógama	perenne	100.00	17.00	-	Leadlay & Heywood 1990
23	<u>Coincya monensis</u>	xenógama	anual	81.83	19.83	22.71	Leadlay & Heywood 1990
24	<u>Coincya rupestris</u>	xenógama	perenne	65.00	10.00	19.00	Leadlay & Heywood 1990
25	<u>Diplotaxis erucoides</u>	xenógama	anual	64.00	-	-	Boaz et al 1990
26	<u>Diplotaxis viminea</u>	autógama	anual	83.00	-	-	Boaz et al 1990
27	<u>Draba cuneifolia</u>	autógama	anual	-	21.8	97.1	Wiens 1984
28	<u>Draba densifolia</u>	xenógama	leñosa	-	1.4	29.9	Wiens 1984
29	<u>Draba nemorosa</u>	autógama	anual	-	21.8	91.8	Wiens 1984

Historia natural de H. spinosa

#	Especie	sistema reprod.	hábito	Fr:Fl	N. semilla	S:O	Referencia
30	<u>Draba oligosperma</u>	xenógama	leñosa	-	4.1	41.5	Wiens 1984
31	<u>Draba verna</u>	autógama	anual	-	29.1	86.70	Wiens 1984
32	<u>Erophila minima</u>	autógama	anual	88.00	-	-	Boaz et al 1990
33	<u>Erophila verna</u>	autógama	anual	85.00	-	-	Boaz et al 1990
34	<u>Eruca sativa</u>	xenógama	anual	42.00	-	-	Boaz et al 1990
				98.00			Sutherland & Delph 1984
35	<u>Erucaria boveana</u>	xenógama	anual	50.00	-	-	Boaz et al 1990
36	<u>Erucaria hispanica</u>	xenógama	perenne	55.00	-	-	Boaz et al 1990
37	<u>Erysimun asperum</u>	xenógama	perenne	-	31.9	66.40	Wiens 1984
38	<u>Erysimun cheiranthoides</u>	autógama	anual	-	25.1	87.15	Nieto Feliner 1991
39	<u>Erysimun inconspicuum</u>	autógama	perenne	-	43.2	100.00	Nieto Feliner 1991
40	<u>Erysimun linifolium</u>	xenógama	perenne	-	2.5	5.16	Nieto feliner 1991
41	<u>Erysimun suffruticosum</u>	autógama	perenne	-	7.1	19.61	Nieto Feliner 1991
42	<u>Erysimun repandum</u>	autógama	anual	-	35.2	57.14	Nieto Feliner 1991
					71.9	92.90	Wiens 1984
43	<u>Hesperis matronalis</u>	-	anual	62.00	-	-	Ehrlén 1991
44	<u>Hirschfeldia incana</u>	xenógama	-	52.00	-	-	Boaz et al 1990
45	<u>Iberis umbellata</u>	-	perenne	87.5	-	-	Sutherland & Delph 1984
46	<u>Isatis lusitanica</u>	xenógama	-	73.00	-	-	Boaz et al 1990
47	<u>Leavenworthia alabamica</u>	-	anual	77.00	-	-	Sutherland & Delph 1984
48	<u>Leavenworthia crassa</u>	autógama	anual	61.00	-	-	Sutherland & Delph 1984
			anual	48.00	2.74	54.27	Lyons & Antonovics 1991
		xenógama	anual	25.00	1.86	36.69	Lyons & Antonovics 1991
49	<u>Leavenworthia exigria</u>	-	anual	76.00	-	-	Sutherland & Delph 1984
50	<u>Leavenworthia stylosa</u>	-	anual	55.00	-	-	Sutherland & Delph 1984
51	<u>Lepidium campestre</u>	autógama	anual	-	2.00	100.00	Wiens 1984
52	<u>Lepidium fremontii</u>	xenógama	perenne	-	1.20	61.40	Wiens 1984
53	<u>Lepidium latifolium</u>	autógama	perenne	-	1.10	55.80	Wiens 1984
54	<u>Lepidium montanum</u>	xenógama	perenne	-	1.40	68.00	Wiens 1984
55	<u>Lepidium perfoliatum</u>	autógama	anual	-	2.00	100.00	Wiens 1984
56	<u>Lepidium subulatum</u>	autógama	leñosa	91.9	1.15	57.5	inédito
57	<u>Lepidium virginicum</u>	autógama	anual	-	2.00	100.00	Wiens 1984
58	<u>Malcomia africana</u>	autógama	anual	-	65.7	87.5	Wiens 1984
59	<u>Malcomia crenulata</u>	xenógama	-	44.00	-	-	Boaz et al 1990
60	<u>Matthiola aspera</u>	xenógama	anual	55.00	-	-	Boaz et al 1990
61	<u>Moricandia moricandioides</u>	xenógama	perenne	41.4	38.09	72.4	inédito

Historia natural de H. spinosa

#	Especie	sistema reprod.	hábito	Fr:FI	N. semilla	S:O	Referencia
62	<u>Notoceras bicorne</u>	autógama	-	77.00	-	-	Boaz et al 1990
63	<u>Ochtodium aegyptiacum</u>	xenógama	-	34.00	-	-	Boaz et al 1990
64	<u>Raphanus raphanistrum</u>	xenógama	anual	86.5	4.33	65.16	Mazer 1987
				46.34	3.50		Snow 1987
				41.00			Boaz et al 1990
65	<u>Raphanus sativus</u>	xenógama	anual	-	5.50	55.00	Marshall 1991
				60.00	3.00		Marshall & Ellstrand 1986
					6.08	73.61	Marshall & Ellstrand 1988
66	<u>Rapistrum rugosum</u>	xenógama	-	48.00	-	-	Boaz et al 1990
67	<u>Reboudia pinnata</u>	xenógama	-	37.00			Boaz et al 1990
68	<u>Ricotia lunaria</u>	xenógama	-	61.00	-	-	Boaz et al 1990
69	<u>Sinapis alba</u>	xenógama	anual	73.00	-	-	Boaz et al 1990
70	<u>Sisymbrium altissimum</u>	autógama	anual	-	140.60	91.6	Wiens 1984
71	<u>Sisymbrium damascenum</u>	autógama	-	50.00	-	-	Boaz et al 1990
72	<u>Streptanthus bracteatus</u>	xenógama	anual	29.06	35.9		Dieringer 1991
73	<u>Thlaspi alpestre</u>	xenógama	perenne	-	3.30	41.80	Wiens 1984
74	<u>Thlaspi arvense</u>	autógama	anual	-	10.10	89.50	Wiens 1984
75	<u>Thlaspi perfoliatum</u>	autógama	anual	64.00	-	-	Boaz et al 1990

Apendice 1. Especies de crucíferas que han sido utilizadas en los análisis comparativos de producción de semillas y de frutos. Fr:FI es la proporción de flores que pasan a frutos, N. de semilla es el número de semillas por fruto, y S:O es la proporción de óvulos de cada fruto que pasa a semillas.

*INTERACCION ASIMETRICA ENTRE
LOS HERBIVOROS FLORALES Y
H. spinosa*

INTRODUCCION

El origen evolutivo de las relaciones planta-polinizador debemos buscarlo principalmente en interacciones antagónicas (Thompson 1982, Howe & Westley 1988). Los primeros insectos que pueden ser considerados como polinizadores acudían a las flores para comer polen y diversas estructuras florales, actuando en la mayoría de los casos como herbívoros florales en vez de como polinizadores genuinos (Creper & Friis 1987). Aún en la actualidad, muchas de las especies de visitantes florales actúan como herbívoros más que como mutualista, ya sea de forma esporádica, como es el caso de algunos sírfidos (Olesen & Warncke 1989), o de forma general, como ocurre en la mayoría de los ejemplos estudiado de polinización por coleóptero (Faegri & van der Pijl 1979). Con la información disponible, podemos suponer por tanto que la relación que se establece entre angiospermas y los insectos que se alimentan de flores es bastante antigua y puede considerarse un estado evolutivo anterior al establecimiento de la verdadera condición de entomofilia en las plantas.

Las flores constituyen un tipo de tejido vegetal muy nutritivo, con una alta concentración de azúcares y otros compuestos de alto valor metabólico, debido a que actúan como sumideros de nutrientes. Esto conlleva que la producción de flores sea una actividad energéticamente costosa para la planta, lo que incrementa la importancia de la pérdida de este tipo de tejido vegetal. Sin embargo, debido a que la función primordial de las flores consiste en transmitir a la siguiente generación, en forma de semilla, la información genética de la planta madre, la destrucción de flores por parte de los herbívoros normalmente acarrea una disminución en el éxito reproductivo femenino mayor que la pérdida de tejidos no reproductivo (Dirzo 1984, Hendrix 1989). Esta pérdida del potencial reproductor puede mostrarse de forma directa, mediante la eliminación de óvulos ingeridos por los herbívoros (Dirzo 1984), o de forma indirecta, mediante el efecto sobre la tasa de visita de polinizadores en plantas entomófilas (Marquis 1992b). Además, cuando los herbívoros florales se alimentan en plantas con flores hermafroditas, pueden afectar también a la adecuación masculina de la planta de una forma similar a como afectan a la adecuación femenina (Hendrix 1989). De hecho, Bertness et al (1992) han mostrado para tres especies de hierbas de marismas, Spartina alternifolia, S. patens y Distichlis spicata, que los herbívoros florales afectan a la producción de semillas de las plantas de forma directa, eliminando óvulos, e indirecta, alterando la expresión sexual de las plantas, reduciendo la proporción

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

de machos de la población y provocando un fenómeno de limitación de granos de polen a nivel poblacional.

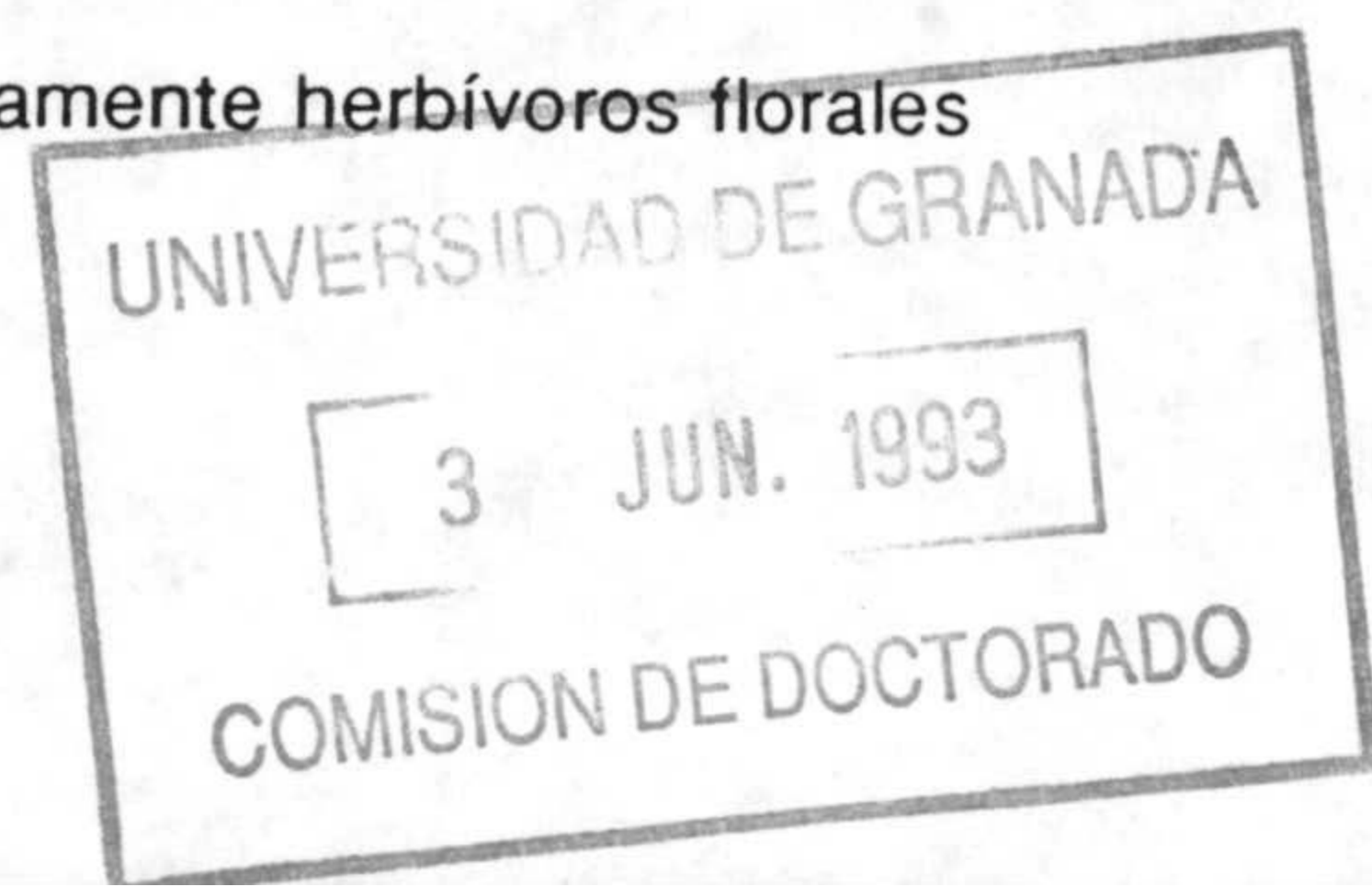
La importancia potencial que la herbivoría floral tiene sobre la reproducción de las plantas aumenta cuando tenemos en cuenta que esta interacción tiene lugar durante la floración, antes de que aparezcan la mayoría de las interacciones antagónicas que sufre una planta (granivoría, frugivoría, predación pre o postdispersiva de semillas, ...). De esta forma, el resultado de las interacciones que la planta mantendrá con otros organismos puede estar directamente condicionado por la magnitud de la interacción previamente mantenida con los herbívoros florales.

En el presente capítulo analizamos la interacción que aparece entre H. spinosa y el gremio de insectos herbívoros florales. Sólo consideramos a un insecto como herbívoro floral cuando elimina por completo la flor, destrozando tanto los estambres como el ovario y los óvulos contenidos en él. En la primera parte describimos brevemente las especies de insectos que se alimentan de flores de la planta estudiada. En la segunda parte, analizamos el efecto que tiene la acción de estos insectos sobre el éxito reproductivo femenino de H. spinosa.

Historia natural de los insectos comedores de flores de H. spinosa

Durante los cinco años que duró el estudio, hemos observado un total de 13 especies de insectos comiendo en las flores de H. spinosa (Tabla 1), de las cuales la mayoría fueron coleópteros. Sin embargo, sólo cuatro de ellas, Timarcha lugens (Chrysomelidae), Pimelia monticola (Tenebrionidae), Oekitoides febretta (Psychidae) y Baetica ustulata (Tettigonidae), actuaron como verdaderos herbívoros florales de H. spinosa, eliminando la flor completamente mientras comían. Por el contrario, el daño inferido por las restantes especies se limitaba en la mayoría de los casos a la parte masculina de las flores, principalmente los sacos polínicos. Esto originaba que los insectos quedaran impregnados de polen durante su actividad de alimentación, actuando más como posibles polinizadores que como herbívoros de la planta (Gómez 1991).

Curiosamente, entre los coleópteros observados en las flores de la planta estudiada, aparece una diferencia significativa en el tamaño del cuerpo de los individuos con respecto a su comportamiento alimenticio (Fig 1), de tal forma que las especies genuinamente herbívoros florales



Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

fueron significativamente mayores que las especies que no destrozaron el ovario floral mientras comían ($U=0.01$, $p=0.03$, prueba de Mann-Whitney).

ESPECIE	FAMILIA
COLEOPTERA	
<u>Axinotarsus varius</u>	Malachidae
<u>Attalus tristis</u>	Malachidae
<u>Malachius laticollis</u>	Malachidae
<u>Allotarsus baduii</u>	Dasytidae
<u>Aplocnemus andalusiacus</u>	Dasytidae
<u>Labidostomus nevadensis</u>	Chrysomelidae
<u>Heliotarsus ruficollis</u>	Alleculidae
<u>Proctenius granatensis</u>	Alleculidae
<u>Mylabris escutellata</u>	Meloidae
<u>Timarcha lugens</u>	Chrysomelidae
<u>Pimelia monticola</u>	Tenebrionidae
LEPIDOPTERA	
<u>Oekitoides febretta</u>	Psychidae
ORTOPTERA	
<u>Baetica ustulata</u>	Tettigonidae

Tabla 1. Especies de insectos observados durante la realización del estudio (años 1988-1992) alimentándose de flores de Hormathophylla spinosa.

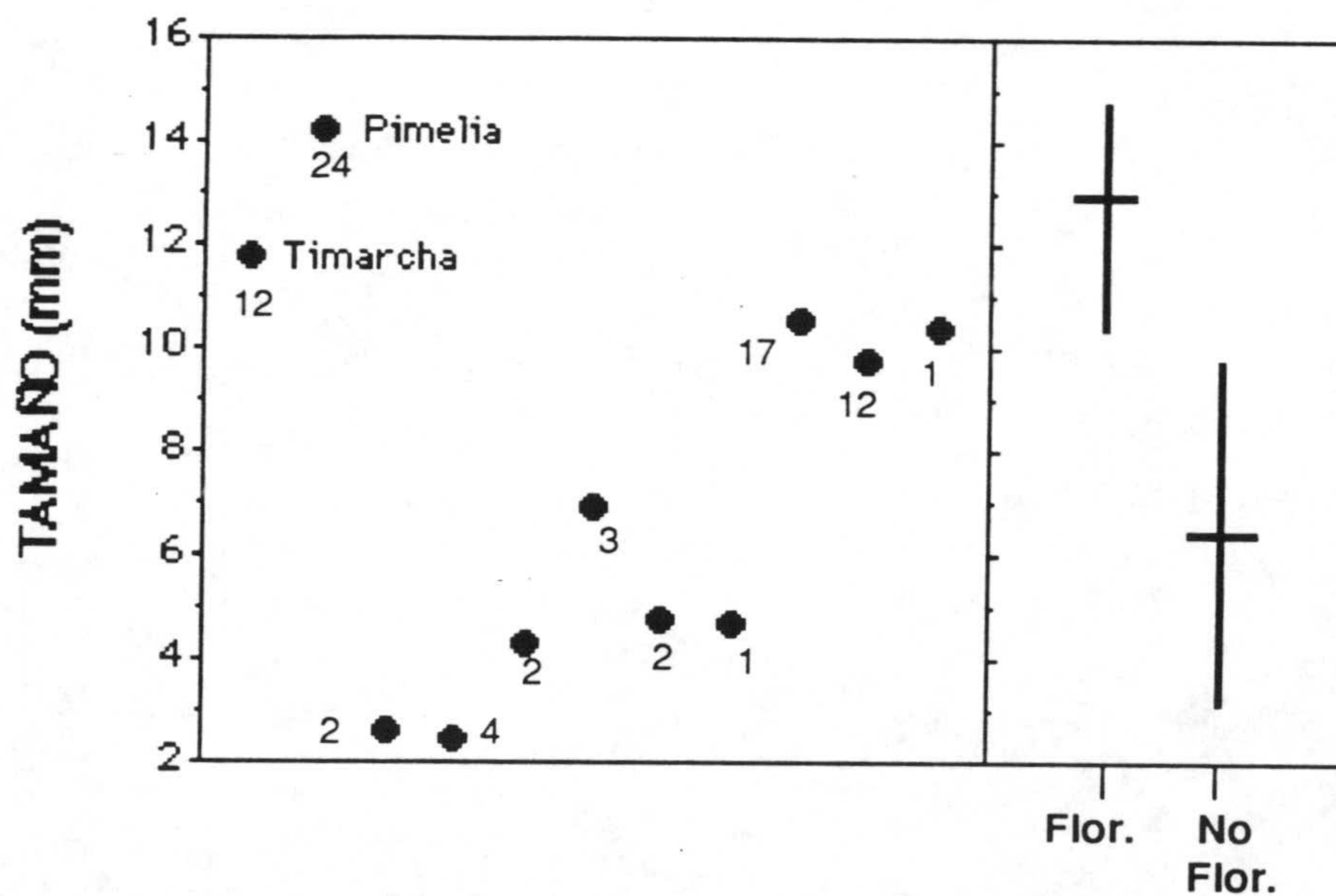


Figura 1. Tamaño en milímetro de todas las especies de coleópteros observados alimentándose en las flores de H. spinosa. A la derecha se muestra la media (\pm SD) del tamaño de las especies herbívoros florales (Flor.) y de las que no lo fueron (No Flor.). Los números junto a cada punto se refieren al tamaño de muestra para cada especie

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

Timarcha lugens (Timarcha en lo sucesivo) pertenece a una familia de insectos altamente especializada como herbívoros (Futuyma 1983, 1989, 1991), que contiene especies que han evolucionado en íntima asociación con sus plantas huéspedes. Timarcha mide aproximadamente 12 milímetro de longitud, y en su fase adulta sólo lo hemos observado alimentándose de flores de H. spinosa, aunque probablemente cuando la floración de las plantas ha pasado puede alimentarse de sus frutos. Las larvas, de color verde metálico y de tamaño similar al del imago, han sido observadas muy esporádicamente (24 individuos en los cinco años de estudio), siempre al principio del verano, alimentándose de hojas de H. spinosa. En este período, antes incluso de que las plantas huéspedes hayan formado las primordios florales, se pueden ver imagos y larvas de Timarcha sobre las plantas. Durante esta época la totalidad de los adultos están copulando. Estos hechos nos llevan a imaginar el siguiente ciclo de vida para Timarcha en Sierra Nevada: Las larvas, que posiblemente han pasado el invierno en diapausa, salen inmediatamente después de que se retiren las nieves. Se desarrollan durante el principio de verano, y a mediados o final de éste emergen como adultos. Al llegar el final de verano, estos adultos posiblemente vírgenes entran en diapausa, y salen de nuevo al principio del verano siguiente. Inmediatamente después de salir, copulan, y las hembras depositan la puesta. Las larvas emergen a mediados de verano y se desarrollan durante esta temporada, posiblemente alimentándose de raíces debajo de tierra. Con el tamaño definitivo entran en diapausa durante el invierno, para salir el año siguiente, pupar y completar el ciclo. De esta forma, durante el único período en el que se pueden ver imagos y larvas juntas sobre H. spinosa es al principio de verano. El ciclo que acabamos de describir, aunque bastante plausible, sólo es una inferencia construida a partir de pocos datos, por lo que posiblemente adolezca de bastantes errores.

Pimelia monticola (Pimelia en lo sucesivo) posee unos hábitos tróficos mucho menos especializados que la especie anterior, carácter bastante común a las especies de tenebriónidos (Allsopp 1980). Nosotros hemos observado a esta especie alimentándose en la hojarasca producida debajo de plantas como Genista baetica, Juniperus communis, Thymus serpyllodes o Arenaria pogens, así como en plantas de pastizal como Festuca indigesta, Phoa, Bromus, o hierbas como Plantago etc.. Los adultos copulan también al principio del verano, produciéndose una explosión demográfica durante este período que dura aproximadamente hasta mediados del verano.

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

Oekitoides febretta (Oekitoides en lo sucesivo) es una mariposa que actúa como herbívoro floral de H. spinosa durante su estado larvario. Debido a su escasa abundancia, no podemos adelantar muchos datos sobre su biología general. Durante el período de estudio sólo ha sido observado comiendo sobre plantas de H. spinosa. Baetica ustulata (Baetica en lo sucesivo) es un saltamontes áptero endémico de las zonas altas de Sierra Nevada. Ha sido observado mucho menos frecuentemente que las especies anteriores, por lo que tampoco podemos conocer mucho de su ciclo de vida.

MATERIAL Y METODOS

1) Abundancia de los diversas especies de insectos florícolas

El método utilizado para determinar la abundancia de las distintas especies de insectos florícolas consistió en realizar itinerarios de censos desde el amanecer al atardecer en cada una de las tres poblaciones de H. spinosa. En estos censos registrábamos durante un minuto todos los insectos que se alimentaban de las flores de cada planta marcada (Gómez 1991). De este forma, cada itinerario corresponden a 40 minutos en la población A (ya que hay 40 plantas marcadas en esa población) y 20 minutos de observación neta en las restantes poblaciones. En total realizamos durante los cuatro años de estudio 262 itinerarios de censos, lo que corresponden a 5240 minutos de observación neta. Sólo consideramos herbívoro floral aquellos individuos que destrozaban la flor, tanto la parte masculina como la femenina, cuando se alimentaban en ella. Generalmente, las especies consideradas herbívoras cortaban el escapo floral, ingiriendo a continuación la totalidad de la flor. La abundancia de insectos florícolas se expresa en número de individuos de cada especie por 20 minutos de observación (en lo sucesivo, número de individuos por censo).

2) Mosaico espacio-temporal en herbivoría floral

El daño provocado por los herbívoros florales en H. spinosa fué estudiado durante el período 1988-1991. En los tres primeros años cuantificamos el efecto de los insectos en 40 plantas marcadas y distribuidas de la siguiente forma: 20 plantas en la población A, 10 en cada una de las subpoblaciones, y 10 plantas en cada una de las dos restantes poblaciones estudiadas. Durante estos años siempre se

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

estudió la herbivoría en los mismos pies de planta. En 1991 también estudiamos la interacción en 40 plantas, de las cuales 20 estaban en la población B y 20 en la población C. Para analizar el efecto de los insectos florícolas, cada año marcamos al principio del período de floración cinco inflorescencias de cada una de las 40 plantas escogidas, anotando el número de capullos florales que tenían (Ver Capítulo I). Cada tres o cuatro días, desde el día del marcaje hasta la fase de formación de frutos, censábamos las inflorescencias marcadas para cuantificar la pérdida de flores debida a los insectos florícolas. Consideramos que una flor había sido eliminada por insectos cuando aparecía el escapo de la flor cortado justo debajo de la base de la corola. Pudimos distinguir estas flores de las que caían espontáneamente al suelo sin formar frutos debido a que estas últimas se secaban en la inflorescencia cayendo posteriormente sin desprenderse del escapo floral. Observaciones adicionales del comportamiento alimenticio de las cuatro especies de insectos que aparecieron usualmente comiendo flores de H. spinosa sirvieron para ajustar este criterio. Debido a este diseño de muestreo, con plantas marcadas en distintas poblaciones y seguidas durante varios años, pudimos estudiar la intensidad de herbivoría provocada por insectos así como su variabilidad espacio-temporal.

Para la comparación espacio-temporal de la herbivoría provocada por los insectos florícolas usamos análisis de varianza paramétricos de una vía, previa transformación de los datos según el arcoseno de la raíz cuadrada, debido a que el tamaño de muestras era similar para cada grupo y siempre superior a 30 (Sokal & Rohlf 1981). Utilizamos un modelo III de suma de cuadrados a consecuencia de la naturaleza no balanceada de los datos (Herrera 1991). Sin embargo, algunos autores han desaconsejado el empleo del estadístico F para la cuantificación de la variabilidad entre poblaciones de datos (Van Valen 1979, Herrera 1990b). Por ello, hemos utilizado adicionalmente la prueba de Levene para variación relativa, que es un estadístico que, mediante la contrastación de los coeficientes de variación, analiza de forma específica diferencias en la variabilidad de los datos (Van Valen 1979). Para poder llevar a cabo esta prueba, con cada población de datos tenemos que crear una nueva variable de la forma:

$$y_i = |x_i - \bar{x}| / \bar{x}$$

donde "x" es la media poblacional de la variable original, " x_i " son los valores de la variable original y " y_i " son los valores de la variable transformada. A continuación, esta nueva población de datos se contrasta según una F de Snedecor (Van Valen 1979).

Para ver qué grupo originaba las diferencias globales obtenidas en los análisis estadísticos anteriores, las medias de cada grupo fueron constraídas a posteriori mediante la prueba de Tukey-Kramer, cuando el tamaño de muestra de los grupos considerados fué el mismo, y mediante la prueba de Scheffe cuando dichos grupos fueron de diferente tamaño muestral (Zar 1984).

3) Correlatos ecológicos entre los caracteres de las plantas y la presión de herbivoría floral

Para ver qué rasgos de las plantas se correlacionaba con el nivel de herbivoría floral, cada una de ellas fué caracterizada según unos determinados párametros. En general, consideramos dos grandes grupos de rasgos en cada planta. El primer grupo, denominado variables morfológicas, está constituido por los rasgos morfológicos de la planta que pueden afectar a la alimentación de los herbívoros florales, y son básicamente el tamaño de la planta, la densidad de inflorescencias en cada planta, el número de flores por inflorescencia, la distancia a la planta conespecífica más cercana y la distancia promedio a los tres conespecíficos más cercanos. El tamaño de cada planta marcada lo obtuvimos midiendo la longitud de su eje mayor y de su eje menor, considerando que la forma global de esta especie se aproxima de forma adecuada a una elipse (Gómez 1991). Normalmente, como correlato utilizamos exclusivamente la longitud del eje mayor de cada planta. La densidad de inflorescencia por planta la estimamos contando en cada planta el número de inflorescencia que habían en cinco cuadrados de 36 cm². El número promedio de flores en cada inflorescencia la hallamos contando el número de ellas que había en 10 inflorescencia por planta. Midiendo en centímetro la distancia existente entre cada planta marcada y los tres conespecíficos más cercanos, pudimos hallar la distancia al vecino más cercano así como la distancia promedio a los tres conespecíficos más cercanos.

El segundo grupo de rasgos fenotípicos de las plantas lo constituyen los caracteres fenológicos de floración, y son la duración, la sincronía, y la fecha del pico de floración. Para ello, cada tres días, desde el inicio hasta el final de la floración estimamos el porcentaje de superficie de los

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

individuos marcados que estaban cubiertas por flores (Motten 1983). Los datos se tomaron sólo semicuantitativamente, de acuerdo a una escala de valores asignados según la proporción de la cosecha de capullos abiertas en un momento dado: 1/4, menos del 25%, 2/4, entre el 25 y el 50%, 3/4, entre el 50 y el 75%, y 4/4, más del 75% (Jordano 1984, Gómez 1991). La duración de la floración es el período en días en el que cada individuo marcado tenía al menos una flor abierta. La fecha del pico de floración de cada individuo se halló utilizando el método de Schuster et al (1989) para las plantas de alta montaña, que considera esta fecha como el número de días ocurridos desde el 1 de Junio hasta el día de máxima floración de cada planta. Este método tiene la ventaja de convertir este parámetro en una variable estadísticamente continua. La sincronía de floración individual, según el método de Augspurger (1983), es una medida compuesta por el solapamiento en días de la floración de un individuo particular con el resto de los individuos que componen la población. Se calcula de la siguiente manera:

$$X_{ij} = (1/n-1) (1/f_i) \sum e_{j \neq i}$$

e_j = número de días en que los individuos j e i florecieron

sincrónicamente

f_i = número de días en que floreció el individuo i

n = número de individuos que componen la población

La elección de los rasgos que supuestamente pueden influir en la diferencia entre plantas en herbivoría se hizo de acuerdo a criterios bibliográficos (Augspurger 1981, Crawley 1983, J. Herrera 1991, Hunter 1992) así como a criterios post hoc resultantes de la observación del comportamiento de alimentación de los insectos herbívoros. La importancia relativa de cada variable independiente en explicar la variación en la proporción de frutos comidos por los insectos florícolas ha sido analizada mediante análisis de regresión múltiple, previa transformación logarítmica de los datos (Edwards 1985), escogiendo como resultado más ajustado el que provea la ecuación con mayor valor de r (Price et al 1987).

Para ver como afectaba el sustrato sobre el que crecían las plantas a la herbivoría floral, a cada pie de planta marcado se le determinó dicho sustrato. Los sustratos diferenciados han sido roca desnuda, canchal y suelo bien formado. El análisis se efectuó comparando la diferencia entre grupos en herbivoría mediante un análisis de varianza de una vía con error tipo III, después de haber combinado los datos de los cuatro años para cada planta marcada. Sin embargo, debido a que la abundancia de plantas creciendo sobre cada sustrato varía entre poblaciones (Gómez 1991), realizamos adicionalmente un análisis de varianza aleatorizado de bloques completos (Dowdy & Wearden 1985), considerando como fuentes de variación principal el sustrato donde crecía la planta y como fuente de variación externa la altitud. En ambos análisis, transformamos la variable según el arcoseno de la raíz cuadrada (Sokal & Rohlf 1981).

4) Influencia de la herbivoría floral en el éxito reproductivo de las plantas

Los componentes del éxito reproductivo de H. spinosa que fueron analizados en relación con la intensidad de herbivoría floral fueron la proporción de flores que producen frutos maduros hasta la etapa de dispersión (producción de frutos, en lo sucesivo), y la fertilidad femenina. Ambos componentes fueron hallados en las 40 plantas utilizadas para estudiar la magnitud de herbivoría floral y el mosaico espacio-temporal, mediante el marcaje en cada una de ellas de cinco inflorescencias elegidas al azar (ver Capítulo I).

Los análisis estadístico utilizados para estudiar la variabilidad entre plantas en los componentes del éxito reproductivo dependiendo de la magnitud de herbivoría floral que padecieron han sido de naturaleza tanto paramétrica como no paramétrica. El test paramétrico utilizado ha sido una regresión simple lineal, para lo cual transformamos las variables expresadas en tanto por uno como el arcoseno de la raíz cuadrada y el resto de las variables como $\log(x+1)$. Para poder tener en cuenta posibles relaciones paramétricas no lineales entre la herbivoría floral y los componentes del éxito reproductivo, efectuamos para cada año regresiones polinomiales que oscilaron entre de orden 2 y de orden 9 y que no generasen fenómenos de multicolinealidad entre las variables independientes consideradas. Supusimos que una regresión no lineal se ajustaba mejor a los datos cuando, siendo significativa, explicaba más variabilidad de la variable dependiente que la regresión lineal y cuando al menos una de las variables independientes exponenciales adquirían un valor de *t* de Student

significativo (Edwards 1985). El test no paramétrico, una correlación de rangos de Spearman, se usó para poder contrastar los resultados eliminando las suposiciones de normalidad, homocedasticidad y aditividad.

Para ver si la influencia de los insectos herbívoros florales sobre la pérdida de frutos cambiaba con la altitud hemos realizado un contraste de regresiones entre poblaciones. Debido a que la identidad taxonómica de estos herbívoros cambia entre poblaciones (ver abajo), estos análisis sirven para ver si el efecto de la herbivoría floral sobre la producción neta de las plantas depende de la especie de insecto que provoque las pérdidas de flores. Para ello, hemos llevado a cabo un análisis de covarianza aditivo de una vía con término de interacción, introduciendo como tratamiento la población a la que pertenecía cada planta y como covariante la herbivoría floral sufrida por cada planta. Según este modelo, debemos rechazar la hipótesis nula de que la herbivoría floral se comporta de la misma manera entre población (es decir, que las pendientes de las rectas de regresión son iguales) si el término de interacción aparece significativo después de un contraste mediante un F de Snedecor (Dowdy & Wearden 1985). Hemos utilizado un modelo con suma de cuadrados tipo III debido a la presencia mixta de variables con efectos fijos y variables con efectos no determinados, además de a la naturaleza no balanceada de los datos (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

1) Abundancia de insectos florícolas

Hubo diferencia significativa entre especies en la abundancia de individuos por censo ($F=20.979$, $gl=4,976$, $p=0.0001$). De las cuatro especies de insectos observados, Timarcha fue el herbívoro florícola más abundante, con 0.429 ± 1.052 (media \pm SD) individuos por censo ($n=261$), seguido por Pimelia con $(0.010 \pm 0.163$ individuos ($n=261$), Oekitoides con 0.008 ± 0.012 ($n=261$) y por último Baetica con 0.004 ± 0.268 ($n=261$). Como observamos en la figura 1, encontramos una fuerte variabilidad entre poblaciones de plantas en las especies de insectos que se alimentaron de flores de H. spinosa. Por ejemplo, Pimelia y Oekitoides sólo fueron observadas en las plantas marcadas de la población A, Baetica en las de la población C y Timarcha en las plantas de la población B y C (Fig 2).

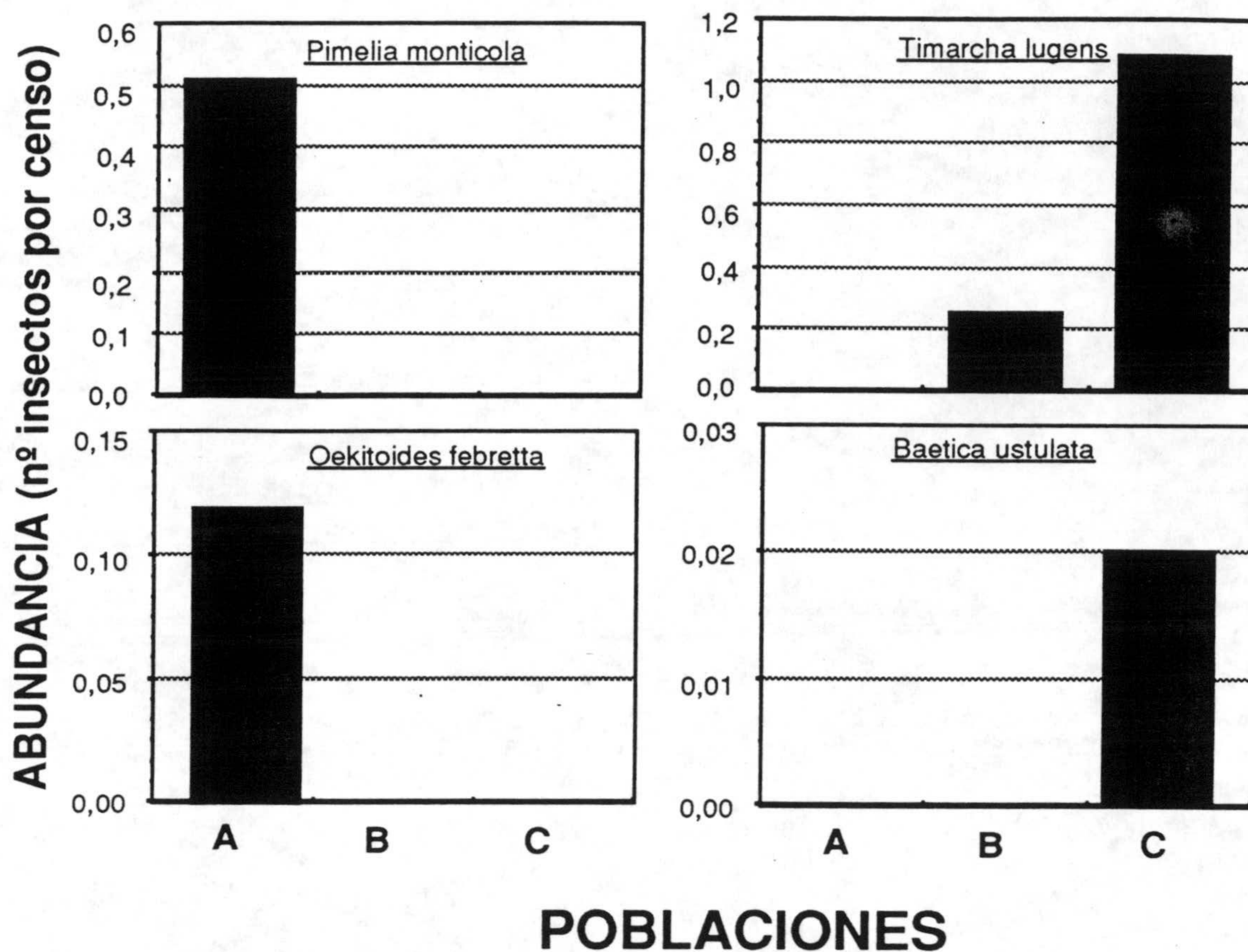


Figura 2. Diferencia interpoblacional en la abundancia de las cuatro especies de insectos observados alimentándose de las flores de *H. spinosa*, expresada como número de insectos por censo.

2) Mosaico espacio-temporal en la herbivoría floral

En conjunto, los herbívoros florales sólo eliminaron como promedio el 2% de los capullos florales producidos por *H. spinosa* durante los cuatro años estudiados y en las tres poblaciones consideradas (Media \pm SD= 0.019 \pm 0.031). Sin embargo, no todas las plantas sufrieron el mismo nivel de herbivoría, existiendo una alta proporción de plantas que no sufrieron ningún porcentaje de herbivoría (50%; Fig 3). Por esta razón, la distribución de pérdida de flores producida por los insectos es leptocúrtica (curtosis=15.214) y está sesgada a la izquierda (sesgo=3.264).

Cuando consideramos todas las plantas mezcladas, observamos diferencia interanual significativa en la presión de herbivoría floral promedio (F=6.736, gl=3, 155, p=0.0003, ANOVA de una vía), oscilando entre el 3.2% en 1990 y el 0.9% en 1988 (Tabla 2). También existió diferencia interanual en la variabilidad en herbivoría floral (F=4.142, gl=3, 155, p=0.0074; prueba de Levene

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

para variación relativa), como lo muestran los valores de los coeficientes de variación para cada año (Tabla 2). Todos los años, las distribuciones generadas por la herbivoría floral fueron leptocúrtica ($C > 0$) y estuvieron sesgadas a la izquierda ($S > 0$).

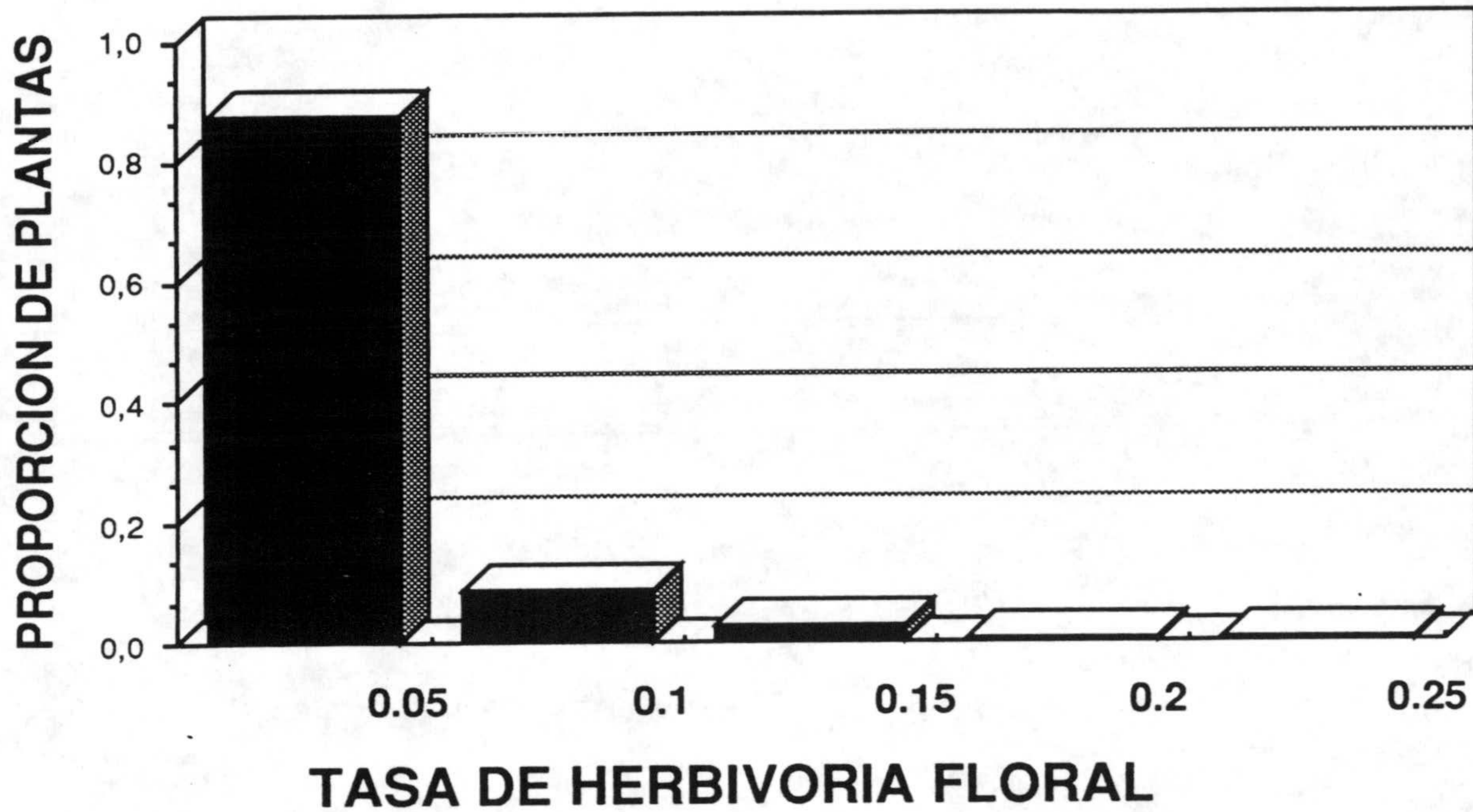


Figura 3: Distribución de frecuencias de la tasa de herbivoría floral (expresada como porcentaje de capullos florales comidos por los insectos florícolas). N=159 plantas.

Año	N	media	SD	SE	Forma	CV
1988	40	0.009 ^{a,c}	0.019	0.003	C=10.98 S=3.15	224.019 ^a
1989	40	0.021 ^b	0.025	0.004	C=4.43 S=1.96	121.213 ^b
1990	40	0.032 ^b	0.042	0.007	C=10.24 S=2.77	129.375 ^c
1991	39	0.016 ^c	0.030	0.005	C=16.52 S=3.74	195.490 ^c

Tabla 2. Diferencia entre años en la presión de herbivoría floral, expresada como la proporción de capullos florales marcados que fueron consumidos por los insectos florícolas. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación estandar, SE es el error estandar, C es el coeficiente de curtosis, S es el sesgo y CV es el coeficiente de variación. Las medias y los coeficientes de variación seguidos por diferentes letras son estadísticamente distintos según la F de Tukey-Kramer a $p < 0.05$.

Sin embargo, no hubo diferencia ni en el número promedio de flores comidas por los insectos dependiendo de la población a la que perteneciera cada planta ($F=1.192$, $gl=2,156$, $p=0.3064$, ANOVA de una vía, Tabla 3), ni en la variabilidad entre plantas dentro de cada población en la presión de herbivoría ($F=2.849$, $gl=2,156$, $p=0.0609$, Prueba de Levene para variación relativa). Las

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

distribuciones halladas para cada población tuvieron de nuevo formas similares, con coeficientes de sesgo y curtosis positivos.

Población	N	media	SD	SE	Forma	CV
A	60	0.016	0.025	0.003	C=3.61 S=1.89	153.008
B	49	0.022	0.035	0.005	C=22.87 S=4.31	156.560
C	50	0.020	0.034	0.005	C=6.78 S=2.49	171.721

Tabla 3. Diferencia entre poblaciones en la presión de herbivoría floral, expresada como la proporción de capullos florales marcados que fueron consumidos por los insectos florales. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación estandar, SE es el error estandar, C es el coeficiente de curtosis, S es el sesgo y CV es el coeficiente de variación.

	F	R ²	β	SE	t
1988	0.778	0.020			
Densidad			0.060	0.100	0.543
Tam. Planta			-0.324	0.187	0.873
1º vecino			0.000	0.001	0.354
Vecino med			0.001	0.001	0.562
1989	0.770	0.026			
Densidad			-0.070	0.110	0.631
Nº frutos			-0.127	0.195	0.650
Tam. Planta			0.143	0.101	1.412
1º vecino			0.001	0.001	0.318
Vecino med			0.001	0.001	0.336
1990	1.546	0.120			
Densidad			0.021	0.013	1.593
Nº frutos			-0.513	0.287	1.788
Tam. Planta			-0.092	0.169	0.545
1º vecino			-0.005	0.001	1.130
Vecino med			0.001	0.001	0.269
1991	0.625	0.0451			
Densidad			0.062	0.098	0.633
Nº frutos			-0.308	0.207	1.491
Tam. Planta			0.004	0.096	0.633
1º vecino			0.001	0.001	0.435
Vecino med			0.633	0.001	0.633

Tabla 4. Sumario de las regresiones múltiples realizadas cada año entre las variables morfológicas y la intensidad de herbivoría floral. "Densidad" es la densidad de inflorescencias en cada planta, "Nº frutos" es el número promedio de flores en cada inflorescencia, "Tam. planta" es el tamaño de cada planta, "1º vecino" es la distancia en centímetros al conoespecífico más cercano, y "Vecino med" es el promedio de las distancias de los tres conoespecíficos más cercanos. F es el valor de la F de Snedecor para el modelo multivariante cada año, y R² es el coeficiente de determinación múltiple. β es el coeficiente de regresión parcial para cada variable independiente y año, SE es su error típico y t es la t de Student utilizada para contrastar estadísticamente cada coeficiente de regresión parcial. N=40 plantas cada año.

3) Correlatos ecológicos entre los caracteres de las plantas y la presión de herbivoría floral

Las variables morfológicas no explicaron ningún año más del 12% de la variabilidad entre plantas en herbivoría floral. De hecho, los modelo de regresión no se correlacionaron significativamente con esta variable dependiente en ninguno de los cuatro años en los que duró el estudio (Tabla 4).

Los modelo de regresión múltiple construido con las variables fenológicas tampoco se correlacionaron significativamente con la herbivoría floral ninguno de los años analizados (Tabla 5), explicando siempre menos del 11% de su variabilidad (Tabla 5). Tan sólo en 1991 el modelo global de regresión fué marginalmente significativo ($F=2.53$, $p=0.073$).

	F	R ²	β	SE	t
1988	1.769	0.068			
Sincronía			0.218	0.173	1.245
Duración			-0.035	0.197	0.156
Fecha			-0.387	0.187	0.170
1989	1.449	0.034			
Sincronía			0.219	0.174	1.254
Duración			-0.029	0.196	0.146
Fecha			0.068	0.188	0.361
1990	1.599	0.041			
Sincronía			-0.129	0.096	1.337
Duración			0.218	0.214	1.022
Fecha			-0.201	0.170	1.183
1991	2.530*	0.108			
Sincronía			0.144	0.142	1.010
Duración			-0.175	0.340	0.513
Fecha			-0.397	0.374	1.063

Tabla 5. Sumario de las regresiones múltiples realizadas cada año entre las variables fenológicas de floración y la intensidad de herbivoría floral. F es el valor de la F de Snedecor para el modelo multivariante cada año, y R² es el coeficiente de determinación múltiple. β es el coeficiente de regresión parcial para cada variable independiente y año, SE es su error estandar y t es la t de Student utilizada para contrastar estadísticamente cada coeficiente de regresión parcial. * $p<0.10$. N=40 plantas cada año.

El sustrato sobre el crecían las plantas marcadas tampoco se correlacionó significativamente con la magnitud de herbivoría floral padecida por las plantas marcadas. Como muestra el análisis de varianza aleatorizado con bloques completo, la varianza global de la herbivoría explicada por el sustrato

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

fué aproximadamente 1.9% ($R^2=0.019$), no estando el modelo global relacionado significativamente con la variable dependiente ($F=1.250$, $gl=3,35$, $p=0.3066$; Tabla 6).

Fuentes de variación	df	SS	MS	F	p
Sustrato	2	0.008	0.008	0.784	0.3819
Población	1	0.015	0.007	0.713	0.4970
Residuales	35	0.361	0.010		

Tabla 6. Resultado del análisis de varianza aleatorizado con bloques completos sobre la presión de herbivoría por insectos florícolas. Se muestran los grados de libertad (DF), la suma de cuadrados (SS), la media de cuadrados (MS), el valor del test de la F de Snedecor (F) y su nivel de significación (p) para cada una de las fuentes de variación. La fuente de variación principal es el sustrato, y la fuente externa es la población.

4) Relación entre la magnitud de herbivoría floral y el éxito reproductivo de las plantas

No hemos encontrado una relación consistentemente significativa entre la herbivoría producida por los insectos florícolas en cada planta y el porcentaje de flores inicialmente marcadas que produjeron frutos en dichas plantas los cuatro años en que fué analizado este parámetro (Tabla 7). Tan sólo en 1988 y en 1991 las plantas más atacadas por los herbívoros florales tuvieron, al contrario de lo esperado, significativamente una mayor producción de frutos, aunque el modelo general de regresión explicó menos del 8% de la variabilidad entre plantas en la producción de frutos. En ningún año obtuvimos un modelo de regresión polinomial de orden superior a 1 significativo, por lo que sólo mostramos el resultado de las regresiones lineales.

	N	R ²	Int.	b	Err St.	t	p	r _s	p
1988	40	0.077	1.709	1.709	0.829	2.06	0.046	0.323	0.044
1989	40	0.019	0.358	0.358	0.271	1.32	0.194	0.225	0.160
1990	40	0.026	0.022	0.022	0.343	0.06	0.949	0.033	0.836
1991	40	0.072	0.823	0.823	0.415	1.98	0.054	0.329	0.043

Tabla 7. Sumario del análisis de regresión lineal simple y la correlación de rangos de Serman para cada año entre la intensidad de herbivoría floral y la proporción de flores produciendo frutos de cada planta. N es el número de plantas analizadas, R² es la correlación del modelo paramétrico, Int. es el intercepto, b es el coeficiente de regresión ó pendiente, Err St. es el error típico del coeficiente de regresión, t es la t de Student utilizada para hallar la significación del coeficiente de regresión, p es el nivel de significación y r_s es el valor del coeficiente de correlación de Serman.

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

El efecto de los insectos florícolas sobre la producción neta de semillas de cada planta (fertilidad femenina) fué incongruente. En 1989 sólo el análisis no paramétrico registró asociación significativa entre estas dos variables. En 1990 ninguna prueba, paramétrica o no, fué significativa, mientras que en 1991 ambas pruebas fueron marginalmente significativa (Tabla 8). Todos los años la relación existente entre magnitud de herbivoría floral y producción neta de semillas fué positiva, de tal forma que las plantas más herbivorizadas fueron las que produjeron más semillas.

	N	R ²	Int.	b	Err St.	t	p	r _s	p
1989	40	0.023	0.140	0.140	0.102	1.37	0.1799	0.342	0.037
1990	40	0.026	0.196	0.001	0.202	0.05	0.9601	-0.002	0.990
1991	40	0.057	0.327	0.327	0.180	1.82	0.0774	0.298	0.066

Tabla 8. Sumario del análisis de regresión lineal simple y la correlación de rangos de Spearman para cada año entre la intensidad de herbivoría floral y la fertilidad femenina de cada planta. N es el número de plantas analizadas, R² es la correlación del modelo paramétrico, Int. es el intercepto, b es el coeficiente de regresión ó pendiente, Err St. es el error típico del coeficiente de regresión, t es la t de Student utilizada para hallar la significación del coeficiente de regresión, p es el nivel de significación y r_s es el valor del coeficiente de correlación de Spearman.

Fuentes de variación	gl	SS	MS	F	Signif.
1988					
Población (A)	2	4.695	2.347	48.832	0.0001
Herbivoría (B)	1	0.096	0.096	1.993	0.1671
A * B	2	0.284	0.146	2.953	0.0657
Residuales	34	1.634	0.048		
1989					
Población (A)	2	0.083	0.028	0.449	0.7200
Herbivoría (B)	1	0.079	0.079	1.295	0.2635
A * B	2	0.035	0.012	0.190	0.9025
Residuales	34	1.963	0.061		
1990					
Población (A)	2	0.175	0.058	1.083	0.3703
Herbivoría (B)	1	0.009	0.009	0.168	0.6843
A * B	2	0.285	0.095	1.767	0.1733
Residuales	34	1.723	0.054		
1991					
Población (A)	1	1.146	1.146	29.336	0.0001
Herbivoría (B)	1	0.006	0.006	0.148	0.7031
A * B	1	0.317	0.317	8.115	0.0073
Residuales	32	1.367	0.039		

Tabla 9. Resultados de los ANCOVAs realizados para cada año de estudio, utilizando como tratamiento la población y como covariante la herbivoría floral, sobre la producción de fruto de las plantas. "gl" son los grados de libertad de cada fuente de variación, "SS" es la suma de cuadrados, "MS" es la media de cuadrado, "F" es el valor de la F de Snedecor y "Signif." es su nivel de significación estadística.

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

Los análisis de covarianza reflejan que en general la relación entre la herbivoría floral sobre la producción de frutos de las plantas no varió entre poblaciones. De hecho, sólo en 1991 el término de interacción del análisis fué significativo (Tabla 9). Por lo tanto, podemos suponer que las distintas especies de insectos provocan un efecto similar sobre la cosecha de frutos.

DISCUSION

La herbivoría floral, a diferencia de la herbivoría foliar, afecta directamente al éxito reproductivo de las plantas (Marquis 1992b). De hecho, en algunas especies vegetales la herbivoría floral puede llegar a suponer una fuente importante de pérdida en el número total de semillas producidas por las plantas atacadas (Heithaus et al 1982, Kinsman & Platt 1984, Hendrix 1984, Bertness et al 1987, Hendrix & Trapp 1989, Petterson 1991; pero ver Hendrix 1989), mientras en otras especies la eliminación de flores por insectos puede provocar cambios en la expresión sexual y limitar de forma severa la producción global de polen (Hendrix & Trapp 1981, Bertness & Shumway 1992, Muenchow & Delesalle 1992). Incluso, cuando los herbívoros florales no provocan pérdidas notables en la producción de semillas, al menos obligan a la planta huésped a desarrollar respuestas de escape, lo que da una idea de la importancia de los herbívoros florales (Hendrix 1979). Sin embargo, a pesar de que H. spinosa exhibe una gran cantidad de flores fácilmente accesibles a los insectos, los resultados muestran que aparentemente la herbivoría floral no es un factor que limite con intensidad el éxito reproductivo de esta especie vegetal. En primer lugar, el gremio de herbívoros florales es muy poco diverso. A pesar de que durante el período de estudio encontramos varias especies que produjeran algún daño en la flor mientras se alimentaban, sólo cuatro de ellas pueden ser consideradas herbívoros florales genuínas, ya que fueron las únicas que cortaban la flor entera, destrozando completamente el ovario y los óvulos durante la operación. El resto de las especies, todos coleópteros (ver Tabla 1), sólo predaron sobre los granos de polen y la parte masculina de la flor, comportándose más como polinizadores que como herbívoros. A esto hay que añadir que de las cuatro especies de herbívoros florales genuinos, sólo Timarcha lugens puede ser considerado un herbívoro especializado en H. spinosa. Este insecto es a la vez el más abundante y el más predecible temporalmente de todos, además de ser la única especie que en apariencias se alimenta

exclusivamente en la especie vegetal estudiada. Por el contrario, las restantes tres especies utilizaron las flores de H. spinosa sólo como un recurso alternativo.

¿Por qué siendo H. spinosa un matorral muy abundante en Sierra Nevada y que presenta muchas flores abiertas a la vez, no hay un gremio bien desarrollado de insectos que se alimenten de sus flores? Existen varios factores que pueden generar esta supuesta baja abundancia de insectos comedores de flores. En primer lugar, la abundancia generalizadas de insectos suele disminuir bruscamente con la altitud (Lawton et al 1987, Warren et al 1988, McCoy 1990), existiendo una dramática reducción en la diversidad de especies de insectos tras pasar el límite forestal (timberline) en todas las montañas estudiadas hasta la actualidad (Sømme 1989). Lawton et al (1987) señalaron al menos cuatro causas que pueden originar el patrón observado: el hábitat disponible se reduce con la altitud, la diversidad de recursos también disminuye con la altitud, la severidad climática aumenta en las altas cotas, y la productividad primaria disminuye con la altitud. De ellos, quizás los más interesantes sean los dos últimos puntos, que pueden conjuntarse en uno sólo, el aumento de la severidad en los factores abióticos y bióticos con la altura, especialmente despues de atravesar el limite forestal. De hecho, el clima de alta montaña se caracteriza por poseer regímenes intensos de viento, radiación, insolación, así como por estar sometido a cambios bruscos de temperaturas, tanto a escala temporal (día y noche) como espacial (zona con sombra y zona con luz directa) y a un decrecimiento de la temperatura media anual (Sømme 1989). Esto conlleva que pocas especies de las que viven a altitudes moderadas esten fisiológica o conductualmente capacitadas para vivir en las zonas de mayores altitudes de Sierra Nevada.

Además, el gremio específico de herbívoros florales de H. spinosa puede disminuir debido a otro rasgo que caracteriza a las comunidades de insectos montanos: la talla de los insectos, entre ellos los coleópteros, disminuye a medida que aumenta la altitud (Sømme 1989, Sømme & Block 1991). Como vimos en los resultados, además de las cuatro especies de herbívoros florales ortodoxos, existen nueve especies más de coleópteros que se alimentan de parte de la flor de H. spinosa. Sin embargo, supuestamente debido a su menor talla, no logran destrozar la flor entera, principalmente el ovario, mientras comen. Esto es un factor importante ya que posiblemente el rasgo que condiciona que los coleópteros censados en H. spinosa pasen de ser principalmente polinizadores a ser

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

herbívoros es su tamaño corporal –sólo los escarabajos más grandes destruyeron el ovario de las flores–.

Sin embargo, el hecho de que sólo cuatro especies de insectos se alimenten de las flores de H. spinosa no explica por qué la magnitud global de pérdida de flores es tan baja, menos del 2% del total producidas, ni tampoco por qué no hay una relación consistente entre abundancia de insectos florícolas por planta y éxito reproductivo de dichas plantas. De hecho, hay muchos casos estudiados en los que una sólo especie animal es capaz de controlar el éxito reproductivo de su planta huésped (Harper 1977, Crawley 1983, Dirzo 1984, Hendrix 1988). En principio existen varias razones que pueden ayudar a explicar los resultados obtenidos. En primer lugar, la abundancia de insectos florícolas es muy baja, a pesar de la gran abundancia de flores de H. spinosa. Según esto, la talla poblacional de los insectos debe estar regulada principalmente por factores externos a la propia interacción con la planta. Como hemos señalado anteriormente, ~~“e independientemente de la hipótesis que supone que la talla poblacional de los herbívoros está regulada por los predadores (Andrewartha & Birch 1984, Hunter & Price 1982, Strong 1992), el clima de alta montaña es muy severo, y puede provocar no sólo una reducción en el número de especies que la habitan, sino también en el tamaño poblacional de las especies que son capaces de sobrevivir en ella (Lawton et al 1987, Sømme 1989). Esta baja abundancia de las especies de herbívoros florales que aparecen en la zona de estudio puede originar que la interacción que surge entre estos organismos y la planta no sea lo suficientemente intensa como para provocar una reducción apreciable en la producción de frutos de la planta, a pesar de que realmente la interacción antagónica exista.~~

En segundo lugar, es interesante observar que las dos especies de insectos herbívoros florales más abundantes pertenecen a dos familias poco especializadas en la herbivoría floral. Así, Timarcha pertenece a Chrysomelidae, familia compuesta típicamente por insectos folívoros, y Pimelia pertenece a la subfamilia Pimeliinae de la familia Tenebrionidae, compuesta de insectos básicamente detritívoros (Richard & Davies 1984). Timarcha pertenece incluso a un género compuesto de especies tróficamente generalistas, que se alimentan de bastantes especies de Rosaceae, Rubiaceae, Plantago y Galium (Jolivet 1992). Por el contrario, las principales familias y subfamilias de insectos florívoros son Alleculinae, Meloidae, Cerambycidae, Cetoniidae, Oedemeridae y Rutelidae (Richard & Davies 1984, Jolivet 1992). Aunque miembros de algunas de estas familias aparecieron en

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

las flores de H. spinosa, en ningún caso destruyeron el ovario de la flor. Este fenómeno puede generar que los herbívoros florales de esta planta no sean capaces de eliminar flores con tanta habilidad como lo harían miembros de grupos genuinamente florívoros.

En tercer lugar, un carácter típico de los insectos montanos, que comparten también los herbívoros florales de H. spinosa, es su apterismo (Sømme 1989). Al menos tres de las cuatro especies de insectos estudiados son ápteros durante todo su ciclo vital, y la restante, Oekitoides febretta, es áptera durante el estadio vital en el que se alimenta de flores de H. spinosa. El hecho de que un insecto sea áptero puede limitar bastante su capacidad de desplazamiento, generando una dinámica poblacional altamente contagiosa. Esto puede ayudar a explicar la fuerte asociación que presentan las distintas especies de insectos a cada población de planta estudiada. A pesar de esto, no existe una diferencia interpoblacional apreciable en los niveles globales de herbivoría floral, lo que reduce grandemente las probabilidades de diferenciación microevolutiva entre poblaciones de plantas originada por la acción de los insectos florívoros.

En cuarto lugar, existe una variabilidad importante entre años en la intensidad de herbivoría floral, lo que introduce un factor de impredecibilidad temporal en la interacción que mantienen los insectos florícolas y H. spinosa. Por esta razón, debido a que H. spinosa es una planta perenne de vida larga, la interacción estudiada ofrece resultados inconsistentes cuando se considera un período de tiempo amplio, reduciendo su importancia como fuerza reguladora del éxito reproductivo de H. spinosa. Como han señalado numerosos autores, la variabilidad temporal en la intensidad y signo de las interacciones ecológicas origina que la capacidad selectiva que dichas interacciones pueden tener se reduzca notablemente (Endler 1986).

Por último, la interacción que mantiene la planta con los insectos florícolas no está aislada, sino que debemos enmarcarla dentro del conjunto de interacciones negativas que la planta mantiene con el resto de herbívoros (ver capítulos posteriores). En un sistema en el que una especie vegetal interactúa con un conjunto compuesto por especies animales taxonómicamente muy diferentes, las interacciones apareadas que surgen entre cada especie animal y la planta serán asimismo muy distintas (Hendrix 1988). En este caso, el resultado potencial que una especie animal tendría en el éxito reproductivo de la planta pueda quedar anulado por la acción más intensa de otra especie animal del sistema. Pienso que esto ayuda a explicar por qué no existe correlación entre nivel de herbivoría y

Interacción asimétrica entre los herbívoros florales y H. spinosa

producción de semillas de las plantas, e incluso por qué a veces se obtienen correlaciones positivas entre este estimador del éxito reproductivo y la intensidad de herbivoría floral.

En resumen, no existe asociado al nivel de herbivoría floral ni una reducción significativa en la producción final de semillas ni una variación entre plantas individuales en fertilidad femenina durante los cuatro años que duró el estudio. En el caso de H. spinosa, debido a la interacción tan relajada que mantiene con el gremio de florícolas, pensamos que tampoco hay un efecto apreciable de la herbivoría floral sobre el éxito reproductivo masculino. Diversos autores (p. ej. Marquis 1992a, Doak 1992) suponen que una herbivoría aparentemente insignificante cada año en una planta perenne puede sin embargo tener consecuencias mayores sobre el fitness global de dicha planta. A pesar de estas afirmaciones, pienso que los herbívoros florales no son agentes decisivos para la producción de semillas de H. spinosa.

La interacción que mantiene H. spinosa con el gremio de herbívoros florales, especialmente con Timarcha lugens, es bastante asimétrica. De hecho, la existencia de la interacción afecta fuertemente a una de las especies, el coleóptero, mientras que casi no afecta a la planta. Existe una vasta literatura que trata del efecto negativo que tienen los herbívoros en la adecuación de las plantas y de los métodos defensivos que estas despliegan para evitar ser herbivorizadas (ver revisiones en Crawley 1983, Futuyma 1983, Strong et al 1984, Dirzo 1984, Hendrix 1988, Crawley 1992, Fritz & Simms 1992, entre otras). Por el contrario, se le ha prestado poca atención a aquellas interacciones en las que el efecto neto que el herbívoro provoca en la planta es virtualmente nulo (Huntly 1991). Y, sin embargo, como han apuntado Chew & Courtney (1992), normalmente sólo existen efectos débiles o asimétricos entre los organismos envueltos en una relación de herbivoría, sobre todo cuando consideramos sistemas multiespecíficos. Así, Hendrix (1989) encontró que, sin llegar a constituirse como una interacción mutualista, el efecto que producían varias especies de insectos florícolas en el éxito reproductivo de cuatro especies de umbelíferas era neutral. Es presumible que muchos de los herbívoros que existen puedan actuar como tal precisamente por no desencadenar un gran efecto deletéreo en el éxito reproductivo de las plantas de las que se alimentan, lo que evita que éstas puedan responder ecológica o evolutivamente a la presencia de dicho herbívoro (Chew & Courtney 1991). En este sentido, pasar inadvertidos puede llegar a ser la mejor estrategia para sobrevivir.

*INTERACCION ENTRE LOS
HERBIVOROS MAMIFEROS
Y H. spinosa*

INTRODUCCION.

Las interacciones que mantienen los herbívoros con las plantas han sido estudiadas bajo dos perspectivas, en la mayoría de los casos no excluyentes, que en sentido amplio pretenden responder a cuestiones referentes a dos niveles organizativos distintos (Dirzo 1985). Una de ellas se ocupa del efecto que provocan los herbívoros sobre los parámetros poblacionales de las plantas consumidas, las interacciones interespecíficas entre dichas plantas y los procesos macroevolutivos de sucesión ecológica. En este contexto, la herbivoría es responsable de gran parte del fracaso reproductivo global de las plantas (Harper 1977, Coley et al 1985). De hecho, los herbívoros disminuyen de forma drástica la producción de frutos, (Stephenson 1980, 1981), de semillas (Kinsman & Platt 1984, Louda 1984, Butler & Briske 1988, J. Herrera 1991, Marquis & Alexander 1992, Rees & Brown 1992) o la capacidad competitiva de determinadas especies vegetales (Cottam et al 1986, Reader 1992, Fox & Morrow 1992, Ritchie & Tilman 1992), limitan significativamente la distribución de determinadas especies vegetales (Parker & Root 1981, Herrera 1989, J. Herrera 1991), alteran la capacidad de propagación asexual (Cain et al 1991), y en último término afectan a la diversidad y determinan la identidad de las especies dominantes de algunas comunidades vegetales (Harper 1977, Ritchie & Tilman 1992).

Por otra parte, una gran proporción de los estudios ecológicos sobre herbivoría han sido enfocados desde una perspectiva individual, preocupándose más intensamente de la diferencia provocada por la acción de los herbívoros en la adecuación de los distintos individuos dentro de una población vegetal (Dirzo 1985). En esta línea de investigación se ha prestado más atención al resultado microevolutivo de la interacción, aceptando que la herbivoría siempre ejerce una presión selectiva fuerte sobre los caracteres estructurales y funcionales de las plantas (Dirzo 1985). En este sentido, la mayoría de los investigadores creen que muchos caracteres bioquímicos (taninos, glucosinolatos, ésteres,...), mecánicos (espinas, lignificación,...) o demográficos (sincronía de fructificación, reproducción masiva,...) exhibidos por las plantas cumplen una función defensiva hacia sus consumidores, especulándose incluso la posibilidad de que la herbivoría sea una causa evolutiva del surgimiento de dichos rasgos fenotípicos (Janzen 1971b, Augspurger 1981, Harborne 1982, Coley 1987, Spencer 1988, Simms & Fritz 1990, McNaughton 1991, Fritz & Simms 1992; pero ver

Haukioja 1991). En esta línea, Steneck (1983, 1985) ha mostrado que la evolución morfológica y el éxito evolutivo de las algas coralinaceae posiblemente sea debido a la herbivoría.

El gremio de los herbívoros en sentido amplio, incluyendo predadores de semillas, flores, ramoneadores, rumiantes, etc, está compuesto por especies que difieren ampliamente entre sí en afiliación filogenética, talla, comportamiento, morfología, etc (Crawley 1983, Strong et al. 1984, Howe & Westley 1988, Huntly 1991). Por este motivo, el resultado de la interacción entre una planta y un herbívoro depende en gran medida del tipo de herbívoro que interactue con ella (Rees & Brown 1992). Existen casos en los que los herbívoros mamíferos llegan a ser beneficiosos para algunas especies de plantas, ya sea porque les desencadenan procesos de rebrote (Georgiadis & McNaughton 1988, Olson & Richards 1988, Maschinki & Whitman 1989, Prins et al 1989, Paige 1992a), porque les confiere ventaja competitiva frente a otras especies de plantas más vulnerables a los herbívoros o menos tolerantes al nitrógeno liberado por éstos (Silvertown & Smith 1989, Prins & Nell 1990a, 1990b) o incluso por que les dispersa de forma secundaria sus semillas (Dinerstein 1991, Zedler & Black 1992). Sin embargo, la mayoría de los estudios han mostrado que este tipo de herbívoros afecta de forma negativa a los parámetros poblaciones de las plantas (Crawley 1983, 1989, Lindroth 1989, McNaughton 1991, 1992). La herbivoría por ungulados puede condicionar la producción global de semillas (Lee & Bazzaz 1982a, Maschinski & Whitman 1989, Allison 1990a, Bergelson & Crawley 1992, Coffin & Lauenroth 1992), la abundancia de semillas en el banco de semillas del suelo (O'Connor & Pickett 1992), la distribución de sexos en especies andromonoicas (Allison 1992), la disponibilidad de pollen y la eficacia de polinización (Allison 1990b), el crecimiento (Vinton & Hartnett 1992) y el patrón de distribución de ciertas especies vegetales (Harper 1977, J. Herrera 1991, Herrera 1989), e incluso la composición específica de diversas comunidades de plantas (Noy-Meir et al 1989 ~~en J. Ecol 77, 290-310.~~, Milchunas et al 1988, Swank & Oechel 1991, O'Connor & Pickett 1992, Hill et al 1992). Estos efectos se ven acentuados si dichos herbívoros se alimentan preferentemente de los órganos reproductivos de las plantas (Dirzo 1984) y si no existe una historia evolutiva relativamente larga de la interacción entre la planta y el herbívoro (Milchunas et al 1988). Sin embargo, el efecto que tienen los mamíferos herbívoros sobre la adecuación evolutiva de las plantas a nivel intrapoblacional ha sido mucho menos intensamente estudiado. Estos escasos estudios han mostrado que las plantas pueden responder a la herbivoría por mamíferos reduciendo la calidad

nutritiva de sus tejidos (Lundber & Aström 1990), aumentando las defensas químicas con el consiguiente costo fisiológico o de crecimiento (Fagerström 1989, Simms & Fritz 1990), aumentando las defensas mecánicas (Myers 1987, Young 1987, Milewski et al 1991) o intentando una huida por camuflaje y desarrollando patrones de polimorfismo en la coloración de las hojas (Allen & Knill 1991).

Una limitación a la hora de estudiar patrones generales en la interacción entre mamíferos herbívoros y plantas surge debido a que el efecto de la herbivoría por mamíferos sobre la adecuación ecológica y evolutiva de las especies vegetales ha sido casi exclusivamente estudiado en comunidades tropicales, subtropicales o templadas (Crawley 1983, Strong et al 1984, Price et al 1991, etc). En esta línea, los estudios entre plantas y herbívoros de alta montaña son virtualmente inexistentes, a pesar de que la herbivoría puede restringir de forma severa el éxito reproductivo y el patrón de distribución de las plantas montanas (Bauer 1990, Galen 1990, Leigh et al 1991). En este capítulo muestro el resultado de un estudio de cuatro años sobre la interacción que mantiene Hormathophylla spinosa con los mamífero herbívoros que se alimentan de ella, tanto desde una perspectiva poblacional como individual. Los objetivos concretos son 1) ver la intensidad de herbivoría provocada por los ungulados, 2) estudiar los patrones de variabilidad espacio-temporal de esta interacción, 3) estudiar qué rasgos fenotípicos son más adecuados para escapar de la herbivoría y 4) ver cómo afectan los ungulados a la diferencia entre plantas de una misma población en la producción de frutos y de semillas

Distribución de los herbívoros ungulados en la zona de estudio.

Los herbívoros ungulados más abundantes en Sierra Nevada, y también los únicos que he observado durante estos cinco años alimentándose de plantas de H. spinosa, son el ganado doméstico (principalmente cabras, y en menor medida ovejas) y la cabra montés (Capra pyrenaica Schinz). Sin embargo, debido a la localización de las poblaciones estudiadas de este matorral, y al comportamiento estereotipado de desplazamiento que presentan ambos tipos de ungulados, cada población fué casi exclusivamente herbivorizadas por un único tipo de herbívoro. Las plantas de la población A (2100 m s.n.m.) estuvieron sometidas a la herbivoría del ganado doméstico, específicamente a la de un rebaño compuesto por 150-200 ejemplares. Durante todo el período de estudio, este rebaño realizó un desplazamiento altitudinal cada año, a medida que la disponibilidad de alimentos lo iba permitiendo. El

recorrido empezaba aproximadamente en la vertiente izquierda del valle del Genil (1660 metros de altitud), pasaba por la zona donde está localizada la población A aproximadamente a finales de Julio y continuaba por la vertiente derecha del valle del San Juan, terminando en la cabecera de dicho río (2800 metros de altitud). A finales de la temporada, el rebaño bajaba siguiendo aproximadamente la misma ruta que la utilizada durante el ascenso, pero pasando por la población A después de que las semillas hubiesen sido dispersadas. Por esta razón, las plantas de la población A eran herbivorizadas cada año generalmente durante menos de cuatro días.

Las plantas de la población B estuvieron herbivorizadas principalmente por un rebaño de jóvenes machos de cabra montés, compuesto en cada año por cuatro o cinco ejemplares. Estas cabras aparecían en la zona a mediados de julio, cuando la floración de las plantas estaba pasada, permaneciendo en ella hasta que caían las primeras nevadas, en octubre o noviembre. Sin embargo, exhibían un comportamiento bastante nómada, con desplazamiento continuos y erráticos por toda la zona del valle de San Juan, originando que las plantas de la población B sólo fuesen herbivorizadas cada año un tiempo neto inferior a una semana

Las plantas de la población C estuvieron comidas exclusivamente por ejemplares de cabra montés. En los cinco años que duró el estudio, en la zona de la población C había establecido un rebaño de cabras compuesto por 12-15 hembras y aproximadamente 6-8 chivos cada año. Este rebaño aparecía en la zona a principio de julio, permaneciendo en ella hasta octubre-noviembre, sin realizar desplazamiento a zonas contiguas durante el verano.

MATERIAL Y METODOS

1) Magnitud de la herbivoría por cabra y mosaico espacio-temporal

La interacción entre los mamíferos herbívoros y H. spinosa fue analizada durante cuatro años estudio (1988-1991) en las 40 plantas marcadas donde se cuantificaron la pérdida de frutos (ver Capítulo primero). Cada año marcamos cinco inflorescencias en cada una de esas plantas, anotando el número de capullos florales que tenían. En total, fueron marcados 2194 capullos florales en 1988, 2177 en 1989, 2119 en 1990 y 2398 en 1991. Cada tres o cuatro días, desde el día del marcaje hasta la fase de dispersión de semillas, censábamos las inflorescencias marcadas para cuantificar la pérdida de

capullos, flores o frutos debida a los herbívoros vertebrados. Debido a este diseño de muestreo, pudimos estudiar la intensidad de herbivoría provocada por mamíferos, así como su variabilidad espacio-temporal. En todos los casos fué fácil distinguir el efecto de las cabras del efecto de las restantes especies animales que se alimentaron de capullo, flores o frutos (principalmente pardillo y coleópteros florícolas). Los criterios utilizados para diferenciar la herbivoría por ungulados de la herbivoría provocada por los restantes organismos fueron contrastados con observaciones de alimentación de esos mamíferos efectuadas directamente en las poblaciones marcadas.

~~Para la comparación espacio-temporal de la herbivoría atribuible a ungulados usamos análisis de varianza paramétricos de una vía, según el protocolo explicado en el capítulo anterior.~~

2) Patrón de forrajeo de la cabra montés.

Para poder estudiar con más detalle las características de la herbivoría por cabra, estudiamos en 1990 y 1991 determinados aspectos del comportamiento de alimentación de la cabra montés en plantas situadas en la población C y que no habían sido marcadas previamente para los restantes estudios. Escogimos la población C porque, al no haber aparecido durante el período de estudio ganado doméstico, es en la única zona donde los resultados pueden ser atribuibles con total seguridad a la cabra montés.

En primer lugar analizamos la probabilidad que tiene una infrutescencia de escapar a la herbivoría por cabra dependiendo de su posición en la planta. Para ello, consideramos en la planta dos sectores, el superior donde las inflorescencias crecen verticalmente, y el inferior, donde las inflorescencias se desarrollan paralelas al suelo (Zamora y Gómez 1993). El sector inferior incluye sólo el 36.9 ± 9.6 % (media \pm 1 SD) de la superficie total de la planta (n=25 plantas). A continuación, marcamos al principio de la floración 269 inflorescencias en 1990 y 113 en 1991 pertenecientes a 215 y 90 plantas, respectivamente. Al final del período de fructificación cuantificamos cuantas inflorescencias habían sido herbivorizadas dependiendo del sector que ocupasen.

En segundo lugar, estudiamos en 1991 la probabilidad de supervivencia de un fruto dependiendo de su posición dentro de la infrutescencia. Los tallos de las infrutescencias de años anteriores suelen ser perdurables y constituyen espinas que pueden actuar a modo de barrera mecánica frente a los herbívoros mamíferos (Fig 1). Por este motivo, la capacidad de consumo de un fruto por parte de las cabras puede estar influido por su posición relativa con respecto al nivel de

espinas de la planta. Para cuantificar el patrón de pérdida de frutos producido por la cabra dentro de las infrutescencias, relacionándolo con su posición dentro de ella, censamos 317 infrutescencias que habían sido herbivorizadas por cabra, registrando la distribución de frutos intactos que aún permanecían en las infrutescencias.

3) Factores que influyen en la diferencia entre plantas en la intensidad de herbivoría.

Para ver qué rasgos de las plantas se correlacionaba con el nivel de herbivoría por cabra, cada una de ellas fué caracterizada según unos determinados parámetros. En general, consideramos dos grandes grupos de rasgos en cada planta. El primer grupo, denominado variables morfológicas, está constituido por los rasgos morfológicos de la planta que pueden afectar a la alimentación de los ungulados herbívoros, y son básicamente el tamaño de la planta, la densidad de infrutescencias en cada planta, el número de frutos por infrutescencias y el tamaño promedio de los frutos. El segundo grupo lo constituyen los caracteres fenológicos de fructificación, y son la duración, la sincronía, y la fecha de inicio de fructificación, esta última estimada a partir de la fecha del pico de floración. La cuantificación de todos estos parámetros ha sido explicado en capítulos anteriores. ~~La elección de los rasgos que supuestamente puedan influir en la diferencia entre plantas en herbivoría por cabra se hizo de acuerdo a criterios bibliográficos (Augspurger 1981, Crawley 1983, J. Herrera 1991) así como a criterios ad hoc resultantes de la observación del comportamiento de alimentación de los herbívoros.~~ La importancia relativa de cada variable independiente en explicar la variación en la proporción de frutos comidos por las cabras ha sido analizada mediante análisis de regresión múltiple, previa transformación logarítmica de los datos (Edwards 1985), ~~escogiendo como resultado más ajustado el que provea la ecuación con mayor valor de r (Price et al 1987).~~

4) Efecto de la herbivoría por cabra en el éxito reproductivo de las plantas.

Los componentes del éxito reproductivo de H. spinosa que fueron analizados en relación con la intensidad de herbivoría por cabra fueron la proporción de flores que producen frutos maduros hasta la etapa de dispersión, y la fertilidad femenina. ^{(Ver Capítulo 1).} ~~El método utilizado para hallar ambos componentes del éxito reproductivo para las plantas marcadas ha sido explicado en capítulos anteriores.~~

Interacción entre los herbívoros mamíferos y *H. spinosa*

Los análisis estadísticos utilizados para estudiar la variabilidad entre plantas en los componentes del éxito reproductivo han sido de naturaleza tanto paramétrica como no paramétrica. ^(Ver apartado 4 del Método en Capítulo 2) El ~~test paramétrico utilizado ha sido una regresión simple lineal~~, para lo cual transformamos las variables expresadas en porcentaje como el arcoseno de la raíz cuadrada y el resto de las variables como $\log(x+1)$. Para poder tener en cuenta posibles relaciones paramétricas no lineales entre la herbivoría por cabra y los componentes del fitness, efectuamos para cada año regresiones polinomiales que oscilaron entre de orden 2 y de orden 9. Supusimos que una regresión no lineal se ajustaba mejor a los datos cuando, siendo significativa, explicaba más variabilidad de la variable dependiente y cuando al menos una de las variables independientes exponenciales adquirían un valor de t de Student significativo (Edwards 1985). El test no paramétrico, una correlación de rangos de Spearman, se usó para poder contrastar los resultados eliminando las suposiciones de normalidad, homocedasticidad y aditividad.

Para ver si la influencia de los mamíferos herbívoros sobre la pérdida de frutos cambiaba con la altitud hemos realizado un contraste de regresiones entre poblaciones. Para ello, hemos llevado a cabo un análisis de covarianza aditivo de una vía con término de interacción, introduciendo como tratamiento la población a la que pertenecía cada planta y como covariante la herbivoría por cabra sufrida por cada planta. Según este modelo, debemos rechazar la hipótesis nula de que la herbivoría por cabra se comporta de la misma manera entre población (es decir, que las pendientes de las rectas de regresión son iguales) si el término de interacción aparece significativo después de un contraste mediante un F de Snedecor (Dowdy & Wearden 1985). Hemos utilizado un modelo con suma de cuadrados tipo III debido a la presencia mixta de variables con efectos fijos y variables con efectos no determinados, además de a la naturaleza no balanceada de los datos (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

1) Magnitud de la herbivoría por cabra y mosaico espacio-temporal.

Los herbívoros ungulados eliminaron como promedio el 40% de los capullos florales producidos por *H. spinosa* durante los cuatro años estudiados y en las tres poblaciones consideradas (Media \pm desviación típica = 0.401 ± 0.338). Sin embargo, no todas las plantas sufrieron el mismo nivel

Interacción entre los herbívoros mamíferos y *H. spinosa*

de herbivoría, existiendo plantas que no sufrieron ningún porcentaje de herbivoría y plantas que perdieron todos sus capullos florales debido a las cabras (Fig 1). Por este motivo, la distribución de pérdida de capullos producida por los ungulados es leptocúrtica (curtosis=-1.214) y está sesgada a la izquierda (sesgo=0.331).

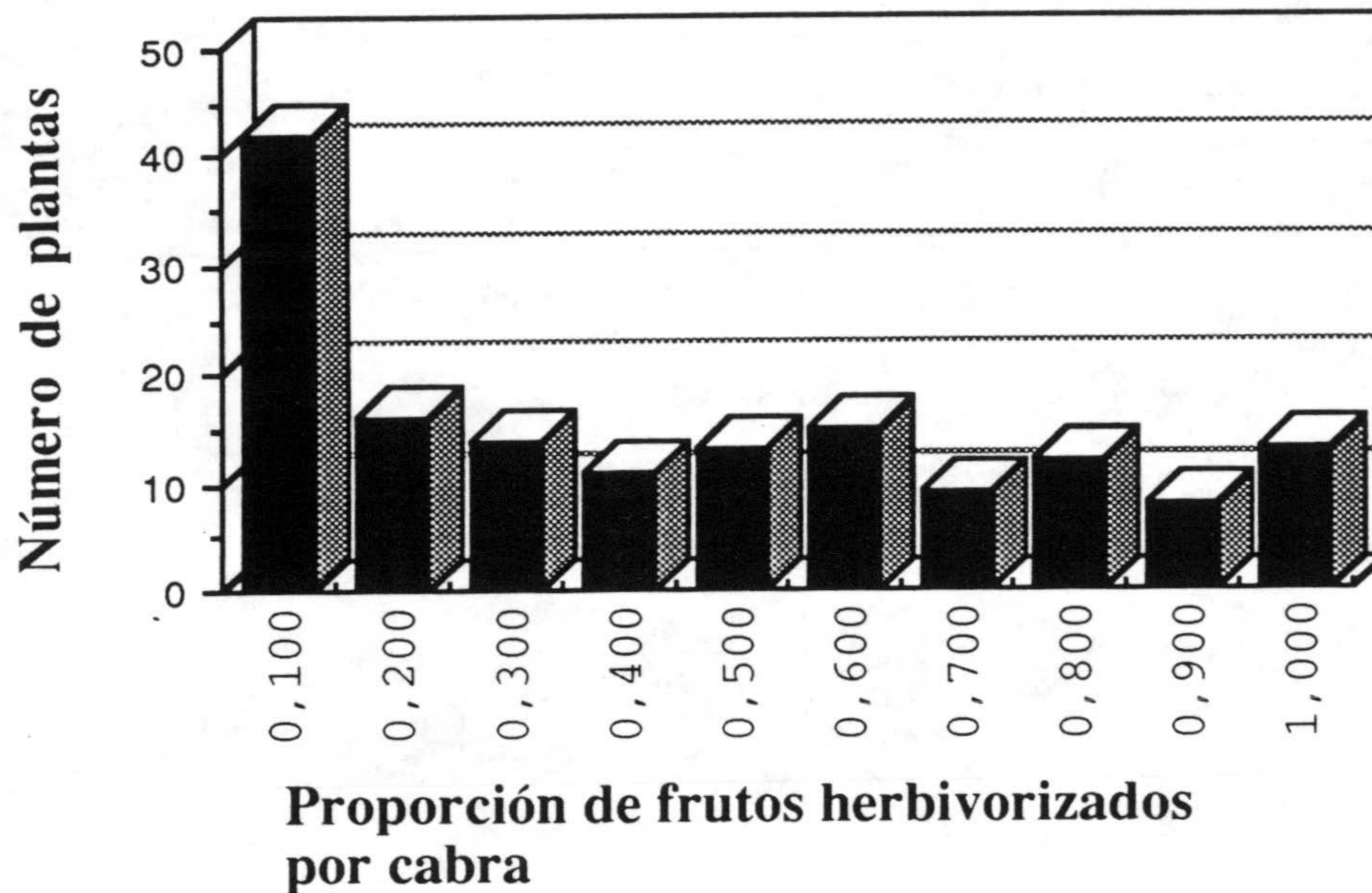


Figura 1. Distribución de frecuencias de la proporción de herbivoría que padecieron las plantas marcadas durante los cuatro años de estudio. El tamaño de muestra es 160, que corresponden a 40 plantas cada uno de los cuatro años.

Hubo diferencia entre poblaciones en la proporción promedio de capullos comidos por las cabras durante los cuatro años de estudio ($F=42.879$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía; Tabla 1), registrándose las mayores diferencias entre la población B, que fué la menos atacada, y las restantes poblaciones ($p<0.05$, Prueba de la F de Scheffe). Las plantas de la población C fueron las más herbivorizadas. También hubo diferencias entre poblaciones en la variabilidad interindividual en herbivoría por cabra ($F=13.738$, $p=0.001$; prueba de Levene para variación relativa), como lo demuestra la gran diferencia entre poblaciones en el valor del coeficiente de variación (Tabla 1). También fué distinta la forma de las distribuciones generadas por el nivel de herbivoría por planta, siendo leptocúrtica en las poblaciones A y C y platicúrticas en la B, y estando sesgadas a la derecha en la población A y sesgada a la izquierda en las restantes poblaciones (Tabla 1).

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

Población	N	media	SD	SE	Forma	CV
A	60	0.568 ^a	0.272	0.035	C=-0.522 S=-0.237	47.828 ^a
B	49	0.103 ^b	0.167	0.024	C=11.107 S=2.939	162.61 ^b
C	50	0.493 ^a	0.346	0.049	C=-1.368 S=0.009	70.292 ^c

Tabla 1. Diferencia entre poblaciones en la presión de herbivoría, expresada como la proporción de capullos florales marcados que fueron consumidos por las cabras. N es el número de plantas marcadas, SD es la desviación estandar, SE es el error estandar, C es el coeficiente de curtosis, S es el sesgo y CV es el coeficiente de variación. Las medias y los coeficientes de variación seguidas por diferentes letras son estadísticamente distinta según la F de Scheffe a $p < 0.05$.

Sin embargo, no hubo diferencia significativa entre plantas pertenecientes a las dos subpoblaciones de la población A en el porcentaje promedio de capullos florales comidos por las cabras ($F=2.104$, $p=0.523$, ANOVA de una vía), siendo aproximadamente del 50% en ambos grupos de plantas, ni en la variabilidad entre plantas ($F=0.992$, $p=0.3234$, prueba de Levene para variación relativa, Tabla 2). Tampoco hubo diferencia en la forma de las distribuciones, siendo en ambos casos leptocúrticas y sesgadas a la derecha (Tabla 2).

Subpobla.	N	media	SD	SE	Forma	CV
Llano	30	0.518	0.285	0.052	C=-0.486 S=-0.174	55.049
Canchal	30	0.619	0.253	0.046	C=-0.815 S=-0.190	40.815

Tabla 2. Diferencia entre subpoblaciones de la población A en la presión de herbivoría. N es el número de plantas marcadas, SD es la desviación estandar, SE es el error estandar, C es el coeficiente de curtosis, S es el sesgo y CV es el coeficiente de variación. Las medias y los coeficientes de variación seguidas por diferentes letras son estadísticamente distinta según la F de Scheffe a $p < 0.05$.

A nivel temporal, si combinamos los datos de las tres poblaciones, no hubo diferencia entre años en la presión de herbivoría media ($F=0.365$, $p=0.7782$), oscilando entre un 36% en 1990 y un 45% en 1991 (Tabla 3). Sin embargo, si hubo diferencia interanual en la variabilidad entre plantas de la herbivoría por cabra ($F=5.637$, $p=0.0011$, Prueba de Levene para variación relativa), siendo mayor dicha variabilidad en 1988 (CV=94.625) y en 1991 (CV=90.308; Tabla 3). En los cuatros años, las

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

distribuciones generadas por las 80 plantas mezcladas fueron leptocúrticas y sesgadas a la izquierda, con muchas plantas muy poco herbivorizadas y unas pocas altamente herbivorizadas.

Año	N	media	SD	SE	Forma	CV
1988	40	0.390 ^a	0.369	0.058	C=-1.475 S=0.315	94.625 ^a
1989	40	0.396 ^a	0.295	0.047	C=-0.711 S=0.426	74.319 ^b
1990	40	0.364 ^a	0.265	0.042	C=-0.823 S=0.195	72.751 ^b
1991	40	0.456 ^a	0.412	0.066	C=-1.717 S=0.122	90.308 ^a

Tabla 3. Diferencia entre años en la presión de herbivoría, expresada como la proporción de capullos florales marcados que fueron consumidos por las cabras. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación estandar, SE es el error estandar, C es el coeficiente de curtosis, S es el sesgo y CV es el coeficiente de variación. Las medias y los coeficientes de variación seguidos por diferentes letras son estadísticamente distintos según la prueba de Tukey-Kramer a $p < 0.05$.

Dentro del período anual reproductivo, las cabras se alimentaron básicamente durante el periodo de fructificación de H. spinosa (Fig 2), aunque el patrón fenológico de herbivoría es ligeramente distinto entre poblaciones. En la población A el pico de herbivoría aparece a finales de Julio, coincidente con el paso del ganado domestico por dicha población. El resto del período de fructificación la herbivoría fue mínima. En la población B se observa, por el contrario, un incremento paulatino aunque insignificante de la herbivoría con el paso del a estación. Por último, en la población C, debido a que las cabras permanecieron en la zona todo el verano, la herbivoría estuvo distribuida más homoganeamente a lo largo del período de fructificación, empezando inmediatamente despues de la formación de los primeros frutos (Fig 2). No registramos apenas pérdidas de flores debida a los ungulados en ninguno de los años de estudio.

PORCENTAJE DE LA COSECHA DE CAPULLOS
FLORALES

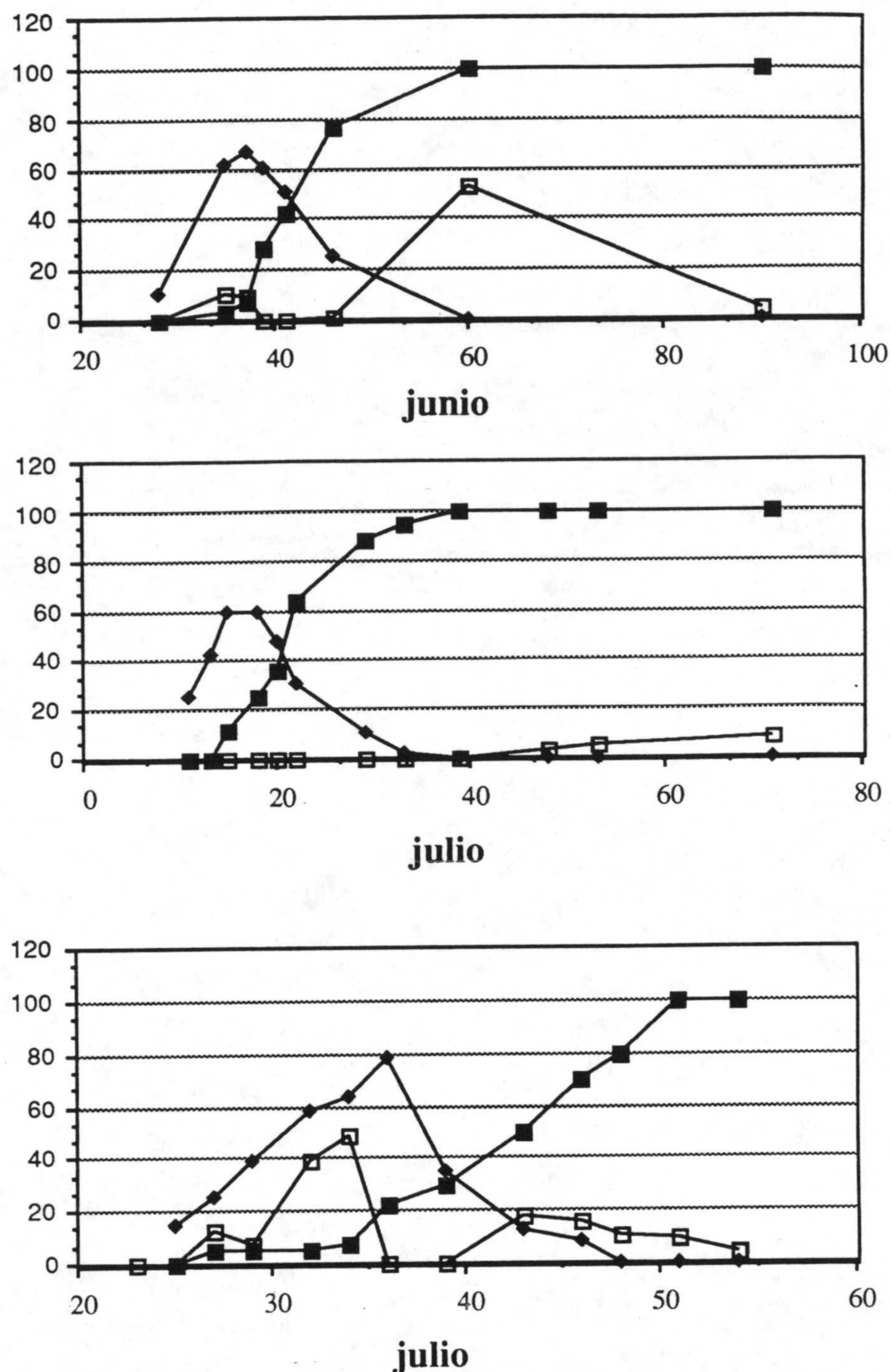


Figura 2. Porcentaje de la cosecha de capullos florales que están en flor (rombos), en fruto (cuadrados negros) o han sido herbivorizados por la cabra (cuadrados blancos) durante el período reproductivo de la planta en las poblaciones A (gráfico superior), B (intermedio) y C (inferior). Se expresan sólo los datos de 1989, muy similares a los datos obtenidos en los restantes años. La fecha aparece como el número de días pasado desde el primer día de junio o julio, según se indique

2) Patrón de forrajeo de la cabra montés.

La probabilidad de que una infrutescencia fuese herbivorizada por la cabra montés dependió en los años en que fué estudiado de su posición en la planta, siendo la herbivoría significativamente menor

Interacción entre los herbívoros mamíferos y *H. spinosa*

en aquellas inflorescencias que ocupaban el sector inferior de la planta que en las que ocupaban el sector superior (Tabla 4).

	Sector Superior		Sector Inferior		Est. G
	N	% Herbiv.	N	% Herbiv.	
1990	202	28.71	67	1.49	30.403**
1991	21	66.67	92	40.22	04.851*

Tabla 4. Diferencia en herbivoría dependiendo de la posición de la inflorescencia en la planta. Se expresa el número de infrutescencias muestreadas en cada sector (N) y el porcentaje de éstas que fueron herbivorizadas por cabra montés. * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$.

Cuando la cabra montés ramonea infrutescencias de *H. spinosa*, suele cortar los tallos por debajo del fruto más basal, resultando en la pérdida total de la infrutescencia. No obstante, debido a la presencia de espinas, algunas veces el corte se produce en un punto superior, y en este caso los frutos que ocupan las posiciones inferiores no son ingeridos. De hecho, de 317 inflorescencias herbivorizadas por cabra montés, 142 (44.8%) tenían al menos un fruto intacto, llegando a encontrarse infrutescencias herbivorizadas hasta con cuatro frutos supervivientes (Fig 3). Por esta razón, tras la herbivoría de la cabra, el número promedio de frutos intactos ($\pm 1SD$) en inflorescencias herbivorizadas es 0.653 ± 0.886 .

Figura 3. Distribución de frecuencias, en porcentaje, de la proporción de infrutescencias con algún o ningún fruto después de la herbivoría por cabra. N=317 infrutescencia.

3) Factores que influyen en la diferencia entre plantas en herbivoría.

Las variables morfológicas explicaron en 1991 más del 55% de la variabilidad entre plantas en herbivoría por cabra, existiendo una correlación significativa entre estas variables morfológicas y la

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

intensidad de herbivoría por cabra ($F=12.94$, $p<0.0001$; Tabla 5). En este año, la única variable que no se correlacionó significativamente con la pérdida de frutos por la cabra fué el tamaño de las plantas ($t=0.294$, $p>0.4$, prueba de la t de Student) y las distancias al vecino más próxima ($t=0.435$, $p>0.2$, prueba de la t de Student; Tabla 5). Por el contrario, el modelo de regresión no se correlacionó significativamente con la herbivoría por cabra en los tres años anteriores, explicando en cada uno de ellos menos del 23% de la variabilidad en herbivoría (Tabla 5). En general, el número de frutos presentes en cada planta o la densidad de frutos por planta fueron los rasgo que más condicionaron durante el período de fructificación la diferencia interindividual en herbivoría, de tal forma que las cabras comieron proporcionalmente más frutos en las plantas con una gran cantidad de ellos.

	F	R ²	B	SE	t
1988	2.754	0.226			
Densidad			0.017	0.002	2.723*
Tam. Planta			0.003	0.001	1.185
1 ^º vecino			0.002	0.001	1.387
Vecino med			0.002	0.001	1.387
1989	1.723	0.074			
Densidad			-0.009	0.070	0.957
Nº frutos			0.076	0.020	2.509*
Tam. Planta			-0.000	0.003	0.475
Tam. fruto			0.006	0.008	0.443
1 ^º vecino			0.001	0.001	0.318
Vecino med			0.001	0.001	0.336
1990	2.082	0.213			
Densidad			-0.006	0.009	0.692
Nº frutos			0.032	0.026	1.224
Tam. Planta			-0.000	0.003	0.001
Tam. fruto			0.018	0.013	1.413
1 ^º vecino			-0.005	0.001	1.130
Vecino med			0.001	0.001	0.269
1991	12.94***	0.563			
Densidad			-0.023	0.007	3.127**
Nº frutos			0.069	0.025	2.759**
Tam. Planta			0.001	0.003	0.293
Tam. fruto			0.026	0.009	2.850**
1 ^º vecino			-0.001	0.001	0.435
Vecino med			0.633	0.001	0.633

Tabla 5. Sumario de las regresiones múltiples realizadas cada año entre las variables morfológicas y la intensidad de herbivoría por cabra. "Densidad" es la densidad de infrutescencias en cada planta, "Nº frutos" es el número promedio de frutos en cada infrutescencia, "Tam. planta" y "Tam. fruto" son los tamaños de cada planta y el promedio de tamaño de cada fruto por planta, respectivamente, "1^º vecino" es la distancia en centímetros al conoespecífico mas cercano, y "Vecino med" es el promedio de las distancias de los tres conoespecíficos más cercanos.. * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$. N=40 plantas cada año.

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

El modelo de regresión múltiple construido con las variables fenológicas se correlacionó significativamente con la herbivoría por cabra sólo en 1988 y en 1991 (Tabla 6), explicando más del 40% y del 65% de la variabilidad, respectivamente. En 1990 y 1991, las plantas más sincrónicas perdieron proporcionalmente más frutos que las asincrónicas. La relación que aparece entre la fecha de fructificación y la herbivoría es contradictoria, ya que en 1988 las plantas más tempranas estuvieron significativamente perjudicadas, mientras que en el último año de estudio estuvieron perjudicadas las plantas con floración tardía (Tabla 6).

	F	R ²	B	SE	t
1988	10.81***	0.443			
Sincronía			-0.039	1.075	0.418
Duración			0.006	0.024	0.252
Fecha			-0.039	0.008	4.963***
1989	1.186	0.020			
Sincronía			0.290	0.795	0.364
Duración			0.024	0.015	1.542
Fecha			-0.005	0.006	0.807
1990	3.336	0.154			
Sincronía			0.987	0.337	2.933*
Duración			0.090	0.014	0.615
Fecha			-0.007	0.005	1.355
1991	28.76***	0.687			
Sincronía			1.807	0.559	3.014*
Duración			0.032	0.021	1.525
Fecha			0.034	0.010	3.406*

Tabla 6. Sumario de las regresiones múltiples realizadas cada año entre las variables fenológicas de fructificación y la intensidad de herbivoría por cabra. *p<0.01. N=40 plantas cada año.

4) Efecto de la herbivoría por cabra en el éxito reproductivo de las plantas.

Debido al nivel tan intenso de herbivoría por cabra que sufrieron las plantas, encontramos una relación negativa fuertemente significativa entre la herbivoría producida por cabra en cada planta y el porcentaje de flores inicialmente marcadas que produjeron frutos en dichas plantas los cuatro años en que fué analizado (Tabla 9). Esta relación aparece tanto cuando utilizamos análisis paramétricos como cuando usamos técnicas no paramétricas. En los dos primeros años, la relación entre estas dos variables fué lineal. Sin embargo, en 1990, una regresión polinomial de segundo orden se ajustó mejor que la regresión lineal (F=6.202, p=0.0048, R²=0.211; Figura 4). En 1991 tampoco la relación

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

entre las variables fué lineal, explicándose la mayor variabilidad de la variable dependiente mediante un modelo polinomial de quinto orden ($F=19.484$, $p=0.0001$, $R^2=0.709$; Figura 5).

	N	R ²	Int.	b	Err St.	t	p	r _s	p
1988	40	0.506	0.887	-0.600	0.095	6.31	0.0001	-0.643	0.001
1989	40	0.259	0.586	-0.316	0.083	3.82	0.0005	-0.510	0.001
1990	40	0.129	0.559	-0.269	0.103	2.60	0.0131	-0.453	0.005
1991	40	0.687	0.724	-0.399	0.043	9.19	0.0001	-0.870	0.001

Tabla 9. Sumario del análisis de regresión lineal simple y la correlación de rangos de Serman para cada año entre la intensidad de herbivoría por ungulados vertebrados y la proporción de flores produciendo frutos de cada planta. N es el número de plantas analizadas, R² es la correlación del modelo paramétrico, Int. es el intercepto, b es el coeficiente de regresión ó pendiente, Err St. es el error típico del coeficiente de regresión, t es la t de Student utilizada para hallar la significación del coeficiente de regresión, p es el nivel de significación y r_s es el valor del coeficiente de correlación de Serman.

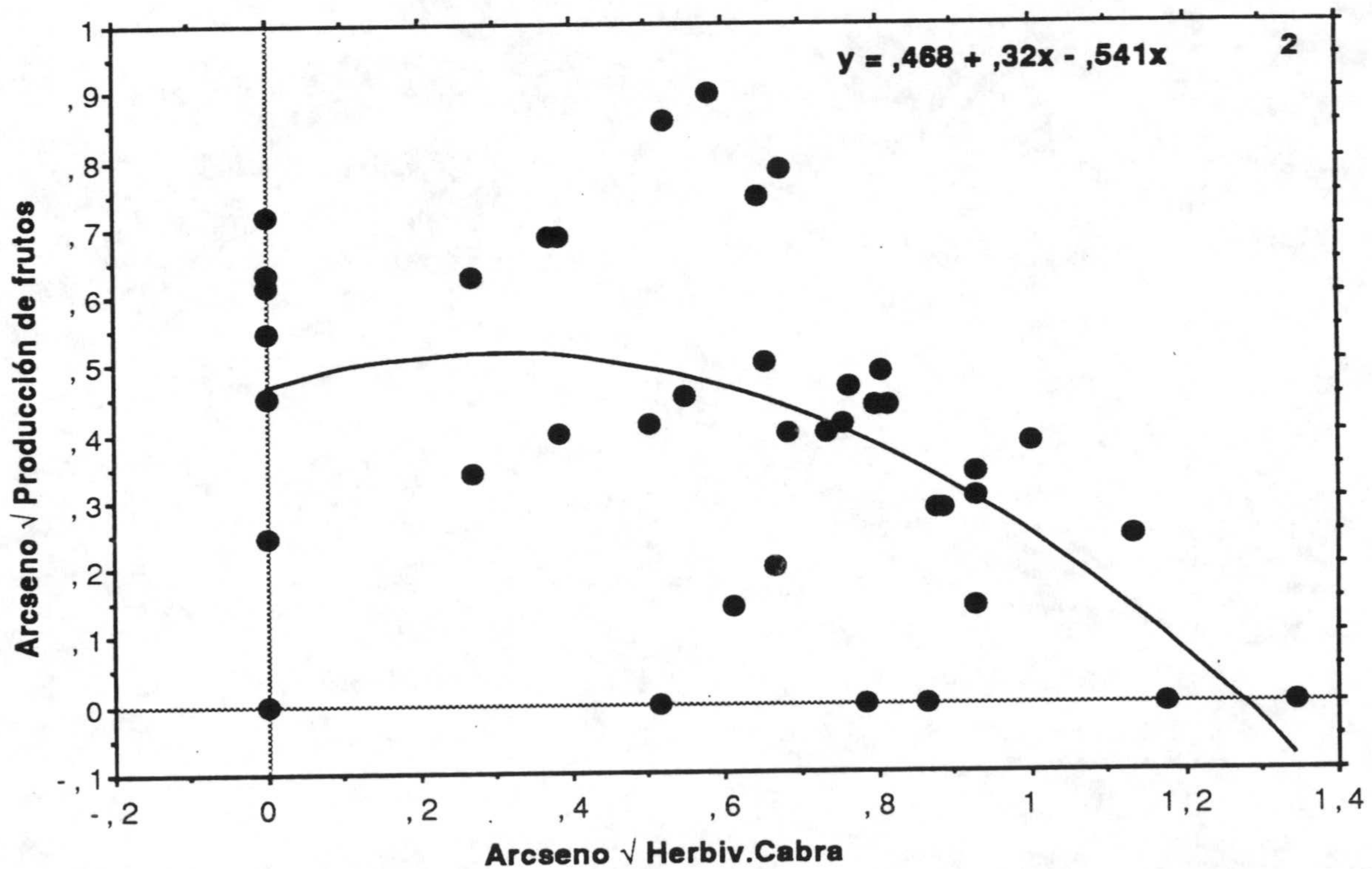


Figura 4. Relación entre la herbivoría por cabra y la proporción de flores produciendo frutos en 1990.

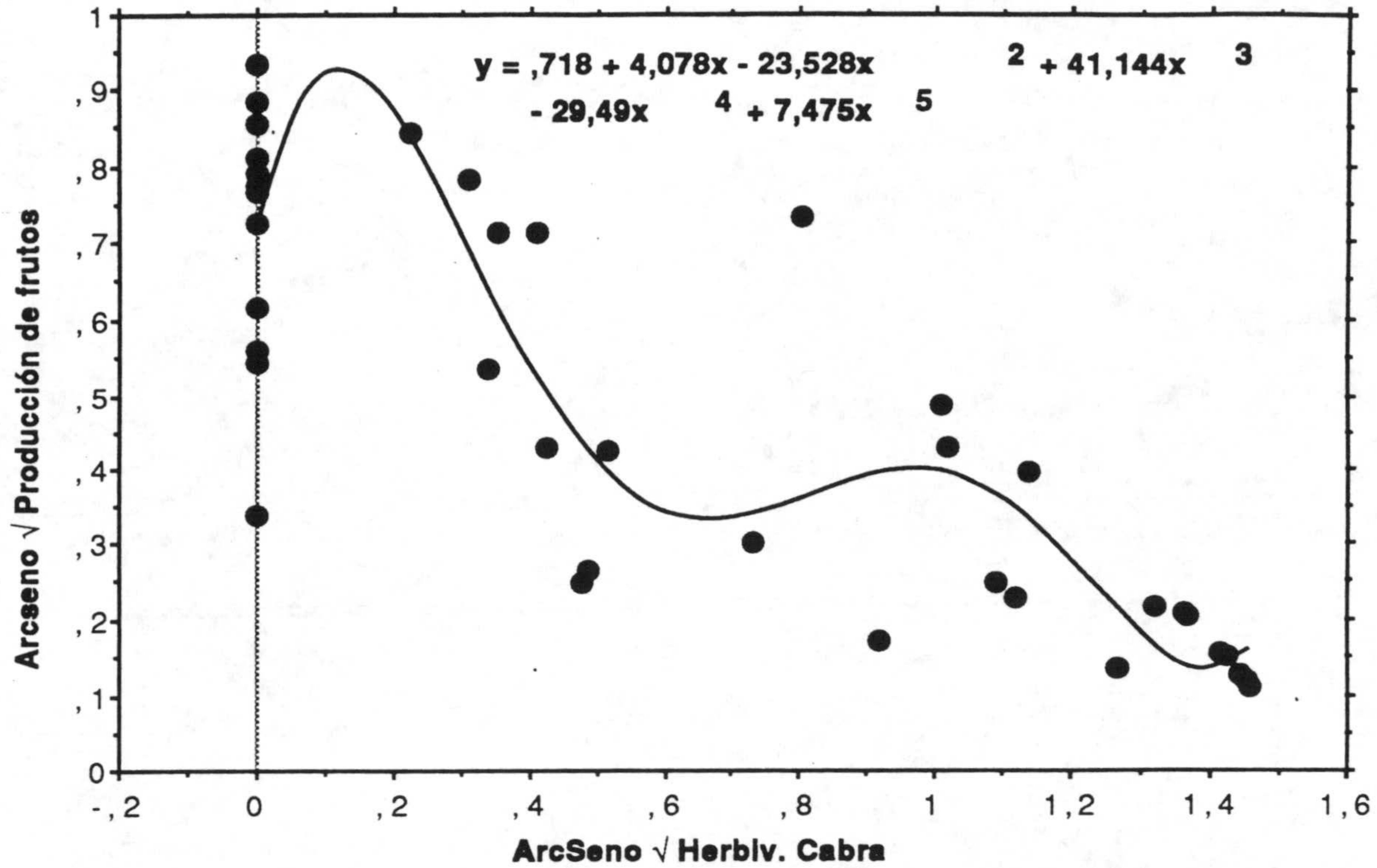


Figura 5. Relación entre la herbivoría por cabra y la proporción de flores produciendo frutos en 1991.

La cabra también afectó de forma significativa a la variabilidad entre plantas en fertilidad femenina todos los años en que fué cuantificada (Tabla 10). El efecto de la cabra sobre la producción neta de semillas de cada planta fué lineal, ya que ningun modelo de regresión de orden superior a 1 fué significativo y explicó más variabilidad de la variable dependiente que los modelos lineales. En general, obtuvimos un resultado congruente con las pruebas estadísticas paramétricas y no paramétricas empleadas (Tabla 10).

	N	R ²	Int.	b	Err St.	t	p	r _s	p
1989	40	0.268	0.219	-0.116	0.030	3.82	0.0005	-0.407	0.013
1990	40	0.108	0.285	-0.147	0.061	2.39	0.0218	-0.418	0.009
1991	40	0.428	0.289	-0.137	0.025	5.43	0.0001	-0.699	0.001

Tabla 10. Sumario del análisis de regresión lineal simple y la correlación de rangos de Spearman para cada año entre la intensidad de herbivoría por ungulados vertebrados y la fertilidad femenina de cada planta. N es el número de plantas analizadas, R² es la correlación del modelo paramétrico, Int. es el intercepto, b es el coeficiente de regresión ó pendiente, Err St. es el error típico del coeficiente de regresión, t es la t de Student utilizada para hallar la significación del coeficiente de regresión, p es el nivel de significación y r_s es el valor del coeficiente de correlación de Spearman.

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

En los cuatro años, a pesar de diferenciar entre poblaciones, la presencia de herbivoría por ganado permaneció estando significativamente asociada con la producción de frutos de cada planta. Por el contrario, sólo en dos años también influyó la altitud (o población) en este componente del éxito reproductivo de las plantas (Tabla 11). Debido a que en los cuatro análisis llevados a cabo no encontramos interacción significativa entre la herbivoría por cabra y la población de procedencia de las plantas, se puede concluir que la herbivoría afectó de forma similar a la producción de frutos de las plantas independientemente de a la población a la que pertenecieran éstas (Tabla 11).

Fuentes de variación	df	SS	MS	F	Signif.
1988					
Población (A)	2	1.810	0.603	16.216	0.0001
Herbivoría (B)	1	0.600	0.600	16.118	0.0004
A * B	2	0.167	0.056	1.499	0.2341
Residuales	35	1.154	0.037		
1989					
Población (A)	2	0.476	0.159	5.089	0.0054
Herbivoría (B)	1	0.189	0.189	6.076	0.0193
A * B	2	0.154	0.051	1.644	0.1987
Residuales	32	0.997	0.031		
1990					
Población (A)	2	0.063	0.032	0.676	0.5152
Herbivoría (B)	1	0.383	0.383	8.192	0.0072
A * B	2	0.024	0.012	0.252	0.7784
Residuales	34	1.590	0.047		
1991					
Población (A)	1	0.023	0.023	1.008	0.3222
Herbivoría (B)	1	0.814	0.814	35.797	0.0001
A * B	1	0.003	0.003	0.131	0.7201
Residuales	35	0.796	0.023		

Tabla 11. Resultados de los ANCOVAs realizados para cada año de estudio, utilizando como tratamiento la población y como covariante la herbivoría por ganado. "df" son los grados de libertad de cada fuente de variación, "SS" es la suma de cuadrados tipo III, "MS" es la media de cuadrado, "F" es el valor de la F de Snedecor y "Signif." es su nivel de significación estadística.

DISCUSION

1) Magnitud de la herbivoría por cabra y mosaico espacio-temporal.

En general, los herbívoros ungulados, principalmente la cabra montés, provocaron en H. spinosa una importante pérdida de capullos florales. Debido a que la herbivoría se concentró durante todo el período de estudio casi exclusivamente en la fase de fructificación, estos herbívoros actuaron

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

realmente como granívoros, alimentándose de los frutos maduros de la planta estudiada. Esto, además de ser una actividad bastante inusual en este tipo de herbívoros (Collins y Uno 1985, Focardi & Paveri-Fontana 1992), conlleva que aparezca entre la planta y las cabras una interacción ligeramente distinta a las típicas relaciones planta-herbívoro. La planta no se ve afectada por la cabra sólo debido a que pierde una fracción de sus órganos vegetativos, lo cual puede repercutir en su capacidad reproductiva, sino que además ve disminuido directamente su potencial reproductivo por la pérdida de semillas maduras (Crawley 1983, Dirzo 1984). Adicionalmente, por efectuarse la herbivoría cuando los frutos están casi formados, el efecto que tienen las cabras sobre la reproducción de las plantas se limita a la fase femenina de ésta. Sin embargo, no sólo debe cuantificarse la pérdida neta de frutos, sino también la energía invertida por la madre durante la formación de éstos.

Durante los cuatro años en los que se estudió la herbivoría por cabra, encontramos una fuerte variabilidad entre poblaciones en la pérdida de frutos debido a la acción de las cabras. Suponemos que los factores que generan estas diferencias interpoblacionales tienen que ver con el comportamiento de alimentación de las cabras. Así, tanto las cabras domésticas como las salvajes forrajearon en grupos, que oscilaron en el caso del ganado doméstico entre 100 y 200 animales, y en el caso de la cabra montés entre 20 y 50 ejemplares. Además, los grupos de alimentación comían en áreas muy limitadas, y cuando se desplazaban a otras áreas de alimentación, lo hacían siempre siguiendo las mismas veredas. De esta forma, las plantas que crecen en alguna zona frecuentada por estos mamíferos tienen más probabilidad de ser herbivorizadas que las plantas que crecen lejos de dichas áreas. De hecho, las plantas de las poblaciones A y C estaban en dos zonas de alimentación, de ganado doméstico y de cabra montés, respectivamente, lo que se tradujo en una gran presión de herbivoría. Por el contrario, las plantas de la población B estaban alejadas de cualquier área o camino utilizado habitualmente por las cabras para comer, disminuyendo de forma extrema la presión de herbivoría en estas plantas. Es interesante resaltar que las plantas de la población A, comidas sobre todo por ganado doméstico presentan un nivel de herbivoría semejante al de las plantas de la población C, comidas exclusivamente por cabras monteses. Por otra parte, las plantas de la población A no estuvieron diferencialmente herbivorizadas por cabra dependiendo que crecieran en una subpoblación u otra. Pensamos que esto es debido a que la escala espacial utilizada para diferenciar

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

entre subpoblaciones esta desajustada con respecto a la escala espacial utilizada por las cabras mientras forrajean.

Esta variabilidad interpoblacional en la magnitud de la herbivoría por cabra puede tener consecuencias importantes para los regímenes de producción de semillas de H. spinosa. Por ejemplo, Coffin & Lauenroth (1992) han mostrado que la variabilidad espacial en la intensidad de pastoreo de ganado doméstico sobre Bouteloua gracilis (Gramineae) provoca la creación de un mosaico espacial bastante heterogéneo en la cantidad de semillas producidas por esta especie con respecto a otras especies simpátricas.

También destaca el hecho de que el ganado doméstico, consumidor exclusivo de las plantas en la población A, generen una variabilidad intrapoblacional en la herbivoría mucho menor que las cabras monteses, como lo atestiguan la diferencia en los valores del coeficiente de variación para cada población, y originen distribuciones sesgadas a la derecha, donde abundan las plantas muy herbivorizadas. La forma en que ambos grupos de animales provocan la pérdida de frutos difiere ligeramente y puede causar esta diferencia en la variabilidad entre plantas. El ganado doméstico se alimenta en la población A sólo durante unos pocos días, a veces en uno sólo, debido al desplazamiento altitudinal que realizan a lo largo del verano. Además, por motivos puramente económicos, el número de animales que se alimentan de frutos de H. spinosa durante esos días es bastante elevado. Estas dos razones originan que las plantas de la población A queden literalmente arrasada, disminuyendo drásticamente la variabilidad entre plantas en la pérdida de frutos y aumentando el nivel general de pérdida de frutos. Por el contrario, las cabras monteses se mueven en grupos menos numerosos, que oscilaron durante el período de estudio entre cinco animales en la zona de la población B y 20-50 animales en la población C, lo que posibilita una mayor probabilidad de escape por parte de algunas plantas a la herbivoría, aumentando de esta forma los niveles de variabilidad y la proporción de plantas poco herbivorizadas.

El hecho de que la herbivoría se concentre en un período muy limitado de tiempo puede facilitar respuestas de rebrote en las plantas (Hik et al 1991, Simoes & Baruch 1991). Sin embargo, a pesar de que el ganado doméstico sólo se alimentan de H. spinosa durante unos pocos días en cada período anual, nosotros no hemos observados en las plantas marcadas ninguna respuesta compensatoria frente a la herbivoría producida por estos mamíferos. Yo supongo que esta

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

incapacidad de rebrote es debido a que la herbivoría se produce durante la fenofase de fructificación, posiblemente demasiado tarde para posibilitar cualquier tipo de respuesta compensatoria por parte de las plantas.

A nivel temporal, no hubo diferencia interanual en los valores promedio de presión de herbivoría, por lo que las cabras constituyen un grupo de herbívoros altamente predecibles entre años. Sin embargo, si hubo diferencia interanual en los niveles de variabilidad de herbivoría sufridos por las distintas plantas. En general, todos los años las distribuciones generadas por la herbivoría de cabra fueron leptocúrticas y sesgadas a la izquierda, lo que indica que de las 80 plantas estudiadas, una gran mayoría estuvieron herbivorizadas de forma ligera y sólo unas pocas estuvieron fuertemente herbivorizadas cada año.

2) Factores que condicionan la interacción entre las cabras y H. spinosa.

Durante la mayoría de los años en que fué estudiado, la diferencia entre plantas en herbivoría estuvo principalmente explicada por la densidad de infrutescencias y/o la cantidad de frutos exhibidos por dichas plantas, existiendo una relación positiva entre la magnitud de pérdida de frutos provocada por las cabras y la oferta de recursos por parte de las plantas. Otros caracteres vegetales, como por ejemplo el tamaño de los frutos o el tamaño de las plantas, no se correlacionaron tan fuertemente con la pérdida de frutos. En general, los caracteres utilizados por las cabras para decidir que planta herbivorizar son principalmente caracteres fácilmente observables a distancias considerables. De hecho, vemos que las cabras son atraídas por los parches, grupos de plantas o incluso plantas individuales que mayor cantidad de frutos ofrecen.

El carácter fenológicos que más intensamente, y de forma más coherente, se correlacionó con la herbivoría por cabra fué la sincronía de fructificación de las plantas, de tal forma que las plantas más sincrónicas estuvieron más herbivorizadas que las asincrónicas. En general, si unimos las dos escalas, espacial y temporal, vemos que existe un mecanismo densidad-dependiente positivo por parte de las cabras, que elijen para herbivorizar aquellos pies de planta con más frutos, más densamente distribuidos por la planta y en una época donde la oferta general de frutos es mayor. Los resultados parecen indicar que, a diferencia de lo que ocurre en predadores de semillas invertebrados (Janzen 1971, Augspurger 1981), no existe una capacidad de saciación del herbívoro provocada por

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

una desmesurada oferta de frutos. En este línea, Illius & Gordon (1992) han demostrado experimentalmente que las ovejas domesticas eligen activamente los parches de alimentos que permitan maximizar su tasa individual de ingestión, sin estar aparentemente limitadas por la cantidad de recursos disponibles. En nuestro estudio particular, suponemos que esta respuesta densidad dependiente esta originada por las características ecomorfológicas de la cabra montés y el ganado doméstico, derivadas de su afiliación filogenéticas y su talla, y que pueden resumirse en una mayor capacidad visual, una mayor tasa metabólica y de ingestión que los predadores de semillas invertebrados, una mayor capacidad de desplazamiento y una estructura social bien desarrollada (Peters 1983, Waser 1988, Slobodchikoff 1988, Fandós 1991, McNaughton 1991, Escó & Alados 1992, Focardi & Paveri-Fontana 1992, Foley & Cork 1992, Justice & Smith 1992, Illius et al 1992). Shipley & Spalinger (1992) han mostrado que la capacidad de procesar alimentos por parte de algunas especies de ungulados aumenta consistentemente con la talla del animal. La cabra montés presenta en Sierra Nevada y en otras sierras del sur de la Península un comportamiento de alimentación bastante generalista y polífago, alimentándose a lo largo de su vida de una gran cantidad de especies de plantas (Martínez 1985, Fandós 1991, García-Gonzalez & Cuartas 1992a y b, Cuartas & Garcia-Gonzalez 1992). Por esta razón, es probable que uno de los criterios que utilice para elegir que especie de planta comer sea su abundancia relativa, mostrando un comportamiento de alimentación poco selectivo análogo al que muestran otras especies de mamíferos ramoneadores (Stephen & Krebs 1986, Haukioja & Lehtilä 1992). Sin embargo, es interesante el hecho de que la herbivoría por cabra se concentre en el período de maduración de frutos. En el caso concreto del ganado domestico puede estar explicado este hecho por la época de trashumancia. Sin embargo, el rebaño de cabras monteses de la población C permanece en ella todo el verano, alimentándose exclusivamente de frutos. Existen varias hipótesis ^{post} ~~ad~~ hoc plausibles que pueden explicar este hecho. En primer lugar, puede ocurrir que la cantidad y/o calidad de los compuesto tóxicos de la planta disminuyan con la estación, concentrándose en mayor cantidad en las flores que en los frutos (Howe & Westley 1988). De hecho, podemos esperar que la distribución espacio-temporal de los metabolitos secundarios cuya función principal es defender la planta del ataque de los herbívoros se adecúe para proteger los tejidos vegetales más vulnerables e importantes (Tallamy & Krischik 1989). Provenza et al (1990) han demostrado que las cabras son capaces de apreciar el cambio estacional en la cantidad de taninos y

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

evitar comer las hojas jóvenes con mayor cantidad de compuestos dañinos. Sin embargo, esta razón no parece adecuada, sobre todo si pensamos la polifagia que exhiben los mamíferos herbívoros (ver abajo). En segundo lugar, también puede ocurrir que lo que cambie a lo largo de la estación sea el valor nutritivo de los módulos vegetales (Crawley 1983, Agren 1987, Karban 1990, Price 1991b, Norbury & Sanson 1992), de tal forma que los frutos concentren más compuestos ricos en nitrógenos y afines que las flores, siendo selectivamente elegido por los herbívoros. En general, las especies de ungulados ramoneadoras son energéticamente muy selectivas, alimentándose primordialmente en las partes de la planta con alto valor nutritivo, como los frutos (Focardi & Paveri-Fontana 1992). En esta línea, Basset (1991) muestra que el gremio de herbívoros de una especie de matorral tropical se alimenta preferentemente al principio de la estación de crecimiento de la planta, debido a que las hojas en este estado fenológico son más fácilmente digeribles. Por último, puede ocurrir que lo que cambie sea la disponibilidad de otras plantas para la cabra, de tal forma que durante el período de maduración de frutos de H. spinosa la cabra no tenga la posibilidad de elegir entre muchas especies de plantas (Norbury & Sanson 1992). La observación intensiva realizada durante cuatro años del comportamiento de alimentación del rebaño de cabras monteses que habitaban en la población C nos sugiere que la explicación más plausible es esta última. De hecho, la fructificación de H. spinosa a 3130 m de altitud tiene lugar a finales de julio y durante todo el mes de agosto, cuando la mayoría de las plantas abundantes de la zona han completado su ciclo anual. Según esto, la cabra, como muchos otros mamíferos herbívoros (McNaughton 1991) se comporta como un herbívoro mixto, que se alimenta de hierba pastando cuando ésta es disponible, y que ramonea en matorrales cuando no tiene otro alimento alternativo.

Dentro de planta, la posición específica que ocupa cada infrutescencia puede influir fuertemente en la probabilidad de supervivencia de los frutos. De hecho, los frutos dispuestos en infrutescencias del sector inferior de la planta tienen mayor probabilidad de sobrevivir que los frutos dispuestos en las infrutescencias superiores. Además, los frutos basales también tuvieron mayor probabilidad de supervivencia que los frutos apicales. Pienso que esta mortalidad diferencial dependiendo de la posición en la planta y/o infrutescencia es debido a la morfología de los individuos de H. spinosa. De hecho, como se observa en la figura --, las infrutescencias producidas cada año sobresalen (sólo parcialmente), por encima de los tallos endurecidos de las infrutescencias de los

años anteriores, quedando normalmente los frutos más basales por debajo de este nivel de espinas. Diversos estudios han demostrado que la presencia de espinas en los árboles y arbustos actúan a modo de protección frente a los herbívoros, modificando su comportamiento de alimentación (Young 1987, Milewski et al 1991). En el caso de H. spinosa, es posible que las cabras eviten dichas espinas, eliminando sólo los frutos superiores de cada infrutescencia. Este comportamiento les confiere una ventaja a las semillas madurando en frutos basales frente a aquellas que maduran en los frutos distales.

3) Efecto de la herbivoría por cabra en el éxito reproductivo de las plantas.

En general, los resultados obtenidos en nuestro estudio son similares a los obtenidos en otros estudios realizados en la zona sobre la intensidad de la interacción entre H. spinosa y C. pyrenaica (Martínez 1985). Podemos concluir de esta manera que el matorral estudiado representa una fuente de nutrientes frecuente para la cabra montés en Sierra Nevada, llegando este mamífero a eliminar hasta el 40% de los capullos florales (en forma de frutos) inicialmente producidos por las plantas. Este hecho conlleva que la herbivoría por cabra se constituya como un factor que determine de forma potente la producción de frutos de H. spinosa. Este efecto sobre el potencial reproductivo de H. spinosa provocado por los ungulados dependió tanto de la cantidad de tejido vegetal ingerida como de la calidad de dicho tejido. Como dijimos anteriormente, la cabra eliminó exclusivamente frutos, comportándose como un granívoro en sentido estricto. De esta forma, la reducción en el éxito reproductivo de las plantas no se llevó a cabo de formas indirecta, como es normal en la mayoría de las plantas, sino de forma directa (Dirzo 1984, Hendrix 1988, Lindroth 1989, Dieringer 1991).

Además de la limitación en la producción poblacional de frutos, los herbívoros mamíferos influyeron de forma significativa en la diferencia entre plantas tanto en la producción de frutos como en la fertilidad femenina. Como señalan Louda & Collinge (1992), la variación intrapoblacional en la intensidad de herbivoría por planta es un requisito necesario para que los herbívoros actúen como agentes selectivos, y provoquen respuestas defensivas en dichas plantas.

Derivado del amplio y heterogéneo espectro de herbívoros que pueden interactuar con una planta (Crawley 1983, Strong et al. 1984, Lawton & MacGarvin 1986, Howe & Westley 1988, O'Dowd & Lake 1990, 1991, Huntly 1991, Price 1991a), los mecanismos de defensa exhibido por una especie

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

vegetal para defenderse del ataque de los animales también son bastante diversos (Crawley 1983, Coley 1987, Lindroth 1989, Whitham et al 1991). Sin embargo, las posibilidades de defensas por parte de la planta aparentemente se restringen cuando consideramos exclusivamente el gremio de herbívoros mamíferos. Por ejemplo, frente a herbívoros polívoros con hábitos alimenticios altamente generalistas, como es el caso de los vertebrados en general (Crawley 1983, Lindroth 1988, 1989, McNaughton 1991), la adquisición reiterada de metabolitos secundarios, compuestos químicos nocivos que repelen o inhiben el crecimiento poblacional de insectos fitófagos especializados (Futuyma 1983, Choudhury 1988), pierde gran parte de su valor (Robbins et al 1987a, b, Lindroth 1988, pero ver Edelstein-Keshet & Rausher 1989). En el caso concreto de las crucíferas existe un conjunto de compuestos químicos denominados genéricamente glucosinolatos cuya función aparentemente es impedir la herbivoría (Harborne 1983, Chew 1988, Renwick 1988, Lockwood & Belkhiri 1991). H. spinosa posiblemente posea algunos glucosinolatos, a pesar de lo cual es ampliamente comida por el ganado. En general, bastantes especies de crucíferas son normalmente ingeridas por vertebrados (p. ej Moricandia moricandioides, Capsella bursa-pastoris, Diplotaxis spp, Thlaspi alpestre, Eruca vulgaris, obs. per., Streptanthus bracteatus, Dieringer 1991). Adicionalmente, la forma de crecimiento que posea una especie vegetal influye también en el tipo de defensa antiherbívoro exhibida (Crawley 1986, Bryant et al 1988). Por ejemplo, las plantas leñosas en general tienen una menor cantidad de defensas químicas (Herrera 1982, Futuyma 1983), o una menor capacidad de rebrote (McNaughton 1992) que las plantas herbáceas. Sin embargo, las plantas leñosas, normalmente de crecimiento lento, están proporcionalmente más limitadas que las plantas anuales, con una tasa de crecimiento mayor, para responder generacional o individualmente al ataque de los herbívoros (Coley et al 1985, Coley 1987), lo que hace necesario la presencia de mecanismos de defensa eficaces (Coley 1987). Un sistema defensivo ampliamente utilizado por las plantas leñosas para defenderse de los mamíferos herbívoros son las espinas (Young 1987, Bazely et al 1991, Milewski et al 1991). De hecho, como hemos visto anteriormente, la barrera mecánica creada por los tallos endurecidos evita que los ungulados puedan acceder al tejido vegetativo de la planta madre. Durante los cuatro años que duró el estudio, no observamos daños provocados por la cabra en tallos u hojas. Secundariamente, la presencia de espinas en H. spinosa provoca que la cabra herbivoree sólo parcialmente las infrutescencias de la planta, diluyéndose la herbivoría entre varias ramificaciones de la

Interacción entre los herbívoros mamíferos y H. spinosa

planta en vez de concentrarse en unas pocas, lo que podría ser más perjudicial para la planta atacada (Marquis 1992).

Sin embargo, H. spinosa se encuentra frente a una serie de presiones selectivas opuestas. Para poder ser polinizada, tanto por los insectos como por el viento, tiene que lanzar las flores por encima de dicha barrera mecánica, lo que origina que los frutos resultantes de esas flores sean fácilmente atacables por los herbívoros ramoneadores. De esta forma, a pesar de la relativa inaccesibilidad del tejido vegetativo a la boca de las cabras, estos herbívoros afectan dramáticamente a la planta madre disminuyendo directamente su éxito reproductivo. Para poder contrarrestar el efecto negativo de estos herbívoros, una estrategia que posiblemente haya utilizado esta planta es la de producir cientos, incluso miles de frutos, con pocas semillas en cada uno de ellos (un máximo teórico de cuatro semillas por fruto), diluyéndose el efecto dañino de las cabras.

*INTERACCION ENTRE
LOS PAJAROS GRANIVOROS
Y H. spinosa*

INTRODUCCION

Los pájaros juegan un papel importante, tanto a nivel evolutivo como ecológico, en la adecuación de bastantes especies de plantas. De hecho, la dispersión de una gran cantidad de especies vegetales, tanto angiospermas como gimnospermas, es llevada a cabo por los pájaros frugívoros (Janzen 1983, Howe & Westley 1986,1988, Snow & Snow 1988, Herrera 1989b, Fleming 1991). Para ello, las plantas producen, mediante la modificación del ovario en las angiospermas, una cubierta nutritiva alrededor de las semillas que sirve de alimento a los pájaros frugívoros, y éstos a su vez defecan las semillas en condiciones aceptables de germinabilidad y crecimiento (Howe & Westly 1988). Como consecuencia, sólo las plantas productora de frutos carnosos son legítimamente dispersadas mediante endozoocoria por los pájaros (Snow & Snow 1988). Esta interacción mutualistas entre plantas y pájaros frugívoros ha atraído bastante la atención de los investigadores, y actualmente existe un gran acúmulo de conocimiento sobre sistemas de dispersión en donde intervienen pájaros (Gutián 1987, 1989, Gutián & Sánchez 1992, Gutián et al 1992, Herrera 1981*,1982b*, 1984a, b,c,e*,f*, 1985b*, 1987*, Herrera & Jordano 1981*, Jordano 1982*, 1987, 1989, 1992, Obeso 1986*, Zamora 1990; por citar sólo estudios realizado con especies ibéricas).

Sin embargo, no todas las angiospermas producen frutos carnosos. El 52% de las familias de angiospermas actuales producen frutos secos en vez de frutos carnosos (Fleming 1991). Estas plantas productoras de frutos secos (cápsulas, silículas, silcuas,...) no suelen utilizar para su dispersión a los pájaros que se alimentan de sus frutos. Al contrario, el efecto neto que provocan los granívoros en el éxito reproductivo de las plantas es generalmente negativo, predando directamente sobre sus semillas. Por lo tanto, entre estos dos grupos de organismos se establece una relación primordialmente antagónica, mucho más cercana a la predación de semillas que a la dispersión de las mismas. De esta forma, las presiones selectivas que puede generar en la planta la granivoría por aves son conceptualmente idénticas a las provocadas por otros animales que se alimenten de esas plantas.

La mayoría de los estudios que existen sobre relaciones entre plantas y las especies de pájaros que se comen sus semillas analizan casi exclusivamente la ecología de uno de los miembros de la pareja interactiva, el pájaro. De esta forma, existen bastantes estudios sobre la ecología social (p. ej Cody 1971, Eichinger & Moriarty 1985), la alimentación (Willson 1971, Abbott & Abbott 1975, Milewski 1978,Schluter 1982), el comportamiento alimenticio (Glück 1985, 1986, 1987, Greig-Smith

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

1987), la selección de hábitat, o el comportamiento antidepredador de las especies de aves granívoras. Sin embargo, el efecto que estas mismas especies tienen sobre la producción de semillas, la distribución espacial o cualquier otro parámetro estimador del éxito reproductivo de las plantas permanece aún en la mayoría de los casos desconocido (pero ver Nilsson & Wästljung 1987, Wästljung 1989, Galetti & Rodrigues 1992).

En el presente capítulo, estudiamos la interacción que surge entre H. spinosa y un pájaro granívoro que se alimenta de sus semillas, el pardillo Carduelis cannabina (Fringilidae). El capítulo puede dividirse en dos secciones bastante diferenciadas. En la primera parte, se analiza la ecología social y de alimentación del pardillo durante su fase postreproductora, que es básicamente el período en el que se alimenta de semillas de H. spinosa. En la segunda parte del capítulo, siguiendo un esquema similar al efectuado en los capítulos anteriores, analizamos básicamente el mosaico espacio-temporal que surge entre esta pareja de especies, los rasgos vegetales que más se correlacionan con la granivoría por pardillo y, finalmente, el efecto neto de los pájaros en el éxito reproductivo de la planta.

MATERIAL Y METODOS

1) Determinación del gremio de granívoros

Para poder determinar que especie de pájaros granívoros se alimentaban preferentemente de los frutos de H. spinosa, realizamos durante el mes de agosto de los años 1988 y 1989 censos puntuales de 15 minutos de duración repartidos entre las tres poblaciones de plantas permanentemente marcadas. En cada censo nos situábamos en alguna zona desde donde controláramos toda la población de planta, y anotábamos todas las especies de granívoros que se alimentaban en H. spinosa. Sólo consideramos los pájaros que comieron alguna silícula de la planta estudiada durante el tiempo que duró el censo. En total realizamos 87 censos, que corresponden a 1305 minutos de observación neta.

2) Comportamiento de alimentación de los pardillos

El comportamiento de forrajeo de los pardillo, la especie que casi exclusivamente se alimentó de frutos de la planta estudiada (ver Resultados), fue estudiado durante 1988 y 1989 en las dos poblaciones de H. spinosa de menor altitud (poblaciones A y B). Para ello, cada individuo que estaba en claro comportamiento de alimentación fué observado como máximo 5 minutos mediante binoculares 8x30, grabando en una cinta magnetofónica los siguientes parámetros: tiempo que permanece el pardillo comiendo en el parche, sexo y edad cuando fue posible determinar, tamaño de bando, número de picadas y número de vigilancias efectuadas por el pardillo, tamaño y densidad de frutos de la planta sobre la que comía el pardillo, y número de vuelos entre distintas plantas efectuadas por el pájaro a lo largo de la secuencia de alimentación. En una submuestra del total de todas las secuencias cuantificamos mediante la utilización de un cronómetro adicional el tiempo empleado por los pardillo en seleccionar un fruto determinado, así como el tiempo empleado en una vigilancia individual. Finalizabamos la secuencia de observación cuando el pájaro dejaba de alimentarse o cuando abandonaba el parche de alimentación. Cuando los pájaros formaban bandos, normalmente observamos el comportamiento de alimentación de todos los integrantes del grupo. En total realizamos 481 secuencias de forrajeos, lo que supuso 2334 minutos de observación neta. Para aumentar la independencia de las muestras, intentamos no realizar más de una secuencia de forrajeo por individuo y día (Martin & Bateson 1986). Las observaciones de alimentación inferiores a 20 segundos o realizadas con juvenes inexpertos fueron omitidas (Gluck 1986), salvo para aquellos análisis dependientes de la edad o el tiempo.

Carduelis cannabina es un pájaro que posee un comportamiento social bien establecido, comiendo la mayoría de las veces en compañía de conoespecíficos. Por esta razón, el análisis metodológico de los datos estuvo basado ampliamente en los modelos de optimización, de alimentación en grupo y en la teoría de forrajeo (Krebs & McCleery 1984, Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986, Giraldeau 1988, Stephens 1990). En general, estos modelos suponen que un pájaro tenderá durante un período de alimentación a minimizar la relación costo/beneficio (Pulliam & Caraco 1984). En el caso de pájaros comiendo en grupo, el tiempo total que emplea cada individuo en forrajear es fruto de sumar el tiempo real empleado en comer, denominado tiempo de alimentación, y el tiempo empleado en otras actividades no alimenticias, principalmente en comportamiento

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

antipredador, llamado tiempo de vigilancia, y en comportamiento de interferencias con conespecíficos (Caraco et al 1980, Elgar 1989). Estas dos últimas actividades son consideradas excluyentes (Hogstad 1988a, Elgar 1989). El tiempo de alimentación puede dividirse a su vez en tiempo empleado en seleccionar los frutos, tiempo de selección, y el tiempo requerido para picarlo y descascarillarlo, denominado tiempo de manejo (Pulliam 1980). La tasa de consumo, medida como el número de frutos que ingiere cada pardillo por unidad de tiempo, depende de estos dos componentes (Sullivan 1984). El tiempo de manejo es considerado constante debido a que los pardillos se alimentan de silículas de la misma especie de planta (Pulliam 1980, Benkman 1987). El tiempo de vigilancia es el tiempo global que emplea un pardillo durante una secuencia de alimentación en levantar la cabeza y escudriñar buscando posibles depredadores. Depende primordialmente del número de veces que vigile por unidad de tiempo, tasa de vigilancia, y de la duración de cada vigilancia individual. La tasa de vigilancia se halló dividiendo el número de veces que vigila cada pardillo por el tiempo que dura cada secuencia de alimentación (Sullivan 1984). El tiempo global de vigilancia de cada bando se obtiene multiplicando el tiempo de vigilancia individual por el número de pájaros en cada bando (Gluck 1987).

Los análisis estadísticos usados fueron primordialmente no paramétricos, debido a la naturaleza específica de los datos asociados a rasgos conductuales (Martin & Bateson 1986). Utilicé un modelo de regresión logística para analizar el efecto del tamaño de bando en el comportamiento antidepredador del pardillo. Este modelo estima la probabilidad de elegir cada nivel de la variable dependiente, en nuestro caso el tamaño de bando, dependiendo de los valores de la variable regresora, la tasa de vigilancia (JMP Inc, 1985). Es decir, utilizando este análisis podemos hallar la probabilidad de que, en un valor concreto de tasa de vigilancia, el pardillo observado pertenezca a un grupo de tamaño determinado. Siempre ocurre que para cada valor de la variable regresora, la suma de las probabilidades parciales correspondientes a cada nivel de la variable nominal es uno (JMP Inc, 1985). La significación del modelo global se realiza mediante un análisis iterativo de verosimilitud en el que obtenemos una chi cuadrada que examina la hipótesis de que la variable independiente no tenga efecto sobre la dependiente. El efecto conjunto de todas las variables independientes relevantes sobre la tasa de depredación de los pardillos se ha analizado mediante un modelo log-lineal, debido a la presencia de variables continuas y variables discretas.

3) Intensidad de granivoría y variabilidad espacio-temporal en el efecto de C. cannabinna sobre H. spinosa

La interacción entre A. cannabinna y H. spinosa fue estudiada durante el período 1988-1991. El protocolo de muestreo fué idéntico al utilizado para el estudio de la herbivoría floral (ver capítulo 2): En 1988-1990 marcamos 5 inflorescencias de 20 plantas de la población A, 10 en cada subpoblación, y de 10 plantas de las restantes poblaciones. En 1991 marcamos 5 inflorescencia de 20 plantas de la población B y otras 5 inflorescencias de 20 plantas de la población C. Cada año fueron marcados 200 inflorescencias, con un total de 2194 capullos florales marcados en 1988, 2177 en 1989, 2119 en 1990 y 2398 en 1991. Una vez que empezaban a formarse los primeros frutos, visitabamos periódicamente (cada tres o cuatro días) las infrutescencias, anotando cuantos frutos habían sido eliminado por los pájaros granívoros. El efecto de los pardillo fue fácil de distinguir de los únicos granívoros de H. spinosa, las cabras, debido a que los pájaros eliminaban los frutos uno a uno, dejando la mayoría de las veces en las infrutescencias parte de la silícula predada.

Los análisis estadísticos utilizados para estudiar la variabilidad espacio-temporal de la granivoría por pardillos han sido también idénticos a los utilizados en los capítulos anteriores.

4) Factores que influyen en la diferencia entre plantas en la intensidad de granivoría

Cada planta de H. spinosa en la que se estudió la pérdida de frutos por los pardillos fue caracterizada según unos parámetros morfológicos y fenológicos. Los rasgos morfológicos escogidos fueron el tamaño de la planta, el número de frutos por infrutescencias, la densidad de infrutescencia y el tamaño de los frutos. Estos rasgos fueron elegido en base a criterios de comportamiento de alimentación en pájaros granívoros. Los rasgos fenológicos son la duración, fecha y sincronía de fructificación. La cuantificación de todos estos rasgos ha sido explicado en capítulos anteriores.

El análisis estadístico utilizado para estudiar la relación entre los caracteres morfológicos o fenológicos de cada planta y su nivel de granivoría por pardillo ha sido básicamente de tipo exploratorio. Para ello, utilizamos modelos de regresión múltiple, previa transformación logarítmica de los datos (Zar 1984).

5) Relación entre granivoría por pardillos y éxito reproductivo en H. spinosa

Los componentes del éxito reproductivo de H. spinosa estudiados han sido la proporción de flores que cuajan a frutos y la fertilidad femenina. La forma en que estimamos ambos parámetros ha sido explicada en capítulos anteriores. El análisis de la relación entre la granivoría por pardillos y los dos estimadores relativos del éxito reproductivo de la planta también ha sido explicado en capítulos anteriores. De esta forma, hemos realizado pruebas paramétricas y no paramétricas (Ver Capítulo anterior)

RESULTADOS

1) Gremio de granívoros

Sólo encontramos durante el período de estudio dos especies de pájaros granívoros que se alimentaran de las silículas de H. spinosa, el pardillo (Carduelis cannabina) y el verdecillo (Serinus serinus). Sin embargo, como observamos en la figura 1, el pardillo fué mucho más abundante y constante como granívoro de H. spinosa que el verdecillo. De hecho, esta última especie sólo apareció en la población B, debido a que en aquella zona la planta estudiada crece entremezclada con Thymus serpyllodes, alimento preferido por este pájaro (observación personal). La abundancia de pardillos aumentó con la altitud, siendo máxima en la población C (Fig 1).

Como se observa en la figura 2, más del 75% de los bandos de pardillos que encontramos en Sierra Nevada durante el tiempo que duró el estudio estaban compuestos por menos de cinco pájaros. Por el contrario, los bandos de 6 ó 7 pájaros fueron bastante anecdóticos, y se formaban normalmente por la unión esporádica de dos grupos menos numerosos. Sólo encontramos dos bandos con ocho integrantes, siendo el número máximo de pájaros observados por bando durante el tiempo que consideramos postreproductivo. En general se observa que durante el período postreproductor, el pardillo forma bandos familiares con una hembra adulta, un macho adulto y varios juvenes.

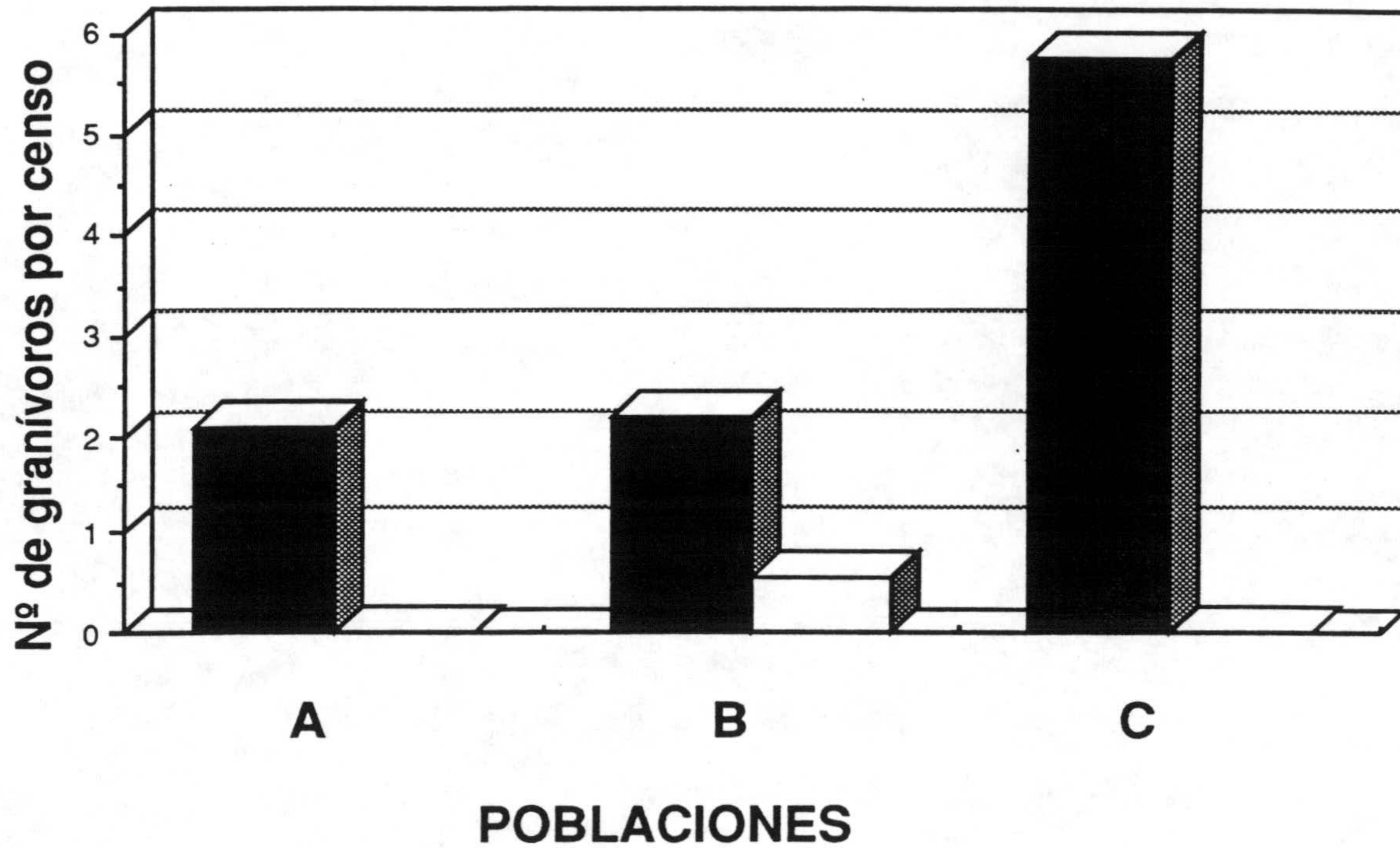


Figura 1: Abundancia promedio, expresada como número de pájaros por 15 minutos, de las dos especies de granívoros encontrados alimentándose de frutos de *H. spinosa*. Barras negras, *Carduelis cannabina*, barras blancas, *Serinus serinus*.

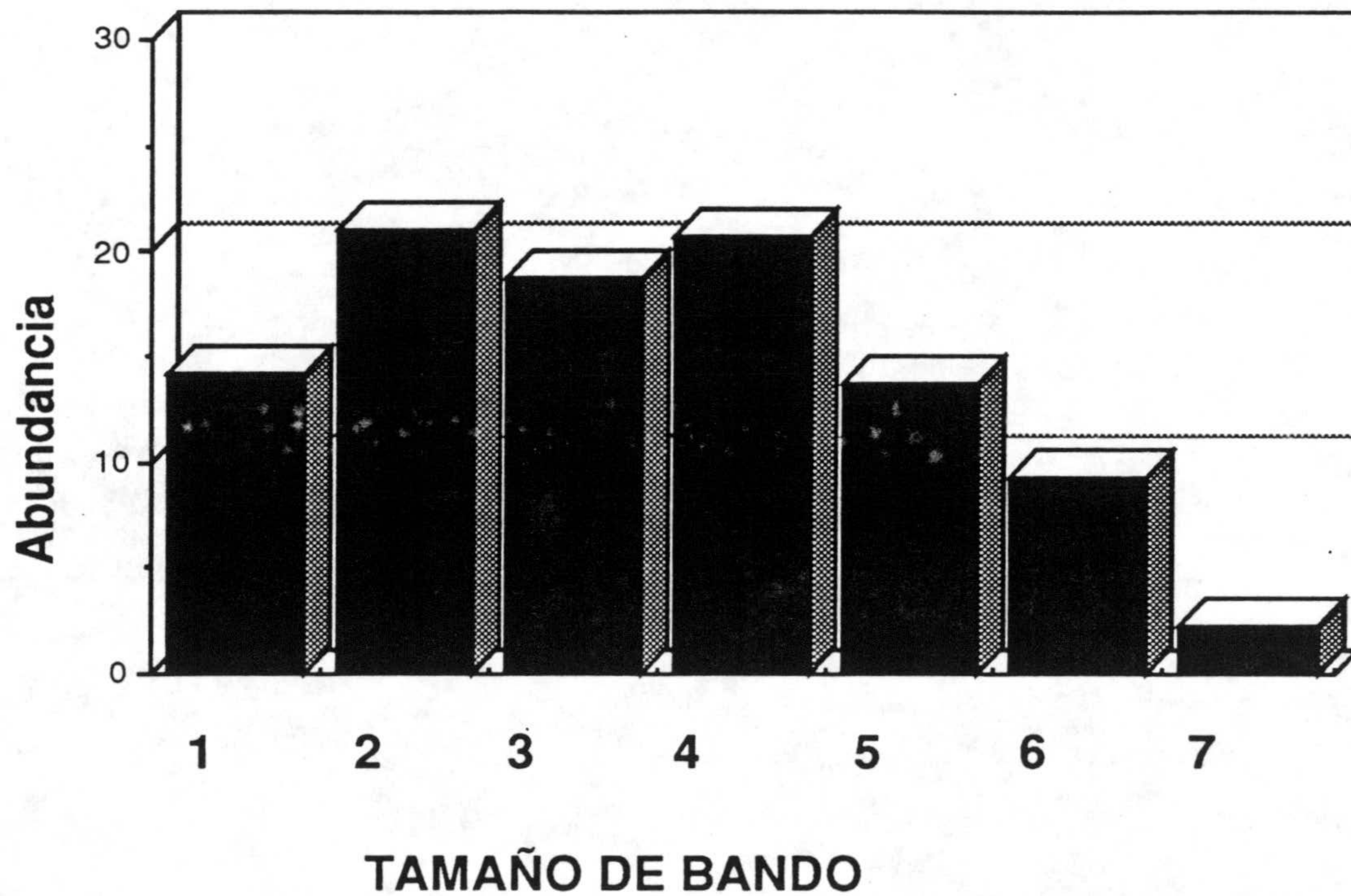


Figura 2. Abundancia, expresada como porcentaje del total de observaciones, de los distintos tamaños de bando en *C. cannabina* (n=474).

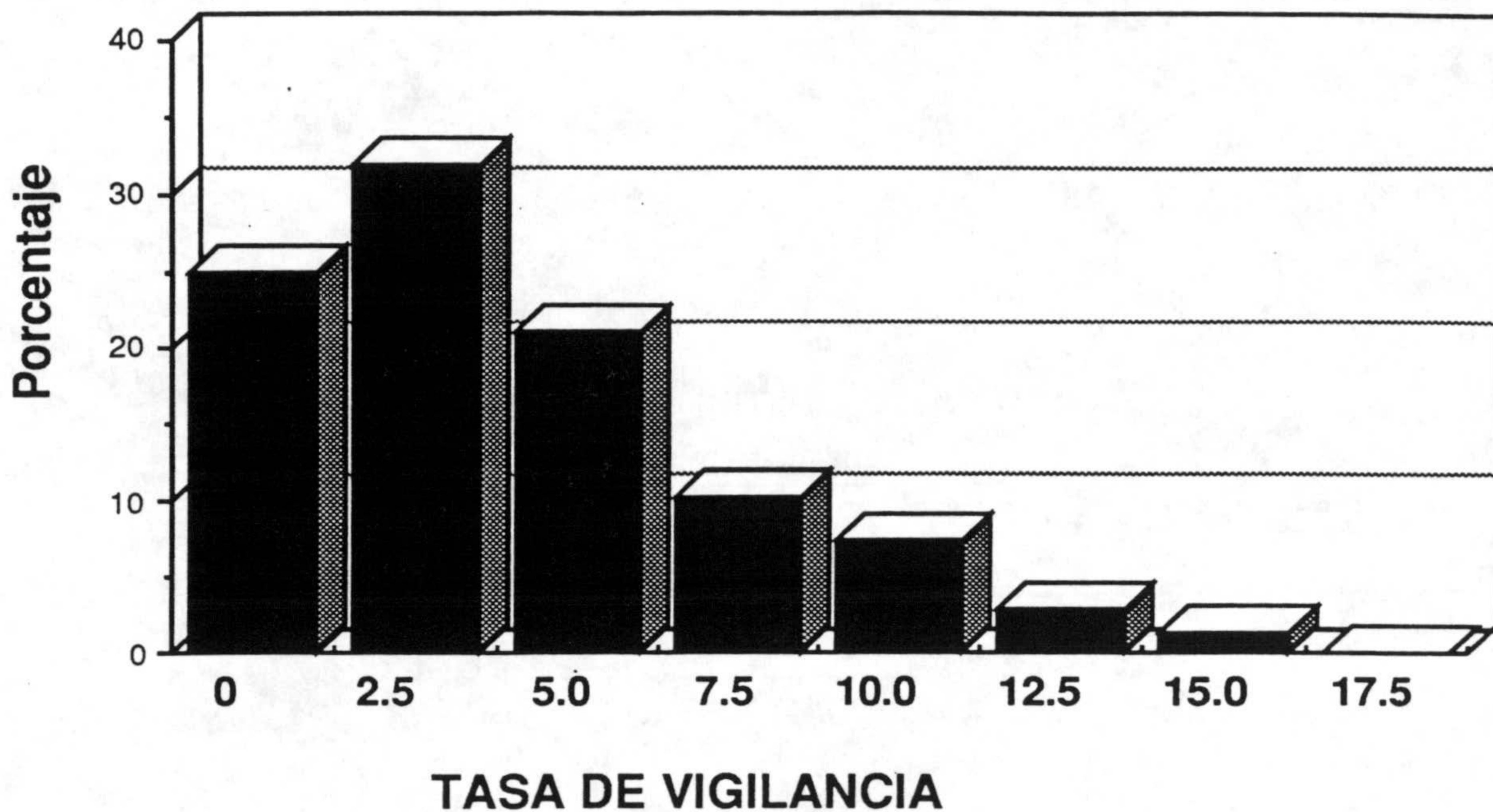


Figura 3: Distribución de frecuencias, expresada en porcentaje, de las tasas de vigilancias (n=387) para *C. cannabina*.

2) Comportamiento antipredador de los pardillos

La tasa de vigilancia individual promedio (\pm SD) fue de 5.01 ± 3.64 vigilancias por minuto (n=387), aunque existió una gran variabilidad entre secuencias en este parámetro (CV=72.64%). Sin embargo, como se puede observar en la figura 3, la mayoría de los pájaros presentaron tasa de vigilancias menor a la media, y sólo en unas pocas secuencias apareció una tasa mayor a 10 vigilancias por minuto. Esto origina que la distribución de frecuencias halladas con las tasas de vigilancias sea leptocúrtica (curtosis=0.275) y ligeramente sesgada a la derecha (sesgo=0.78).

La tasa de vigilancia individual dependió fuertemente del tamaño de bando ($X^2=105.99$, $gl=1,387$, $p=0.0001$, Análisis de máxima verosimilitud), explicando sin embargo esta variable sólo el 8% de la variación hallada en la tasa de vigilancia de los pardillos ($R^2=0.0818$). Como observamos en la figura 4, a medida que aumentamos la tasa de vigilancia, las probabilidades de que los pardillos pertenezcan a bandos muy pequeños aumenta considerablemente. Por esta razón, existe diferencia significativa entre los pájaros pertenecientes a bandos de distintos tamaños en el número promedio de vigilancias por minuto que realizaban, disminuyendo el valor de este parámetro gradualmente con

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

el tamaño de bando ($F=13.018$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía, Tabla 1). Los pardillos que presentaron mayores tasas de vigilancia fueron los que estaban en bandos formados por uno o dos componentes (Tabla 1).

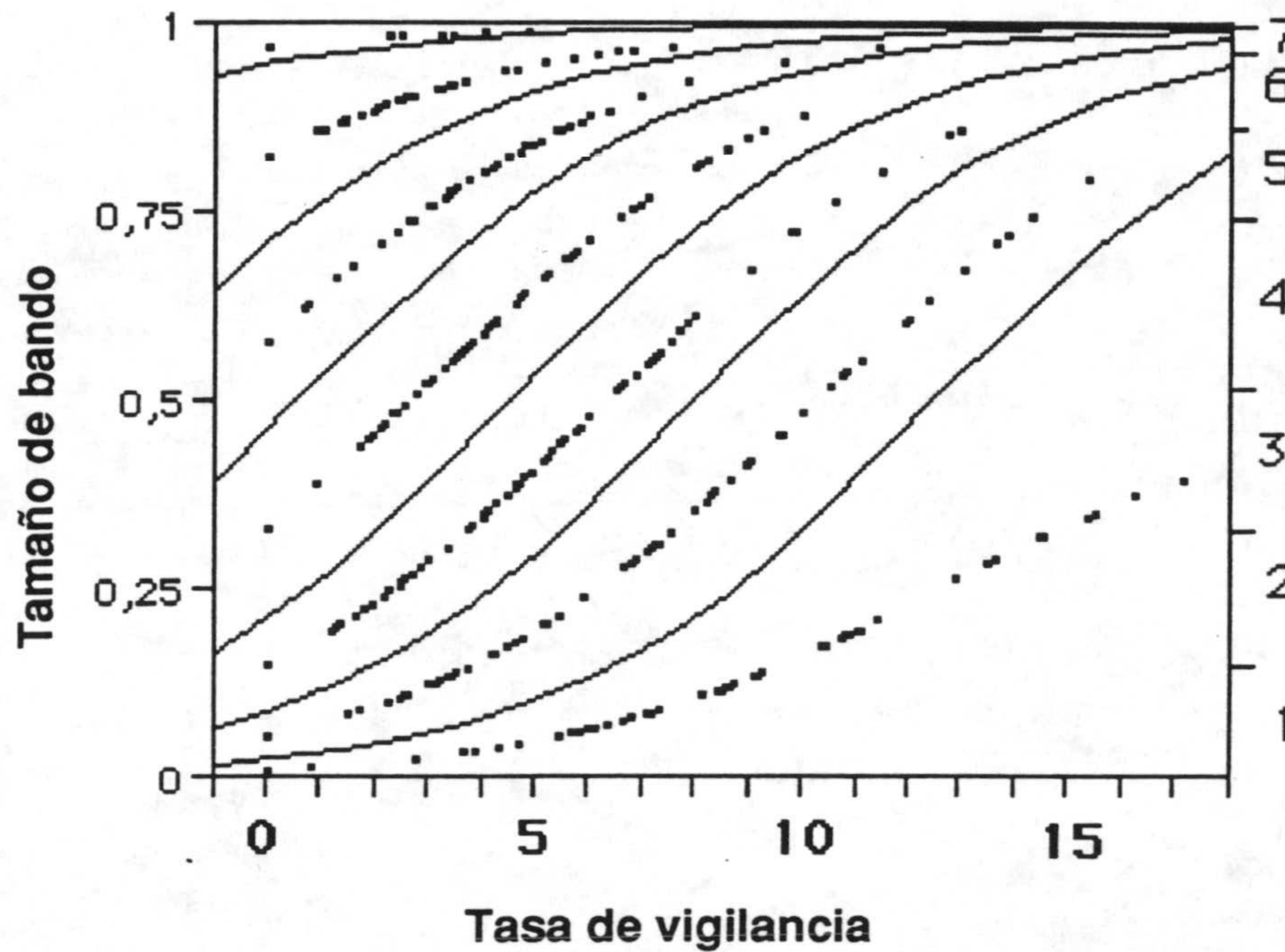


Figura 4. Diagrama que representa el modelo logístico hallado para la tasa individual de vigilancia con respecto al tamaño de bando en *C. cannabina*. Cada curva logística en el gráfico corresponde a la probabilidad acumulativa de cada factor de la variable Y (tamaño de bando) con respecto a la variable continua X (tasa de vigilancia), de tal forma que en cualquier punto del eje X, la probabilidad de que un punto pertenezca a un determinado nivel de la variable dependiente es igual a la distancia sobre el eje de probabilidad para ese nivel, y la adición de las probabilidades de todos los grupos debe sumar la probabilidad total (1) (JMP Inc. 1985).

Tamaño de bando	N	Tasa de vigilancia	SD	SE
1	67	8.70a	5.03	0.61
2	100	6.25b,d	7.02	0.70
3	89	5.11a,b	3.23	0.34
4	98	3.50b,e	3.13	0.32
5	65	2.99c,e	2.64	0.33
6	44	2.66c,d	2.52	0.38
7	18	2.86b,c	3.15	0.74

Tabla 1. Diferencia en la tasa de vigilancia promedio dependiendo del número de pardillos por bando. N es el número de observaciones, SD es la desviación típica y SE es el error típico. Las medias seguidas por distintas letras son estadísticamente diferentes a $p<0.05$ según la F de Scheffe.

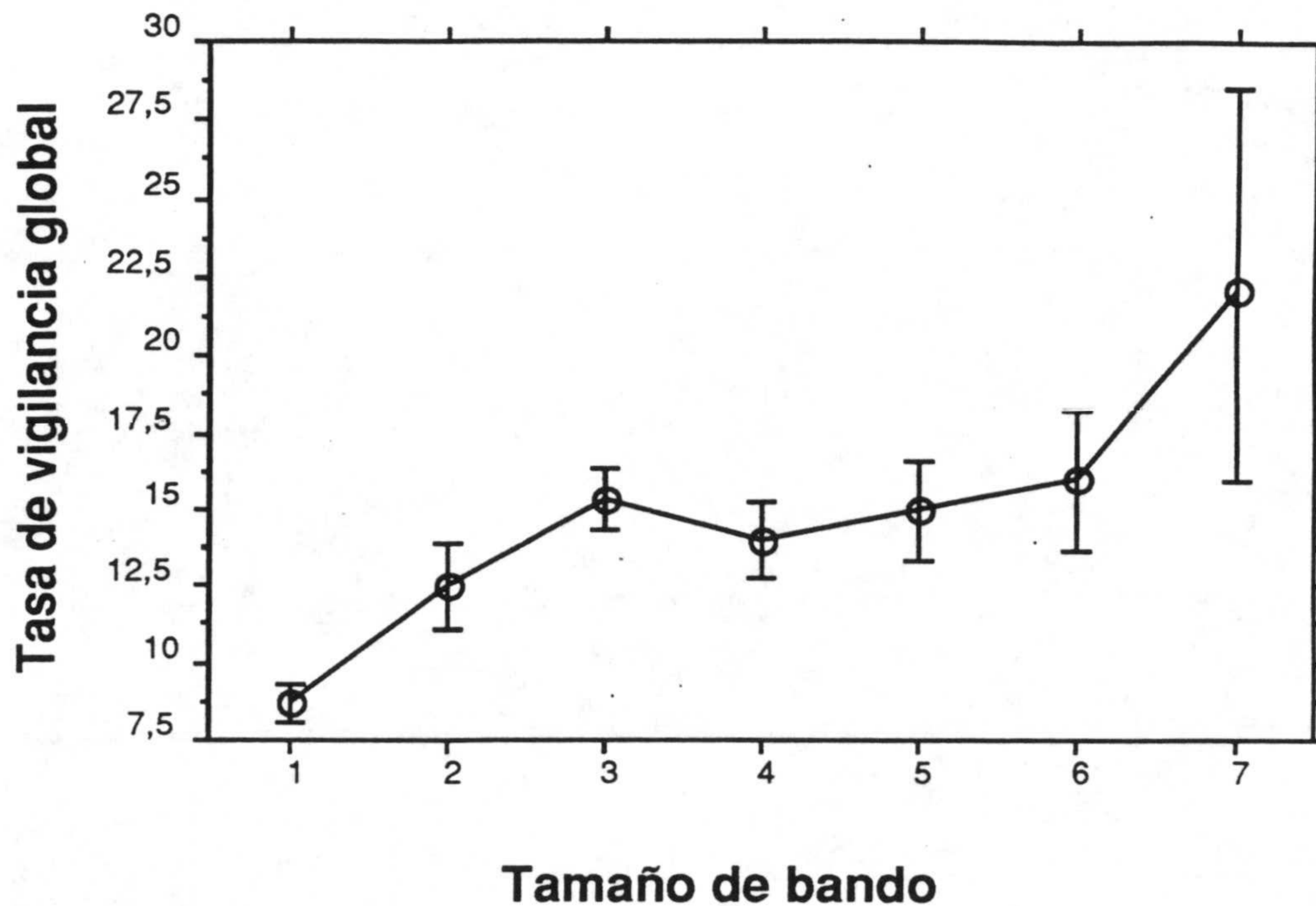


Figura 5. Relación entre el tamaño de bando y la tasa de vigilancia global de dichos bandos en *C. cannabina*. Se muestra la media y el error típico.

A pesar de que la tasa individual de vigilancia disminuye a medida que aumenta el tamaño de bando, la vigilancia global del grupo aumenta significativamente ($F=3.542$, $gl=6,467$, $p=0.0019$, ANOVA de una vía, Fig 5) cuando aumentan el número de componentes de éste.

Otro correlato que se relacionó significativamente con la tasa de vigilancia fue el tiempo de permanencia de cada pájaro individual en un parche alimenticio determinado. Los pardillos incrementaron paulatinamente su tasa de vigilancia a medida que aumentaba el tiempo comiendo en el mismo matorral ($r_s=0.113$, $n=490$, $p=0.04$). El número de pardillos que están comiendo en la misma planta también influyó significativamente en la tasa de vigilancia ($H=27.707$, $p=0.0001$; prueba de Kruskal-Wallis), relajándose el comportamiento antidepredador a medida que aumentaba el número de pájaros en inmediata proximidad (Tabla 2).

El número de veces que un pardillo vigila por minuto también dependió del sexo ($U=204$, $p=0.03$, $n=50$, prueba de Mann-Whitney) y la edad ($U=139.5$, $p=0.0001$, $n=68$, prueba de Mann-Whitney), siendo máxima en los adultos y en los machos (Tabla 3). Sin embargo, la tasa de vigilancia no estuvo influida por la densidad de semillas de cada matorral ($r_s=0.07$, $n=48$, $p=0.666$, correlación de rangos de Spearman.) ni por el tamaño del matorral donde comían los pájaros ($r_s=-0.03$, $n=462$, $p=0.586$, correlación de rangos de Spearman).

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

N. pájaros por planta	N	Tasa de vigilancia	SD	SE
1	229	5.690 ^a	3.778	0.250
2	99	4.513 ^b	3.318	0.333
3	29	3.333 ^c	2.259	0.420
4	14	2.045 ^d	2.399	0.641
5	5	2.224 ^c	3.340	1.494

Tabla 2. Diferencia en la tasa de vigilancia dependiendo del número de pardillos compartiendo un matorral. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación típica y SE es el error típico. Las medias seguidas por diferentes letras son estadísticamente distintas a $p < 0.05$ según la prueba de rangos de Wilcoxon.

Fuente de variación	N	Tasa de vigilancia	SD	SE
SEXO				
Macho	25	7.510	4.208	0.842
Hembra	25	5.065	3.475	0.695
EDAD				
Joven	18	1.971	2.897	0.683
Adulto	50	6.288	4.014	0.568

Tabla 3. Tasa de vigilancia media, expresada como el número de veces que cada pardillo vigila por minuto, de C. cannabinna dependiendo del sexo o edad. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación típica y SE es el error típico.

Cuando consideramos conjuntamente todas las variables que pueden influir en el comportamiento antidepredador de los pardillos, obtenemos un modelo log-lineal estadísticamente significativo ($F=12.762$, $p=0.0001$, $n=362$), que explica el 34% de la variabilidad en la variable dependiente ($R^2=0.339$). De todas las variables independientes consideradas, el tamaño de bando y la edad del pardillo fueron las únicas que se correlacionaron significativamente con la tasa de vigilancia de los pardillos (Tabla 4).

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	F	p
Edad	2	245.1169	13.338	0.0001
Tiempo	1	17.4019	1.894	0.1697
Tamaño bando	9	1058.9226	12.805	0.0001
Pardillo en planta	1	28.4331	3.094	0.0794
Tamaño planta	1	0.6338	0.069	0.7930

Tabla 4. Análisis log-lineal de la tasa de vigilancia individual (número de vigilancias por minuto). gl son los grados de libertad de cada efecto, F es el valor del estadístico F para cada efecto y p es la probabilidad. El efecto del sexo ha sido eliminado del análisis porque introducía fenómenos de singularidad.

4) Comportamiento alimenticio del pardillo

Los pardillos comieron como promedio (\pm SD) 21.54 ± 6.83 ($n=375$) frutos de H. spinosa por minuto (tasa de consumo). Sin embargo, existe una gran variabilidad entre secuencias (CV=39.93%), encontrándose más del 40% de las secuencias con tasa de consumo inferior a 20 frutos por minuto (Fig 6). Esto origina que la distribución de frecuencias hallada a partir de las tasas de consumos sea fuertemente leptocúrtica (curtosis=3.44) y esté ligeramente sesgada a la derecha (sesgo=0.74).

La tasa de consumo no se relacionó estadísticamente ni con el número de pardillos que había comiendo en el mismo matorral ($H=6.116$, $p=0.191$, $n=364$, Análisis de varianza de Kruskal-Wallis), ni con el tamaño de bando ($H=8.714$, $p=0.190$, $n=364$, Análisis de varianza de Kruskal-Wallis). Tampoco influyeron en la tasa de consumo el tiempo de permanencia del pardillo en un parche de alimentación determinado ($r_s = -0.033$, $p=0.474$, $n=481$), el sexo de los pardillos ($U=0.036$, $p=0.8505$, $n=50$, Análisis de varianza de Mann-Whitney), ni el tamaño de la planta sobre la que se alimentaba el pardillo ($r_s = -0.024$, $p=0.654$, $n=363$).

Por el contrario, encontramos una correlación fuertemente significativa entre el tiempo de permanencia en un parche por un determinado pájaro y la variabilidad en la tasa de consumo, medida como la dispersión de cada dato con respecto al promedio ($r_s = -0.202$, $p=0.001$, correlación de rangos de Spearman). La densidad de frutos dentro de cada matorral se correlacionó marginalmente con el número de frutos comidos por unidad de tiempo, de tal forma que a mayor densidad de frutos encontramos una menor tasa de consumo por parte de los pájaros ($r_s = -0.271$, $p=0.090$, $n=40$).

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

Sin embargo, un factor que influye significativamente en la tasa de consumo es la edad del pardillo ($H=51.99$, $p=0.0001$, $n=68$, Prueba de Kruskal-Wallis), de tal forma que los pájaros jóvenes comieron mucho menos frutos por minuto que los pájaros adultos (Tabla 5).

Edad	N	Tasa de consumo	SD	SE
Adulto	50	23.351	8.043	1.137
Joven	18	9.866	6.311	1.488

Tabla 5. Diferencia en la tasa de consumo (número de frutos comidos por minuto) entre pájaros adultos y pájaros jóvenes. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación típica, SE es el error típico.

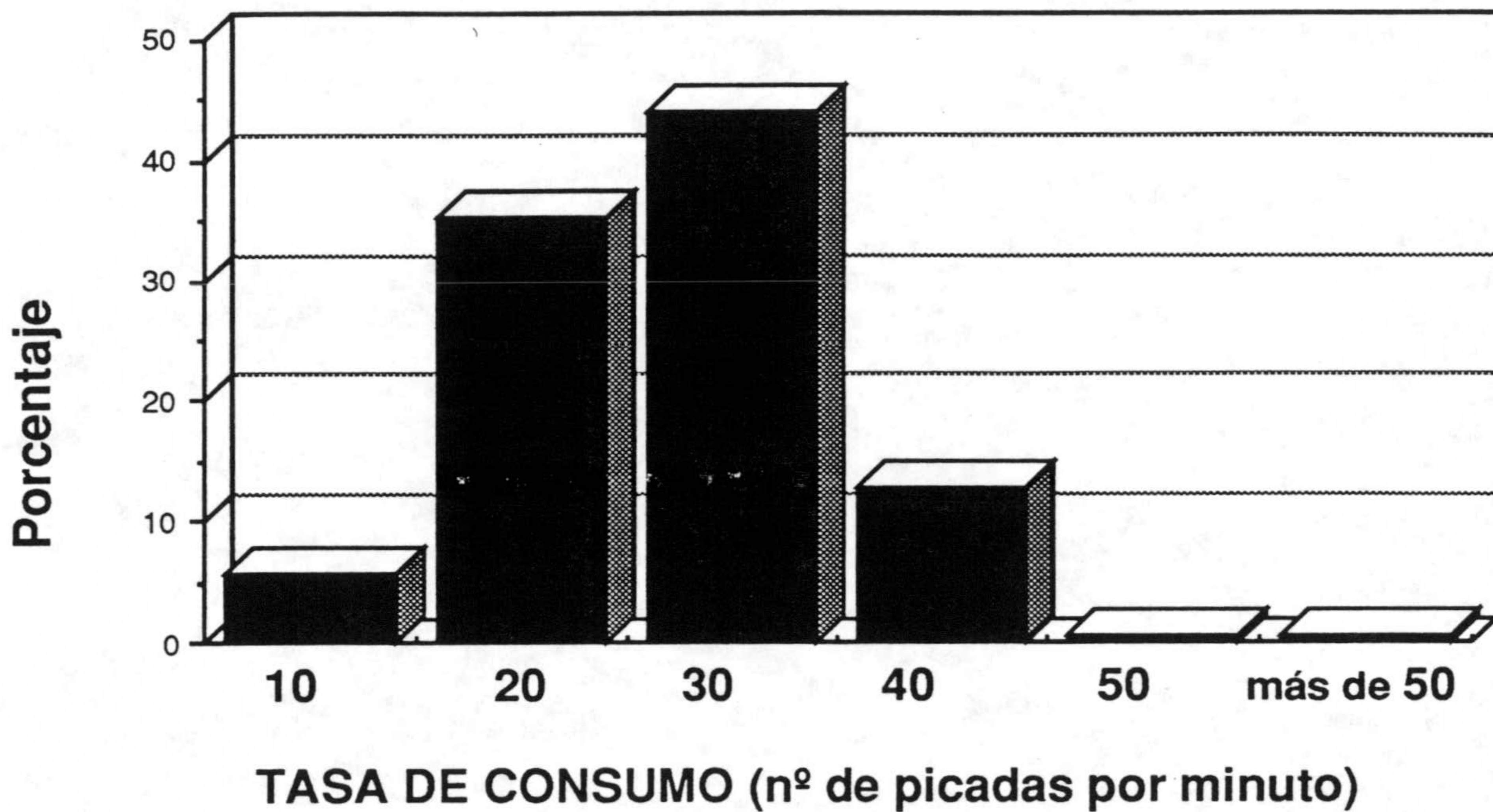
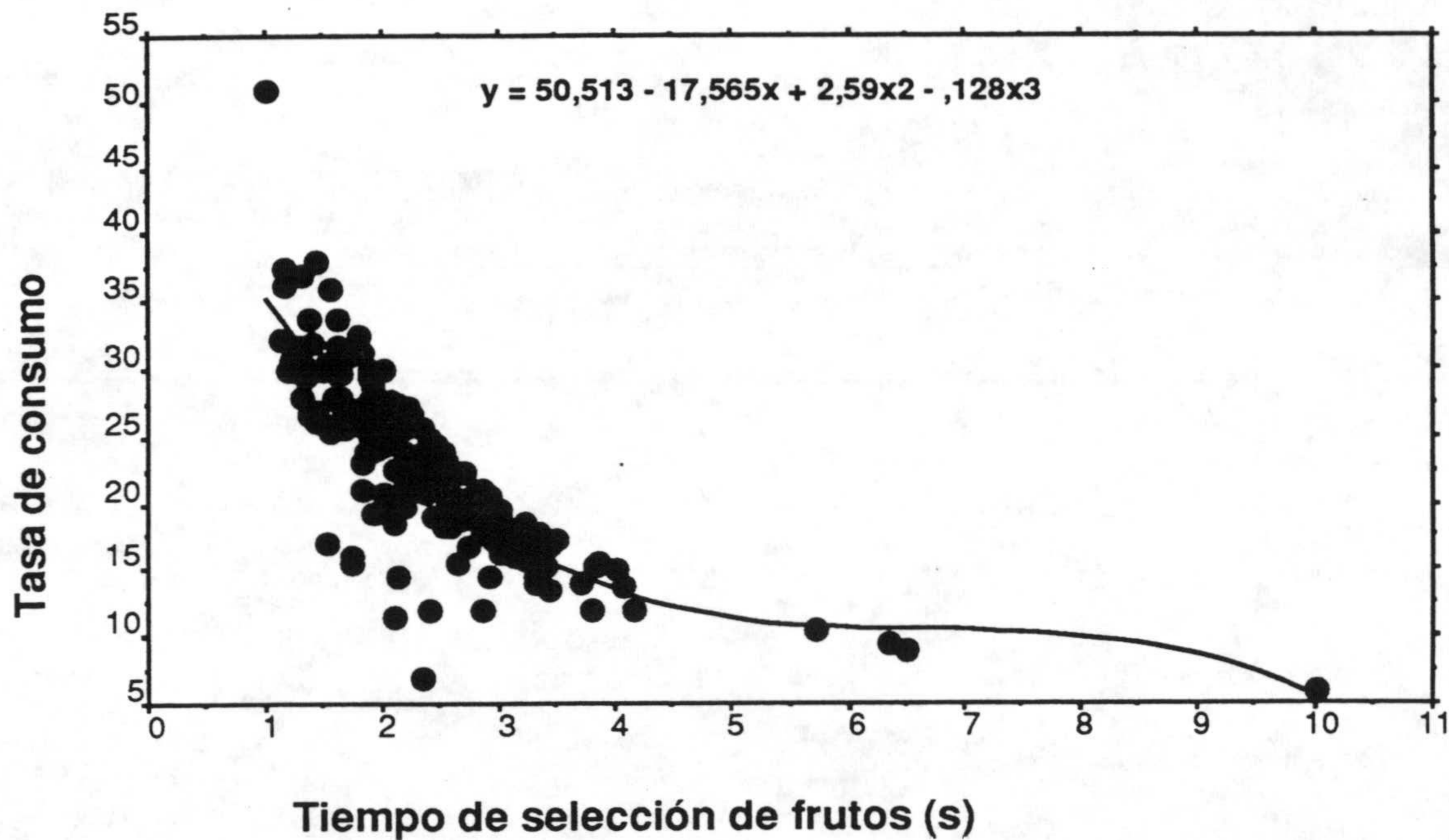


Figura 6. Distribución de frecuencias de la tasa de consumo del pardillo, medida como el número de picadas efectuadas por minuto. Sólo se analizaron las secuencias mayores de 20 segundos de duración.

Un pardillo emplea como promedio (\pm SD) 2.799 ± 4.116 segundos ($n=185$) en seleccionar cada fruto. El tiempo de selección de frutos también se correlacionó con la tasa de consumo ($F=136.1$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía) de tal forma que los pardillos que empleaban más tiempo en seleccionar un fruto consumían menos cantidad de semillas por unidad de tiempo. Sin embargo, como observamos en la figura 7, esta relación no fue de carácter lineal. De todas las posibles

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

relaciones bivariantes polinómicas, la que explicó mayor variabilidad en la tasa de consumo ($R^2=0.69$) fué un polinomio de orden 3 (Fig 7). Como vemos en la figura 7, los tres términos de la variable independiente se correlacionaron significativamente con la variable dependiente



	Coeficient.	S E	t -Student	Probab.
Intercepto	50.513			
x	-17.565	2.151	8.166	0.0001
x ²	2.590	0.552	4.694	0.0001
x ³	-0.128	0.038	3.401	0.0008

Figura 7. Relación polinómica entre la tasa de consumo (nº de frutos ingerido por minuto) y el tiempo de selección de frutos (en segundos) en Carduelis cannabina. Se expresa la curva de orden tres, así como los niveles de significación de cada término en la ecuación resultante.

El tiempo de selección de frutos estuvo relacionado estadísticamente con el tamaño de bando ($H=70.494$, $n=185$, $p=0.001$, Análisis de varianza de Kruskal-Wallis), aumentando esta párametro a medida que aumenta el número de pájaros por bando (Tabla 6). Como observamos en la figura 8, la probabilidad de que un pájaro pertenezca a un bando numeroso aumenta significativamente a medida que aumenta el tiempo de selección de frutos ($X^2=49.718$, $p=0.0001$).

Existe una relación positiva significativa entre la tasa de vigilancia y la tasa de consumo de los pardillo, tanto si la analizamos con pruebas de correlación no paramétrica ($r_s=0.333$, $p=0.0001$, $n=375$,

Interacción entre los pájaros granívoros y *H. spinosa*

correlación de rangos de Spearman) como con pruebas paramétricas ($t=70.050$, $p=0.0001$, prueba de la t de Student para el coeficiente de regresión). Los pájaros que consumieron más frutos por minuto fueron también los que mostraron un mayor nivel de vigilancia.

Tamaño de bando	N	Tiempo de selección	SD	SE
1	21	2.312	3.256	0.710
2	25	1.826	0.541	0.108
3	28	2.103	0.603	0.114
4	52	2.560	0.716	0.099
5	25	3.011	1.137	0.227
6	30	3.043	1.425	0.260
7	4	2.799	0.645	0.322

Tabla 6. Diferencia entre distintos tamaños de bando en el tiempo de selección promedio individual. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación típica y SE es el error típico. Ninguna media fue estadísticamente diferente de las demás según una comparación múltiple a posteriori con la prueba de Wilcoxon para muestras apareadas.

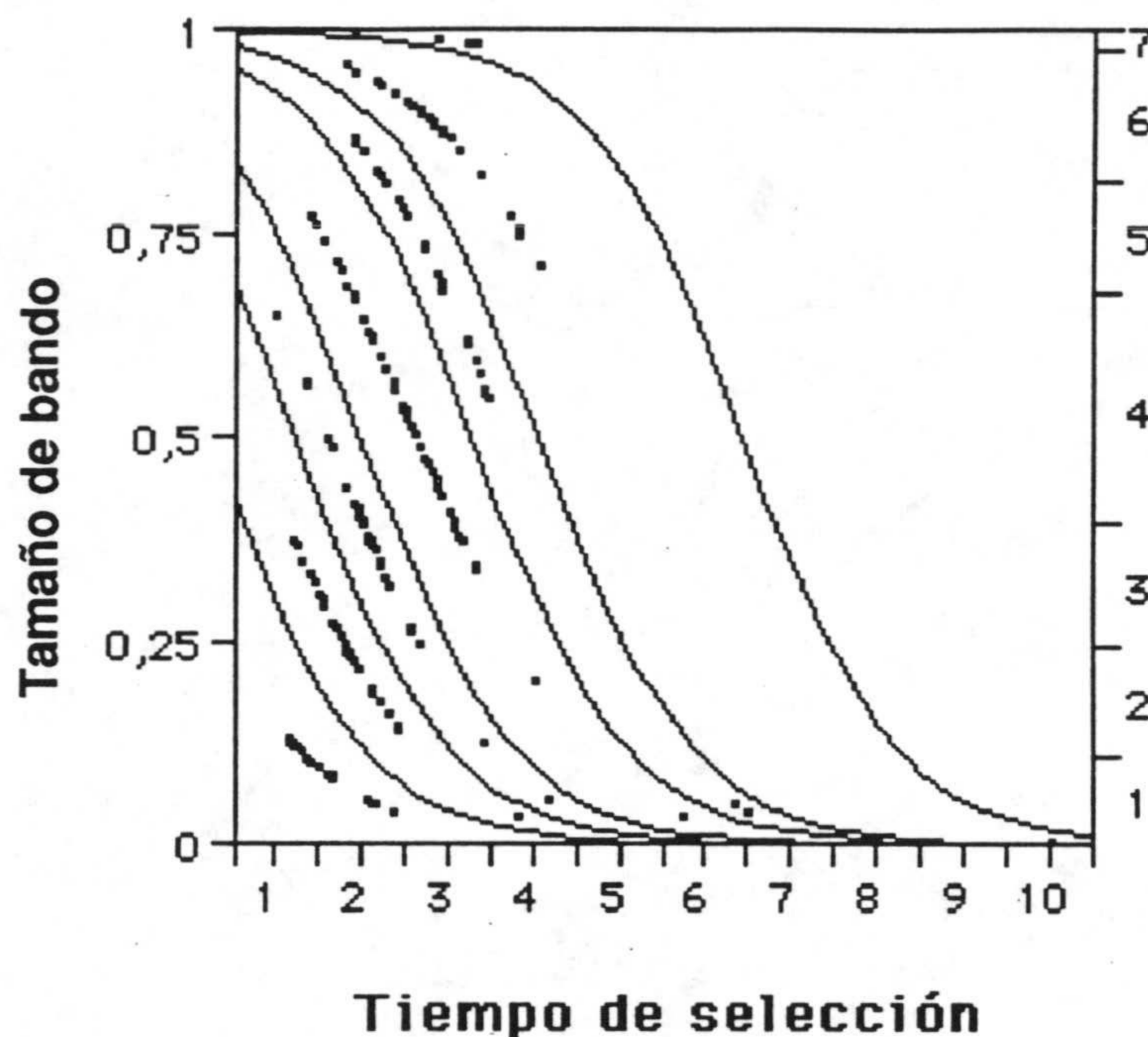


Figura 8. Diagrama que representa el modelo logístico hallado para la tiempo individual de selección de fruto (en segundo) con respecto al tamaño de bando en *C. cannabina*. Ver figura 4 para interpretación del diagrama.

4) Variabilidad espacio-temporal en el efecto de la granivoría sobre *H. spinosa*

El porcentaje total de frutos perdidos por planta debido a la granivoría ejercida por *C. cannabina* fue durante el período de estudio del 6.7 ± 8.3 % ($n=159$) del total de los frutos producidos por *H. spinosa*.

Sin embargo, existió una fuerte variabilidad entre plantas en la suma total de pérdidas debido a los

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

pájaros (CV=123.266), existiendo plantas que perdieron el 33% de su frutos por granivoría y plantas que no perdieron ninguno (Fig 9). Por este motivo, la distribución de pérdida de frutos por el pardillo es leptocúrtica (C=1.102) y sesgada a la derecha (S=1.356).

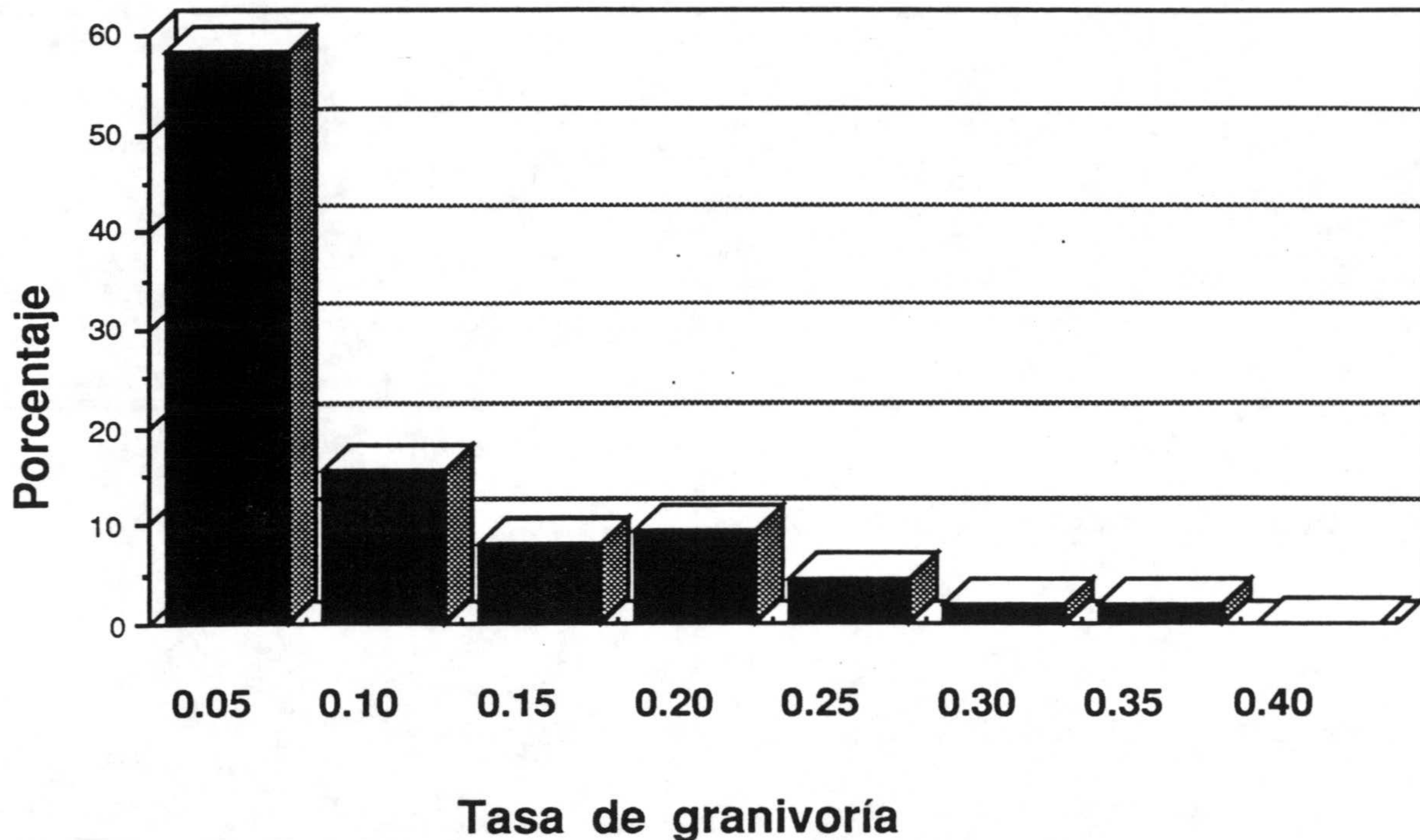


Figura 9. Distribución de frecuencias, expresada en porcentaje, de la proporción de frutos producidos por H. spinosa y consumidos por C. cannabina (tasa de granivoría). Se expresan los resultados conjunto de todas las plantas marcadas durante todos los años de estudio (n=159).

Sin embargo, el promedio de frutos comidos por los pardillos no fué constante entre años (F= 7.419, p=0.0002, ANOVA de una vía), siendo mayor en 1989 y menor en 1991 (Tabla 7). También hubo diferencia entre años en la variabilidad entre plantas en la proporción de frutos eliminados por los pardillos (F=12.046, p=0.0001, Prueba de Levene para proporción relativa), como lo muestra la diferencia interanual en los coeficientes de variación (Tabla 7).

Año	N	Media	SD	SE	CV
1988	40	0.031 ^a	0.047	0.007	148.315 ^a
1989	40	0.103 ^b	0.096	0.015	93.233 ^b
1990	40	0.088 ^{b,c}	0.095	0.015	108.454 ^b
1991	39	0.045 ^{a,c}	0.060	0.010	133.685 ^a

Tabla 7. Diferencia entre años en la proporción de frutos comidos por pardillos en cada planta, así como en la variabilidad entre plantas. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación típica, SE es el error típico y CV es el coeficiente de variación. Las medias y los CV seguidos por diferentes letras son estadísticamente distinta a p<0.05 según la prueba de Scheffe.

Interacción entre los pájaros granívoros y *H. spinosa*

También hubo diferencia entre poblaciones en el promedio de frutos perdidos por planta a causa de la acción de los pardillo ($F=9.331$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía), así como en la variabilidad entre plantas dentro de población ($F=6.75$, $p=0.001$, Prueba de Levenne), siendo las plantas de la población B las que perdieron más frutos y de forma más homogénea (Tabla 8). Sin embargo, no hubo diferencia en la magnitud de granivoría por pardillo entre las plantas pertenecientes a las dos subpoblaciones de la población A, tanto en el valor promedio ($F=0.754$, $p=0.3887$, ANOVA de una vía), como en la variabilidad entre plantas ($F=1.897$, $p=0.1737$, Prueba de Levenne).

Población	N	Media	SD	SE	CV
A	60	0.045a	0.064	0.008	143.943a
B	49	0.107b	0.092	0.092	86.283b
C	50	0.055a	0.080	0.011	145.320a

Tabla 8. Diferencia entre poblaciones en la proporción de frutos comidos por pardillos en cada planta, así como en la variabilidad entre plantas. N es el tamaño de muestra, SD es la desviación típica, SE es el error típico y CV es el coeficiente de variación. Las medias y los CV seguidos por diferentes letras son estadísticamente distinta a $p<0.05$ según la prueba de Scheffe.

5) Factores ecológicos que condicionan la granivoría de los pardillos

Como se observa en la Tabla 9, las variables morfológicas explicaron en conjunto muy poco de la variabilidad entre plantas en granivoría por pardillo, oscilando entre un 2.4% y un 30%. Tan sólo en 1991 el modelo de regresión múltiple construido con estas variables fué estadísticamente significativo. Además, no hubo consistencia entre años en las variables morfológicas analizadas que se correlacionaron significativamente con la granivoría. De hecho, en 1989 la única variable correlacionada significativamente con la granivoría fue el tamaño de las plantas, de tal forma que las plantas más grandes perdieron menos frutos que las plantas pequeñas. En 1990 fué el número de frutos por infrutescencia el único rasgo morfológico estadísticamente relacionado con la granivoría, estando favorecidas las infrutescencias con mayor número de frutos cuajados. Por último, en 1991 las plantas con mayor densidad de infrutescencias estuvieron más atacadas que las plantas menos densas.

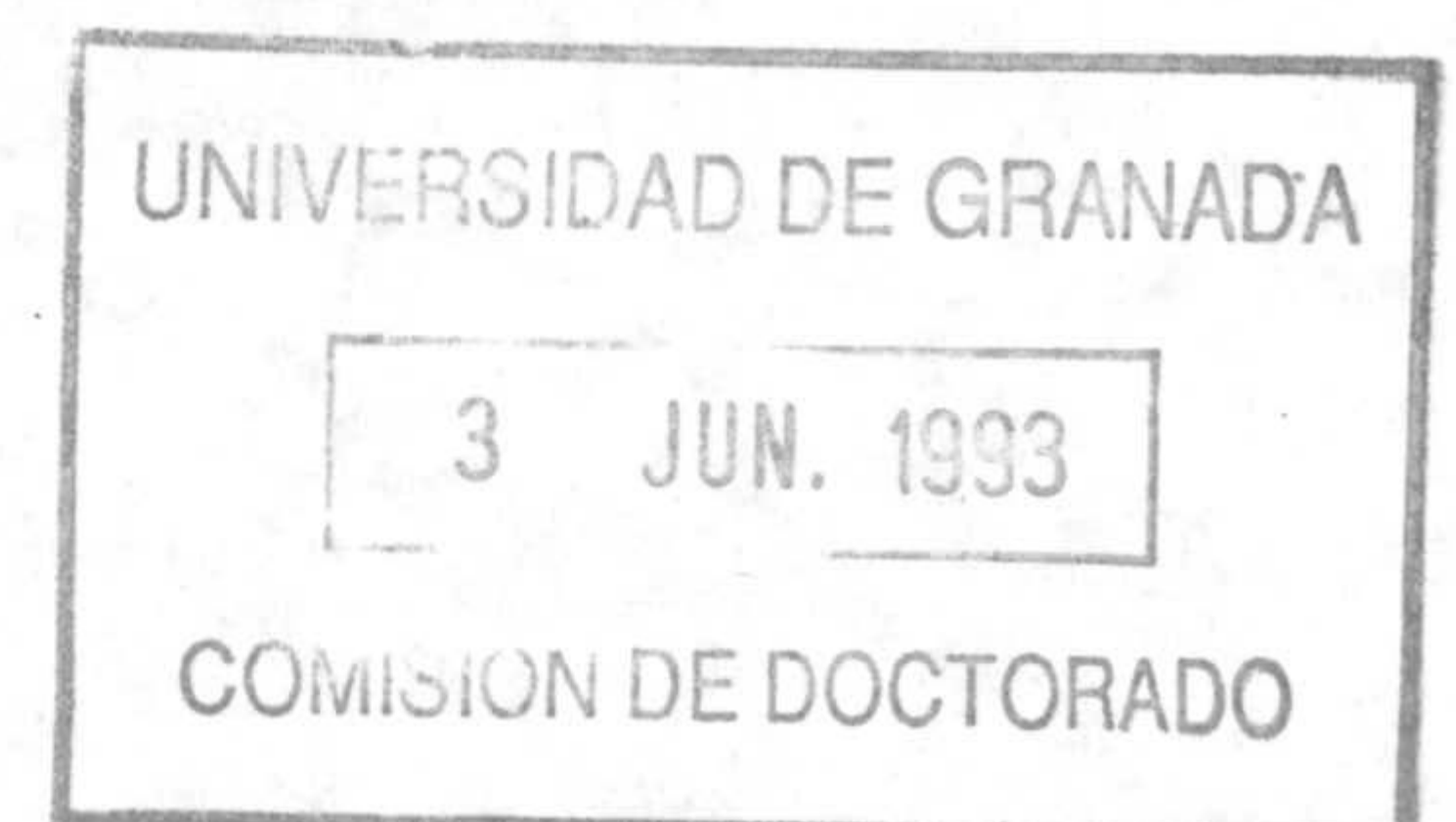
Interacción entre los pájaros granívoros y *H. spinosa*

	F	R ²	B	SE	t
1989	1.211	0.024			
Densidad			-3.470	0.202	0.36n.s.
Nº frutos			0.009	0.497	0.17n.s.
Tam. Planta			-0.141	0.388	1.72*
Tam. fruto			0.304	0.220	1.38n.s.
1990	1.512	0.039			
Nº frutos			0.464	0.251	1.85*
Tam. Planta			0.431	0.462	0.93
Tam. fruto			0.044	0.192	0.23
1991	5.049**	0.304			
Densidad			0.307	0.127	2.42**
Nº frutos			-0.255	0.212	1.20
Tam. Planta			0.118	0.118	1.00
Tam. fruto			-0.781	0.411	1.90*
1º vecino					
Vecino med					

Tabla 9. Sumario de las regresiones múltiples realizadas cada año entre las variables morfológicas y la intensidad de granivoría por pardillo. F es el valor de la F de Snedecor para el modelo multivariante cada año, y R² es el coeficiente de determinación múltiple. β es el coeficiente de regresión parcial para cada variable independiente y año, SE es su error típico y t es la t de Student utilizada para contrastar estadísticamente cada coeficiente de regresión parcial. *p<0.1, **p<0.05. N=40 plantas cada año.

	F	R ²	B	SE	t
1989	1.441	0.044			
Duración			-0.228	0.373	0.61n.s.
Fecha			0.741	0.376	1.97*
Sincronía			-0.387	0.345	1.12n.s.
1990	2.861**	0.125			
Duración			-0.186	0.327	0.569
Fecha			0.615	0.260	2.367**
Sincronía			-0.215	0.147	1.457
1991	8.210***	0.363			
Duración			-0.836	0.439	1.906*
Fecha			-0.427	0.481	0.888
Sincronía			-0.836	0.439	1.906*

Tabla 10. Sumario de las regresiones múltiples realizadas cada año entre las variables fenológicas de fructificación y la intensidad de granivoría por pardillo. F es el valor de la F de Snedecor para el modelo multivariante cada año, y R² es el coeficiente de determinación múltiple. β es el coeficiente de regresión parcial para cada variable independiente y año, SE es su error estándar y t es la t de Student utilizada para contrastar estadísticamente cada coeficiente de regresión parcial. *p<0.1, **p<0.05, ***p<0.0001. N=40 plantas cada año.



Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

Por el contrario, las variables fenológicas de fructificación explicaron mejor la variabilidad entre plantas en granivoría por pardillo (Tabla 10). En general, estas variables explicaron entre un 4 y un 36% de la variabilidad entre plantas en granivoría debido al pardillo, siendo significativo el modelo de regresión global en dos de los tres años analizados. En 1989 y 1990, las plantas que cuajaron los frutos antes perdieron proporcionalmente menos frutos comidos por los pardillos que las plantas tardías (Tabla 10). Sin embargo, en 1991, las plantas más favorecidas fueron las que tuvieron una fructificación más larga y un menor grado de sincronía fenológica (Tabla 10).

6) Efecto de la granivoría en el éxito reproductivo de H. spinosa

Tan sólo en 1991 existió una correlación significativa entre intensidad de frutos perdidos por la acción de los pardillos y la proporción de flores que cuajaron a frutos en H. spinosa, explicando la granivoría el 46% de la variabilidad entre plantas en la producción de frutos (Tabla 11). Sin embargo, esta relación fué positiva, de tal forma que las plantas que más estuvieron atacadas por los pardillos paradójicamente cuajaron más fruto. Adicionalmente, de los cuatro años estudiados, tres de ellos presentaron una pendiente de regresión positiva entre la granivoría por pardillo y la proporción global de flores cuajadas a fruto de cada planta marcada.

AÑO	N	B	SE	t	p	R ²
1988	40	-0.176	0.291	0.365	0.549	0.017
1989	40	0.137	0.205	0.445	0.508	0.014
1990	40	0.353	0.207	2.912	0.096	0.047
1991	39	1.204	0.207	33.830	0.001	0.464

Tabla 11. Resumen de las regresiones lineales entre la proporción de flores que cuajaron a frutos maduros y la magnitud de granivoría por pardillos. N es el número de plantas estudiadas, R² es la correlación, b es el coeficiente de regresión ó pendiente, Err St. es el error típico del coeficiente de regresión, t es la t de Student utilizada para hallar la significación del coeficiente de regresión y p es el nivel de significación.

Análogamente, los pardillos tampoco explicaron gran parte de la variabilidad entre plantas en fertilidad femenina, correlacionándose significativamente estas dos variables sólo en 1991 (Tabla 12). En este año, la acción de los pájaros explicó un 26% de la variabilidad en este componente de la adecuación biológica. De nuevo, la relación que encontramos entre la fertilidad y la granivoría por pardillo es positiva, de tal forma que las plantas más atacadas por los pájaros fueron las quemaduraron

Interacción entre los pájaros granívoros y *H. spinosa*

a semillas una mayor proporción de sus óvulos. Las plantas más herbivorizadas por cabra fueron consistentemente las que estuvieron menos herbivorizadas por pardillos (Tabla 13).

AÑO	N	β	SE	t	p	R ²	r _s	p
1989	40	0.094	0.075	1.569	0.218	0.015	0.126	0.443
1990	40	0.213	0.121	3.096	0.086	0.051	0.270	0.091
1991	40	0.396	0.105	3.795	0.001	0.260	0.556	0.001

Tabla 12. Sumario del análisis de regresión lineal simple y la correlación de rangos de Spearman para cada año entre la intensidad de herbivoría por ungulados vertebrados y la fertilidad femenina de cada planta. Ver leyenda de Tabla 11. r_s es el valor del coeficiente de correlación de Spearman.

AÑO	r _s	p	r _p	p
1988	-0.338	0.035	-0.285	0.075
1989	-0.574	0.004	-0.586	0.001
1990	-0.408	0.011	-0.342	0.031
1991	-0.769	0.001	-0.662	0.001

Tabla 13. Resumen de las correlaciones paramétricas y no paramétricas entre la herbivoría por cabra y la granivoría por pardillo en cada planta. r_s es el coeficiente de Spearman, r_p es el coeficiente de Pearson y p es la significación estadística de cada uno de los coeficientes. N= 40 plantas cada año.

DISCUSION

1) Interacción planta-pájaro: comportamiento alimenticio de *C. cannabina* alimentándose de frutos de *H. spinosa*

La eficiencia de forrajeo y el riesgo de predación son dos rasgos que moldean intensamente el comportamiento de las aves (Lima 1985). La predación ha sido ampliamente implicada en el desarrollo y establecimiento de unos patrones sociales en aves (Lima & Dill 1990,). Según la hipótesis aceptada sobre ecología social, la formación de bandos de alimentación en aves es una respuesta adaptativa encaminada principalmente a reducir el riesgo de predación y a aumentar la eficiencia alimenticia de los individuos (Pulliam 1973, Caraco et al 1980, Giraldeau 1988, Elgar 1989, Lima & Dill 1990, pero ver Fischl & Caccamise 1985, Elgar et al 1986). Consecuentemente, bastantes estudios han mostrado que el tiempo individual empleado en vigilar disminuye a medida que aumenta el tamaño de bando (Barnard 1980, 1981, Elgar & Catterall 1981, Studd et al 1983, Sullivan 1984, Beveridge &

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

Deag 1987, Brown & Brown 1987, Gluck 1987, Hogstad 1988a, Lazarus & Symonds 1992; ver Elgar 1989 para una amplia revisión del tema), infiriéndose por lo tanto que los pájaros que se alimentan en grupo emplean más tiempo en comer. Nuestros resultados con C. cannabina apoyan esta idea generalizada. Efectivamente, los pardillos empleaban menos proporción de su tiempo individual en vigilar a medida que aumentaba el tamaño del grupo. Sin embargo, existen otras variables alternativas, además del tamaño de bando, que pueden relacionarse significativamente con la tasa de vigilancia de los pájaros estudiados. Por ejemplo, Beveridge & Deag (1987) han mostrado para Passer domesticus, Fringilla coelebs y Sturnus vulgaris que el sexo del individuo es un correlato importante a la hora de estudiar su comportamiento antidepredador. Para estas mismas especies de pájaros, Lazarus & Symonds (1992) observaron que la proporción de tiempo que pasa un individuo vigilando está fuertemente influenciado por la distancia existente entre el parche alimenticio y el refugio más cercano. Lima (1992) encontró la misma asociación entre tasa de vigilancia y refugio en el caso concreto de Picoides pubescens. Para Junco hyemalis, este mismo autor ha mostrado que los individuos tienden a vigilar de forma más intensa a la hora a la que supuestamente aumenta la probabilidad de ser atacado por un predador, principalmente a primera hora de la mañana (Lima 1988a, b). Por otra parte, el comportamiento antidepredador invernal de Parus montanus en Noruega se relaja a medida que disminuyen las temperaturas diurnas (Hogstad 1988a), dependiendo del estatus social que posee el individuo observado (Hogstad 1988b,c). Adicionalmente, Barnard (1981) señaló que la abundancia de alimentos, la hora del día y la temperatura ambiente son buenos parámetros predictores del comportamiento de vigilancia en Passer domesticus. El rango de dominancia que posea un determinado individuo dentro del bando también influye en su comportamiento alimenticio (Ekman 1987). En nuestro estudio con C. cannabina también aparecen variables tales como el sexo o el tiempo de permanencia en un parche determinado que se correlacionan estadísticamente con la tasa de vigilancia de los pájaros. Sin embargo, sólo la edad influyó de forma tan notoria en el comportamiento de vigilancia como el tamaño de bando. En este caso, los pájaros inmaduros presentaron una tasa de vigilancia escasa y un comportamiento antipredador virtualmente nulo. Como han mostrado Marchetti & Price (1989), existe una diferencia generalizada en la mayoría de las aves estudiadas en la eficiencia de forrajeo entre jóvenes y adultos.

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

Generalmente los pájaros jóvenes dedican menos tiempo a vigilar que los pájaros adultos (Hogstad 1988b).

Resumiendo, en el caso específico de C. cannabina, los pájaros agrupados en bandos numerosos (hasta un máximo de 7 individuos) dedican menos proporción de su tiempo a vigilar aunque, como hemos mostrado en los resultados, el nivel global de vigilancia aumente con el tamaño del grupo.

La ventaja que obtiene un pájaro al dedicar menos tiempo a vigilar mientras forrajea es básicamente un aumento en la eficiencia de alimentación, normalmente estimada como tasa de consumo (Barnard 1980, Clark & Mengel 1984, Sullivan 1984, Lima 1985, Glück 1986, Ekman & Hake 1988, Elgar 1989, McNamara & Houston 1992). Por ejemplo, Glück (1986) ha puesto de manifiesto que el número de semillas ingeridas por minuto por Carduelis carduelis aumenta significativamente con el tamaño de bando. Por otra parte, la probabilidad de encontrar un parche alimenticio, o la eficiencia forrajeadora de un pájaro determinado también puede aumentar cuando come en grupo debido a que se aprovecha de los conocimientos adquiridos por sus compañeros (Giraldeau 1984, Ekman & Hake 1988). Sin embargo, en C. cannabina la tasa de consumo promedio aparentemente no aumentó cuando crecía el número de pájaros por bando. Un resultado similar ha encontrado Benkman (1988) estudiando individuos cautivos de Loxia curvirostra, a pesar de que la tasa de vigilancia disminuía con el tamaño de bando. Benkman (1988) supone que el tiempo adicional que tienen los piquitrueros cuando forman bandos numerosos no es empleado en comer, sino en interacciones agresivas intraespecíficas. Goss-Custard & Durell (1988) encuentran un resultado similar estudiando el comportamiento alimenticio de Haemotopus ostragelus. Sin embargo, durante los dos años que duró nuestro estudio con los pardillos, sólo observamos dos interferencias agresivas entre ellos. Por este motivo, podemos suponer que la agresividad de los pardillos no aumenta con el tamaño de bando.

El tiempo neto empleado por un pájaro granívoro en alimentarse cuando ha encontrado un parche alimenticio puede dividirse en tiempo empleado en escoger un fruto, denominado tiempo de selección, y en tiempo empleado en descascarrillarlo e ingerirlo, denominado tiempo de manejo (Pulliam 1980). Generalmente, el tiempo de manejo es considerado constante cuando el pájaro observado se alimenta de una única especie de semilla (Benkman 1987), excepto cuando existe

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

variabilidad en edad que puede correlacionarse con diferencias en grado de aprendizaje individual (Sullivan 1988). En nuestro caso particular, podemos considerar el tiempo de manejo constante debido a que los pardillos observados por nosotros, tras eliminar del análisis estadísticos a los jóvenes inmaduros, sólo ingerieron semillas de H. spinosa y llegaron a la zona de estudio aproximadamente de forma sincrónica, lo que disminuye la posibilidad de aprendizaje diferencial entre individuos. De esta forma, el beneficio más aparente que conlleva la formación de bandos de alimentación durante la época postreproductora en C. cannabina podría estar relacionado con una mayor posibilidad de elegir frutos de mejor calidad. De hecho, como vemos en los resultados, el tiempo de selección de frutos aumenta consistentemente con el número de pájaros en el bando.

En resumen, podemos suponer que para el caso particular del pardillo durante su época inmediatamente postreproductora, es beneficioso alimentarse en grupos de 5-7 individuos. De hecho, este tamaño de bando es el que posibilita que los pájaros individuales empleen menos tiempo en actividades adicionales, como vigilancia, y aumenten su eficiencia alimenticia empleando el tiempo en escoger los frutos "mejores". Sin embargo, como observamos en los resultados, los pardillos se agrupan principalmente en bandos de 2-4 individuos. Nosotros pensamos que este desajuste entre lo "óptimo" y lo real es debido a factores relacionados con la crianza de los jóvenes. Normalmente los bandos que forman los pardillos en Sierra Nevada están compuestos durante la época de estudio por una hembra adulta, a veces un macho adulto, y uno o dos polluelos. Durante este período, posiblemente los individuos inmaduros pasen gran parte de su tiempo aprendiendo de sus padres técnicas básicas de alimentación y defensa. Esta sugerencia está indirectamente apoyada por la observación de inmaduros con una tasa de consumo o de vigilancia significativamente inferior a la de los adultos. Por lo tanto, el factor que posiblemente determine el tamaño de bando durante la época postreproductiva en C. cannabina es el tamaño de camada. El número de pájaros integrando un bando dependerá principalmente del número de jóvenes que hayan sobrevivido hasta abandonar el nido. Sin embargo, parece paradójico que en ningún caso se establezcan uniones duraderas entre varias familias para aumentar el tamaño de bando hasta un número de integrantes cercano al "óptimo".

(Hipótesis resultante: en pájaros donde los padres enseñen activamente a sus crías aspectos del comportamiento alimenticio, el tamaño de cámara puede estar limitado por el número más adecuado de jóvenes que una pareja de adultos puede enseñar sin problemas; **Predicción:** las especies

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

donde hay un aprendizaje activo por parte de las crías en técnicas de forrajeos, se espera que durante la época postreproductora sólo formen bandos familiares, aumentando el inclusive fitness de los padres. Toma ya).

2) Interacción planta-pájaro: efecto de los pardillos en el éxito reproductivo de H. spinosa

Un factor que utilizan normalmente los pájaros granívoros para introducir una determinada especie vegetal en su dieta es la abundancia relativa de las semillas de esa especie de planta (Schluter 1982, Glück 1985), beneficiándose de este comportamiento normalmente las semillas de especies vegetales escasas en contra de las semillas perteneciente a plantas numéricamente dominantes (selección dependiente de la frecuencia o pro-apostática; Greenwood 1985) En la zona donde hemos realizado el estudio, H. spinosa es la especie productora de frutos secos más abundante y que mayor carga de frutos por planta soporta. Adicionalmente, durante la época postreproductora del pardillo (mediados de julio-final de septiembre en Sierra Nevada), la planta estudiada es casi la única especie que tiene sus frutos maduros. Esto convierte a H. spinosa en un alimento primordial para C. cannabina en Sierra Nevada. De hecho, durante los cuatro años que ha durado el estudio, hemos observado a C. cannabina comer casi exclusivamente silícula de esta planta. Tan sólo a partir de septiembre en las zonas más altas de Sierra Nevada (por encima de los 3000 m s.n.m.), las semillas de Carduus carlinoides constituyen un alimento alternativo apreciable para los pardillos. Esta dependencia trófica tan intensa de los pardillos con respecto a las semillas de H. spinosa puede repercutir negativamente en el éxito reproductivo de esta última. Sin embargo, la relación que aparece entre estas dos especies es altamente asimétrica. Así, el efecto que tienen los pardillos en la supervivencia de los frutos es despreciable, llegando a encontrarse una relación positiva entre presión de granivoría por pardillos y producción de frutos por planta. Como muestran los resultados, las plantas que perdieron más frutos debido a los pardillos fueron las que proporcionalmente lograron cuajar más frutos hasta la época de dispersión. En general, los pocos sistemas planta-pájaro estudiados desde un punto de vista de la planta muestran resultados similares. Por ejemplo, Nilsson &

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

Wästljung (1987) encontraron que sólo el 10% de las semillas de Fagus sylvatica son predadas por vertebrados, de las cuales sólo el 4.5% son ingeridas por aves (Nilsson 1985), mientras que en determinados años, hasta un 35% de los frutos de esta misma especie son predados por Cydia fagi glandana (Tortricidae).

Esta asimetría en la interacción entre H. spinosa y C. cannabina puede estar provocada por varios factores. En primer lugar, la abundancia de granívoros no es muy alta, como muestran los resultados de los censos efectuados en 1988 y 1989. Por lo tanto, podemos suponer que las semillas, como recurso trófico, nunca llegarán a ser limitante para los pardillos, pudiendo esta especie confiar en la planta para construir casi la totalidad de su dieta en el período de máxima abundancia de silículas. Se originaría un efecto similar al propuesto por Janzen (1971) para predadores de semillas invertebrados, en el que los pardillos quedarían saciados y el efecto sobre el éxito reproductivo de las plantas atacadas será negligible. A esto hay que unir la tremenda variabilidad espacio-temporal en el efecto de los pájaros sobre la producción de frutos de la planta. El porcentaje de frutos producidos por las plantas que fueron eliminados por los pardillos varió de forma bastante acusada tanto entre poblaciones como entre años. Esta heterogeneidad origina que las plantas no sufran de forma consistente el ataque por los pardillos, diluyéndose el posible efecto que pudieran tener estos pájaros sobre la producción de frutos de una planta individual.

Todos estos factores podrían explicar por qué los pardillos ejercen un efecto negativo mínimo sobre el éxito reproductivo de las plantas. Sin embargo, la relación positiva que aparece entre pérdida de frutos por granivoría y producción de frutos por planta no puede ser explicada mediante estas causas. Nosotros pensamos que esta contradicción es fruto indirecto de la interacción entre H. spinosa y los ungulados herbívoros. Como vimos en el capítulo anterior, las cabras provocan una importante pérdida de frutos en estas plantas. De esta forma, las plantas más fuertemente herbivorizadas por los mamíferos tendrán un menor número de frutos "disponibles" para los pardillos. El ataque de éstos se concentrará sobre las plantas menos herbivorizadas que son, debido a la poca abundancia de los pájaros, las que produzcan más frutos. Esta hipótesis se ve indirectamente apoyada por la correlación negativa tan constante que hallamos para todos los años entre presión de herbivoría por cabra y granivoría por pardillo en cada planta individual. Podemos concluir que, al contrario de lo que sugieren los datos, el pardillo no es beneficioso para la planta. Por el contrario,

Interacción entre los pájaros granívoros y H. spinosa

pensamos que la interacción entre H. spinosa y C. cannabina esta limitada por otra interacción mantenida por la planta con los mamíferos. La relación entre ambas interacciones quizá sea unívoca, es decir, la acción de la cabra limita la interacción entre la planta y los pardillos, pero la acción de los pardillos posiblemente no pueda a su vez limitar la interacción que mantiene H. spinosa con los herbívoros mamíferos. De esta forma, la acción de los pardillos se situa a un nivel jerárquico inferior a la acción de las cabras sobre el éxito reproductivo de H. spinosa.

*INTERACCION ENTRE INSECTOS
AGALLICOLAS Y H. spinosa*

INTRODUCCION

Las plantas proveen tanto el alimento como el escenario donde las interacciones de los herbívoros tienen lugar. El crecimiento modular de las plantas produce diferentes patrones de desarrollo estructural y una amplia jerarquía de tamaños. La arquitectura vegetal resultante es un condicionante principal de la diversidad de herbívoros, organismos que muestran entre sí una gran diferencia taxonómica, de talla y de estrategias de vida (Crawley 1983, Strong et al 1984, Huntly 1991). A pesar de esta complejidad ecológica, el nivel trófico de los herbívoros ha sido considerado durante mucho tiempo como una caja negra donde la competición es la interacción interespecífica prevaleciente, y donde los resultados de las interacciones competitivas son simétricas (Abrams 1987). Esta idea viene de los estudios clásicos sobre competición interespecífica, los cuales tradicionalmente han sido realizados con especies íntimamente emparentadas (Connell 1983, Schoener 1983, Hochberg & Lawton 1990).

No obstante, muchos estudios indican que las interacciones competitivas asimétricas son más comunes entre los herbívoros que las simétricas (Seifert & Seifert 1976, Lawton & Hassell 1981, Stamp 1984, Fritz et al 1986, Karban 1986). Actualmente se reconoce ampliamente que las relaciones interespecíficas entre dos especies de herbívoros oscilan entre mutuamente competitivas hasta mutuamente benéficas, incluyendo el amensalismo y el comensalismo, donde sólo una especie se ve afectada (Crawley 1983, Strauss 1991a, b). Un resultado asimétrico puede ser consecuencia de la interacción indirecta de alguna especie (competidor, predador, mutualista) sobre una pareja de competidores simétricos (Strauss 1991b), o puede ser simplemente el resultado obtenido entre dos competidores desiguales (Lomnicki 1988). Hay muchos factores que causan desigualdades entre consumidores pertenecientes al mismo nivel trófico, aunque probablemente la diferencia de talla corporal es la más común (Ebenman & Persson 1988). Cuando los competidores difieren en talla, generalmente aparecen mecanismos de interferencia (Polis 1988). Sin embargo, las consecuencias ecológicas y evolutivas de las interacciones entre competidores que además pertenecen a grupos taxonómicos dispares no han sido exploradas (Hochberg & Lawton 1990).

En el caso de los herbívoros, una interacción de interferencia puede potencialmente aparecer cuando herbívoros de gran talla ramamonean sobre tejidos vegetales donde herbívoros de muy pequeña talla viven. El núcleo central de este capítulo estudia el triángulo interactivo que aparece

Interacción entre insectos agalícolas y *H. spinosa*

entre *H. spinosa*, un herbívoro agalícola pequeño de vida sésil y un herbívoro de gran talla, la cabra montés. En primer lugar analizamos la interacción que aparece entre la planta y el insecto agalífero. A continuación, estudiamos el efecto que tiene la acción de la cabra montés en el comportamiento ovopositor del insecto, y consecuentemente, en la interacción que mantiene dicho insecto con la planta.

Historia natural de *Systasis encyrtoides*

Systasis encyrtoides W. (Pteromalidae, Chalcidoidea; *Systasis* en lo sucesivo) es una avispa de alta montaña que mide alrededor de 2 milímetros de largo y forma agallas en los capullos florales de *H. spinosa*, emergiendo como adulto durante el período de fructificación de la planta. Durante el período que ha durado el estudio (5 años), no hemos observado agallas morfológicamente similares a las producidas por esta especie en otras plantas de la alta montaña. Podemos suponer por tanto que *Systasis* es monófaga en Sierra Nevada, alimentándose exclusivamente del tejido reproductor de *H. spinosa*. *Systasis* es parasitado por otro calcidoideo, *Torymoides* sp. Walker (Torymidae). Sin embargo, su frecuencia de ataque es mínima, con sólo el 0.3% de las agallas siendo atacadas por esta especie de parasitoide.

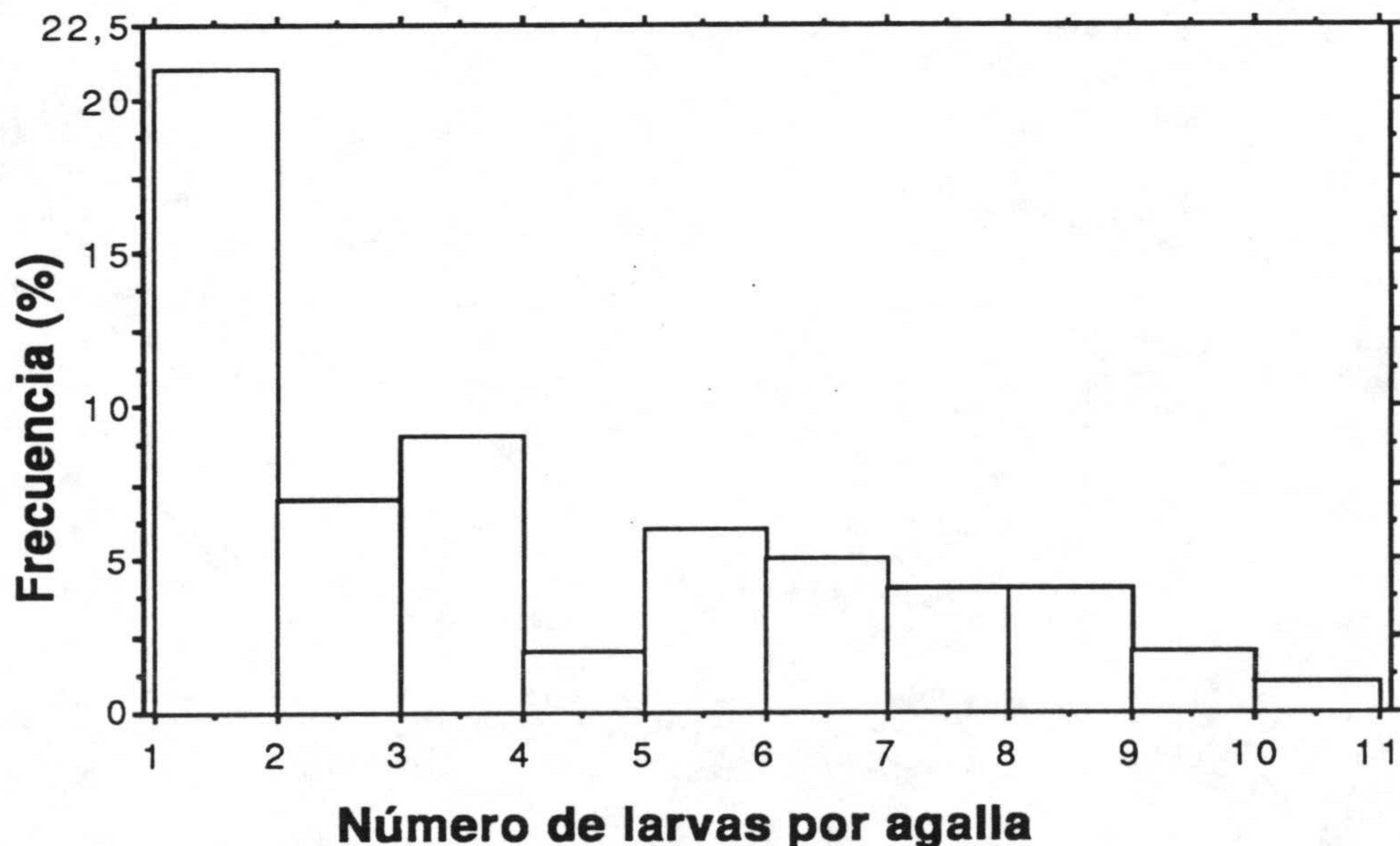


Figura 1. Distribución de frecuencias del número de larvas encontradas vivas en agallas de *Systasis encyrtoides*. Sólo consideramos las agallas que contenían al menos una larva en su interior (n=146).

Interacción entre insectos agalícolas y H. spinosa

Después de la ovoposición llevada a cabo por Systasis, el capullo floral afectado engorda de forma anormal, produciéndose una hipertrofia generalizada del androceo y el gineceo. Como resultado, se forma una agalla esferoide que mide en su diámetro ecuatorial 2.99 ± 0.6 mm (media \pm SD; n=146). 36% de las agallas analizadas contenían larvas, con un promedio (\pm SD) de 3.96 ± 3.42 larvas en cada una de ellas (n=146 agallas, ver Fig. 1).

MATERIAL Y METODOS

1) Abundancia y variabilidad espacio-temporal de las agallas

La presencia de agallas de Systasis en capullos florales de H. spinosa fue estudiada durante los años 1990 y 1991. Para ello, contamos el número de agallas que aparecieron en los 80 individuos marcados en 1990 y en las 40 plantas correspondientes a las poblaciones B y C en 1991. Debido al diseño empleado para marcar las plantas (ver capítulos 1), pudimos comparar la variabilidad espacio-temporal en la abundancia de agallas. Adicionalmente, en la población C llevamos a cabo un muestreo más intensivo de la abundancia de agallas en la especie vegetal estudiada. De esta forma, muestreamos 226 plantas en 1990 y 215 en 1991, contando el número de agallas que contenían. El patrón temporal de ovoposición de Systasis también fue analizado en la población C. En las plantas marcadas de esta población (n=30), chequeamos periódicamente (3-4 días) el número de agallas desarrolladas en cada planta desde el principio de la floración hasta el final de la fase de fructificación.

2) Características del patrón de ovoposición de Systasis

El patrón de ovoposición de Systasis fue analizado en plantas no marcadas de la población C. Determinamos su distribución espacial dentro de planta muestreando 324 agallas en 1990 y 118 en 1991, correspondiente a 226 y 215 plantas, respectivamente. Anotamos el número de agallas por inflorescencia y su posición con respecto a los capullos florales, así como la posición ocupada por la agalla dentro de la superficie de matorral. Definimos la posición de la agalla dentro de la inflorescencia dividiéndola en cuatro partes iguales, comenzando con el primer capullo floral (posición 1) y terminando con el capullo floral más distal (posición 4; Fig 2). Para localizar la posición ocupada por la agalla dentro de la planta, cada matorral fue dividido en dos sectores dependiendo del patrón de

crecimiento de las inflorescencias: el sector superior, donde las inflorescencias crecen verticalmente, y el sector inferior, donde las inflorescencias crecen horizontalmente con respecto al nivel del suelo (Fig 2). El sector inferior incluyó sólo el $36.9 \pm 9.6\%$ del total de la superficie del matorral (n=25 plantas).

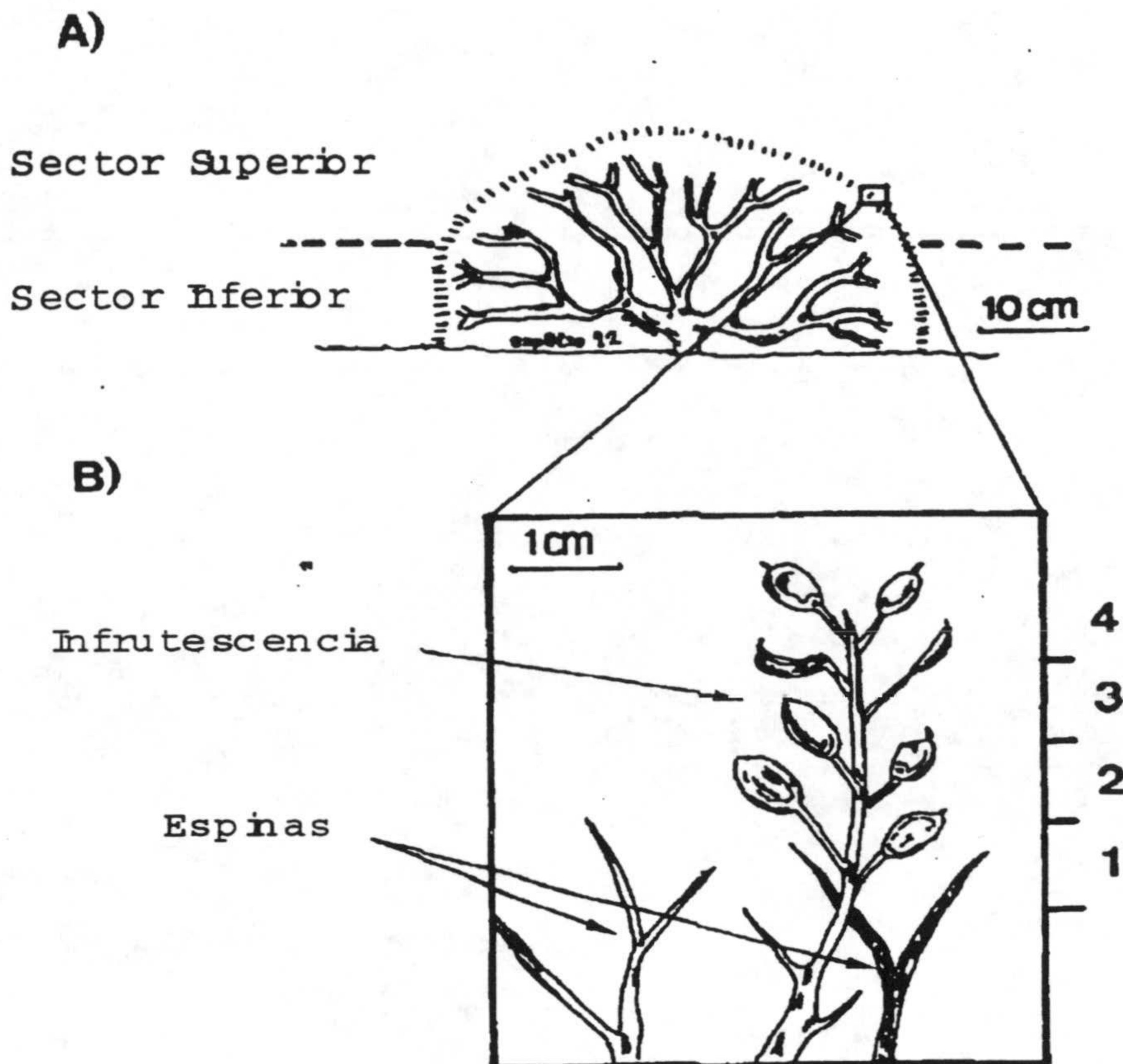


Figura 2: Representación esquemática de A) un individuo de H. spinosa en el que se han diferenciado los sectores superior e inferior y B) una infrutescencia con espinas formadas por los tallos de las infrutescencias de años anteriores

3) Influencia de Systasis en el éxito reproductivo de las plantas

Los componentes del éxito reproductivo de H. spinosa que fueron analizados en relación con la abundancia de agallas fueron la proporción de flores que producen frutos maduros hasta la etapa de dispersión, y la fertilidad femenina. El método utilizado para hallar ambos componentes del éxito reproductivo para las plantas marcadas ha sido explicado en capítulos anteriores.

Interacción entre insectos agallícolas y H. spinosa

Los análisis estadísticos utilizados para estudiar la variabilidad entre plantas en los componentes del éxito reproductivo han sido de naturaleza tanto paramétrica como no paramétrica. El test paramétrico utilizado ha sido una regresión simple lineal, para lo cual transformamos las variables expresadas en porcentaje como el arcoseno de la raíz cuadrada y el resto de las variables como $\log(x+1)$. Para poder tener en cuenta posibles relaciones paramétricas no lineales entre la herbivoría por cabra y los componentes del fitness, efectuamos para cada año regresiones polinomiales que oscilaron entre de orden 2 y de orden 9. Supusimos que una regresión no lineal se ajustaba mejor a los datos cuando, siendo significativa, explicaba más variabilidad de la variable dependiente y cuando al menos una de las variables independientes exponenciales adquirían un valor de t de Student significativo (Edwards 1985). El test no paramétrico, una correlación de rangos de Spearman, se usó para poder contrastar los resultados eliminando las suposiciones de normalidad, homocedasticidad y aditividad.

4) Relación entre la herbivoría por cabra y la distribución de las agallas en las plantas

El posible efecto de la herbivoría por cabra sobre la "supervivencia" de las agallas fue determinado durante los años 1990 y 1991 en la población C (3130 m). Elegimos exclusivamente esta población debido a que en esta zona las agallas son más abundante que en las restantes poblaciones de plantas estudiadas y a que la herbivoría estuvo provocada únicamente por cabra montés, por lo que el estudio podría reproducir con más fiabilidad una interacción ocurrida naturalmente. Marcamos 63 inflorescencias con agallas en su fase inicial de desarrollo en 1990 y 113 en 1991, correspondientes a 70 y 215 plantas, respectivamente. Cada una de esta agalla fue clasificada dependiendo de la posición que ocupase dentro de la planta así como dentro de la inflorescencia. Las inflorescencias fueron examinadas al final del período reproductivo de la planta, tras la emergencia de las avispa, para ver cuantas agallas permanecían y la posición que ocupaban. Adicionalmente anotamos las causas de las pérdidas de las agallas, comprobando que la cabra fue el único herbívoro que ingirió agallas. También marcamos al principio de floración 100 inflorescencias sin agallas en 1990 y 150 en 1991, pertenecientes a 30 plantas elegidas arbitrariamente, contando en dichas plantas el número de agallas

Interacción entre insectos agallícolas y *H. spinosa*

que poseían. De esta forma, pudimos analizar la relación entre el número de agallas por planta y el grado de herbivoría por cabra.

RESULTADOS

1) Abundancia y variabilidad espacio-temporal de las agallas

En total, durante los dos años estudiados, el 61% de las plantas marcadas (n=120) poseían alguna agalla. Sin embargo, cuando consideramos las plantas no marcadas y situadas en la población C, los resultados son bastantes distintos. Así, en 1990, el 31.6% de estas plantas (n=226) tuvieron agallas, mientras que en 1991 sólo tuvieron el 19.5% (n=215).

Como observamos en la Tabla 1, las plantas marcadas de la población C fueron las que estuvieron más intensamente atacadas por el insecto agallífero.

ANO	Pobl. A (40)	Pobl. B (20)	Pobl. C (20)	Promedio
1990	40%	55%	85%	61.67%
1991		65%	60%	62.50%

Tabla 1. Porcentaje de plantas marcadas con alguna agalla completamente desarrollada. Entre paréntesis aparece el número de plantas marcadas en cada población.

El número medio de agallas por planta fué en 1990 en las plantas marcadas de 2.15 ± 2.80 (rango= 1-19) y en 1991 de 4.04 ± 4.29 (rango=1-20), si no tenemos en cuenta las plantas que no poseían agallas. No existió diferencias entre poblaciones en el número de agallas formadas en cada planta ni en 1990 ($F=0.798$, $p=0.457$, $n=45$) ni en 1991 ($F=0.536$, $p=0.471$, $n=24$, ANOVA one way; Tabla 2).

ANO	Pobl. A (40)	Pobl. B (20)	Pobl. C (20)	Promedio
1990	1.64 ± 0.93	1.92 ± 1.16	2.82 ± 4.42	2.13 ± 0.61
1991		3.23 ± 2.74	4.92 ± 5.50	4.07 ± 1.19

Tabla 2. Número de agallas formadas en las plantas marcadas, sin considerar las plantas con 0 agallas. Se expresa la media \pm 1 desviación típica. Entre paréntesis aparece el número de plantas marcadas en cada población.

Interacción entre insectos agallicolas y *H. spinosa*

Cuando consideramos las plantas no marcadas de la población C, el número promedio de agallas por planta para los dos años fué 3.4 ± 3.6 (rango=1-19, Fig 2). Si analizamos los datos para cada año, en 1990, el número de agallas fué 3.78 ± 3.67 (n=72) y en 1991 fué 2.96 ± 3.52 (n=45), no existiendo diferencia interanual ni en el número promedio de agallas por planta ($F=1.431$, $p=0.234$, $n=116$, ANOVA de una vía), ni en la distribución de frecuencias generada en cada año ($Z=1.023$, $p=0.306$, $n=116$, Prueba de Kolmogorov-Smirnov).

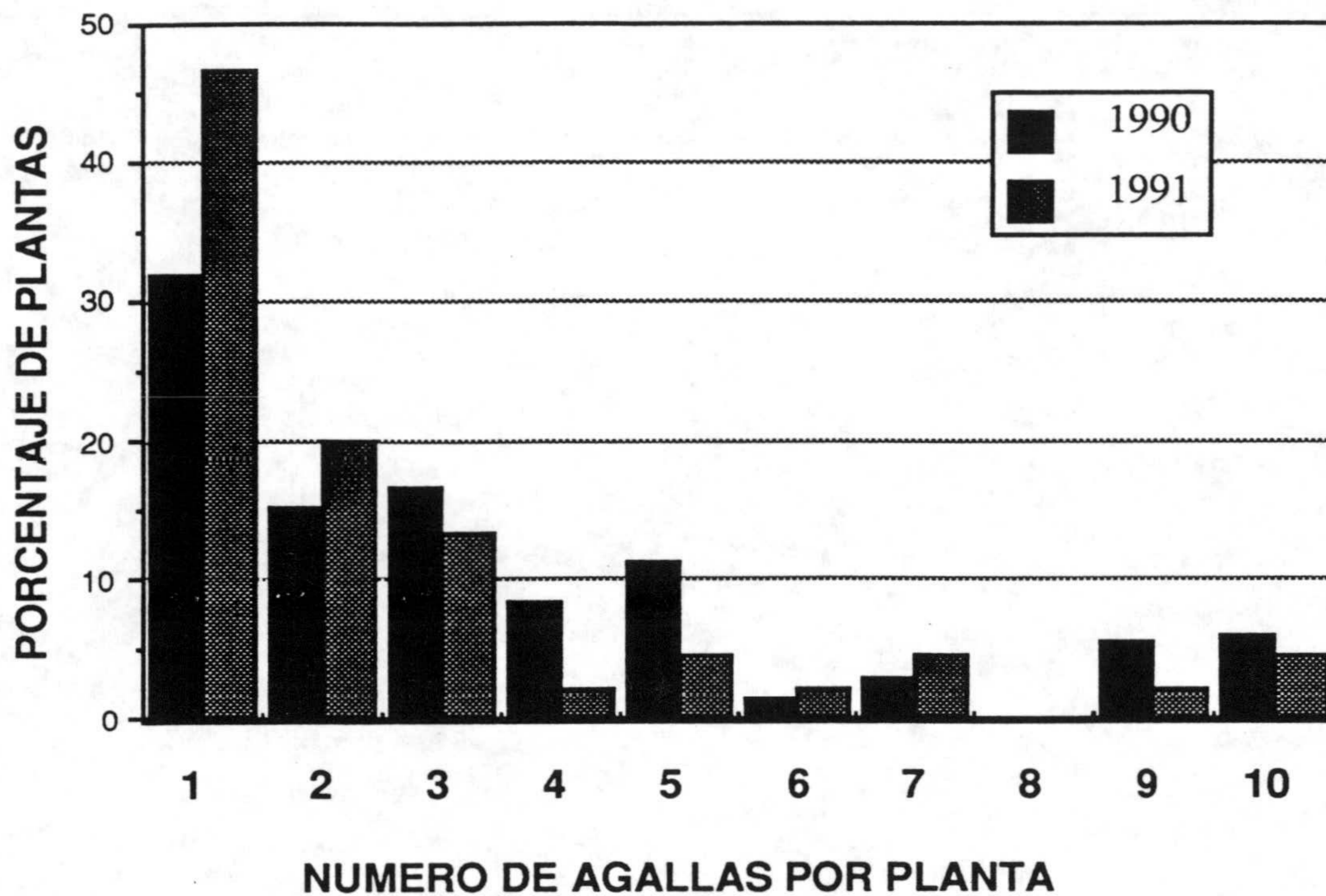


Figura 2. Porcentaje de plantas de *H. spinosa* no marcadas en la población C mostrando distinto número de agallas en 1990 (n=226 plantas) y en 1991 (215 plantas).

El patrón temporal de ovoposición de *Systasis* se solapó fuertemente con el período de floración de *H. spinosa*. Como vemos en la figura 3, las agallas empiezan a aparecer al principio de floración de las plantas, alcanzando su máxima abundancia durante el pico de floración y el inicio del período de fructificación de dichas plantas. En este período es cuando empieza la máxima incidencia de herbivoría por cabra (ver capítulo 3).

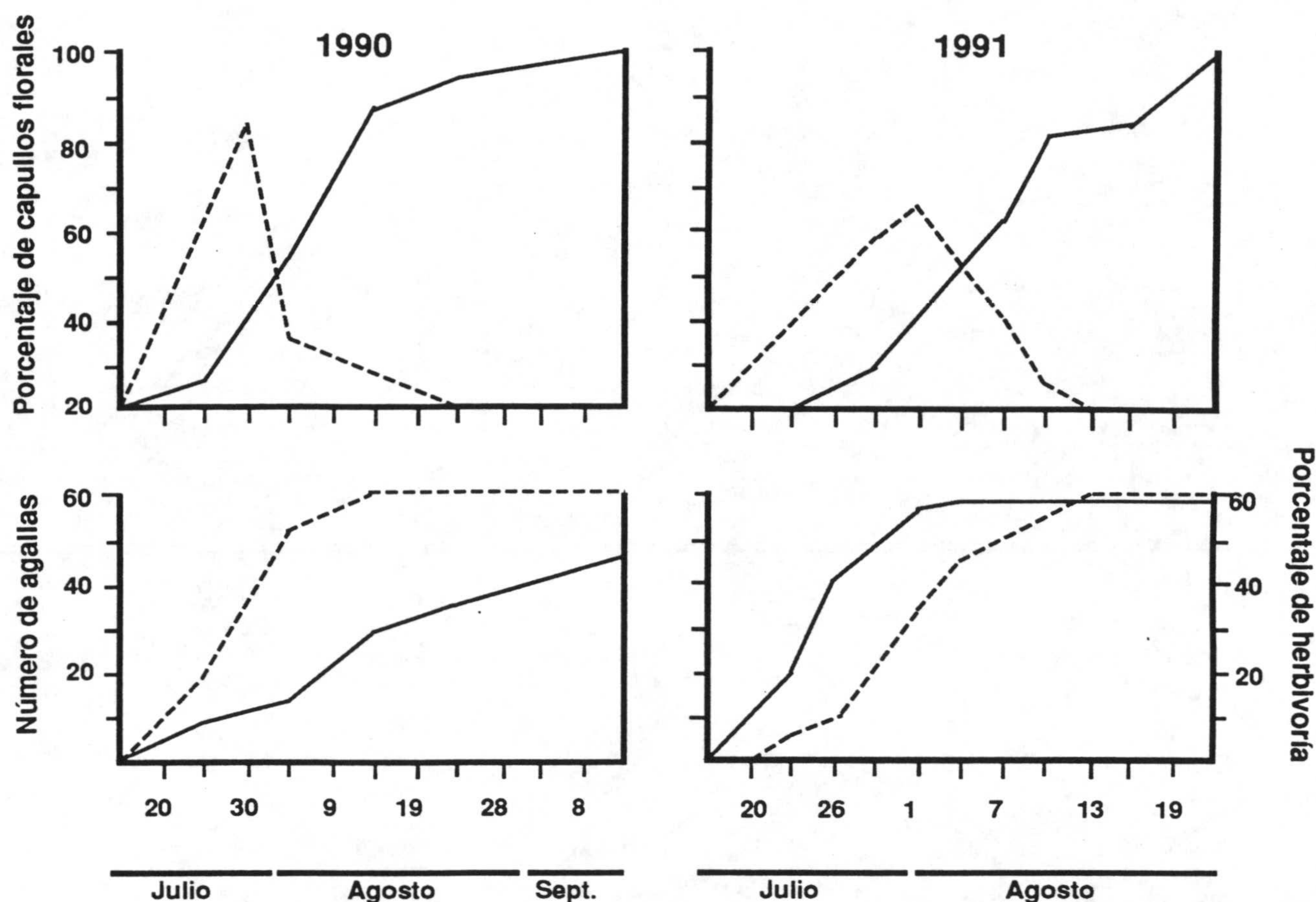


Figura 3. Fenología de ovoposición de *Systasis*. Los gráficos superiores representan la fenología de floración (línea discontinua) y de fructificación (línea continua) de *H. spinosa* para los años 1990 y 1991 en la población C (3130 m s.n.m.), medidos como el porcentaje de capullos florales en flor y en fruto, respectivamente. Los gráficos inferiores representan el patrón temporal de aparición de agallas bien desarrolladas, en número absoluto (línea discontinua) en las 20 plantas marcadas y el porcentaje acumulativo de inflorescencias marcadas en dichas plantas (100 inflorescencias) que fueron herbivorizadas por cabra montés (línea continua).

2) Características del patrón de ovoposición de *Systasis*

El número promedio de agallas por inflorescencia (\pm SD) fue 1.1 ± 0.4 (rango= 1-3), no existiendo diferencia interanual en este parámetro (ANOVA de una vía).

Las agallas aparecieron más frecuentemente en los capullos situados en la base de las inflorescencias. De hecho, el 59.29% de las agallas en 1990 ($n=324$) y el 57.07% en 1991 ($n=118$) estuvieron colocadas en la posición inferior de la inflorescencias (posición 1), mientras que sólo aparecieron cuatro agallas en la parte más distal de ella (posición 4, Fig 4). No apareció diferencia significativa entre años en la posición de la inflorescencia ocupada por las agallas ($Z=0.294$, $p=0.769$,

Interacción entre insectos agallícolas y *H. spinosa*

prueba de Kolmogorov-Smirnov). El número de larvas por agalla no cambió significativamente con la posición de la agalla en la inflorescencia ($H=4.66$, $p=0.2$, $n=146$, prueba de Kruskal-Wallis).

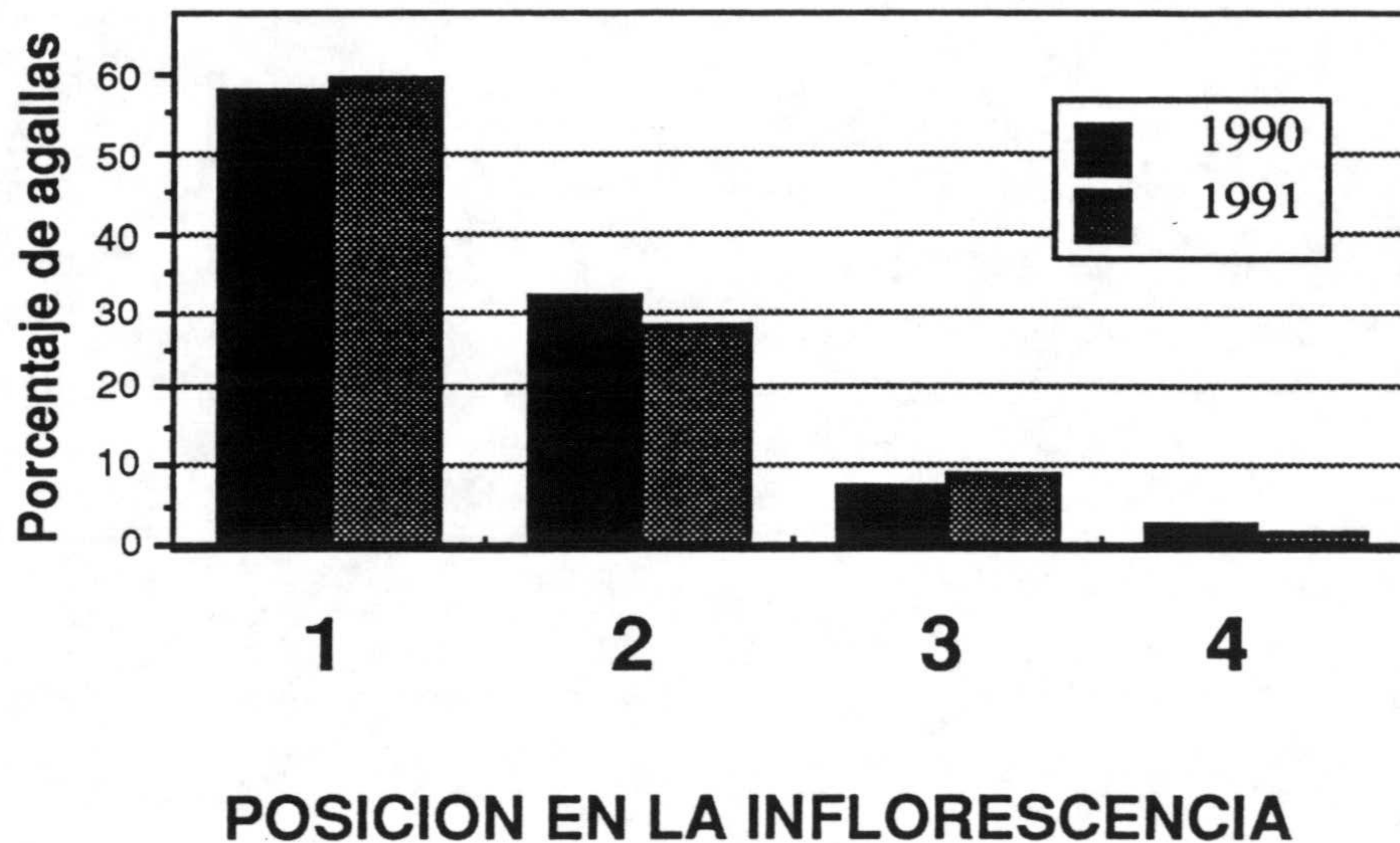


Figura 4. Porcentaje de agallas encontradas en cada posición en que fue dividida la inflorescencias en 1990 ($n=324$ agallas) y 1991 ($n=118$ agallas).

La mayoría de las agallas aparecieron en las inflorescencias situadas en el sector inferior de la planta (68% en 1990 y 81% en 1991) a pesar de que este sector representa sólo el $36.9 \pm 9.6\%$ (media \pm SD) del total de las inflorescencias, existiendo por tanto una desviación significativa del azar ($G=71.64$, $gl=1$, $p=0.001$).

3) Influencia de *Systasis* en el éxito reproductivo de las plantas

Inflorescencias con y sin agallas no se diferenciaron en el número de flores que poseían inicialmente (8.7 ± 3.2 y 9.5 ± 4.9 flores por inflorescencia, respectivamente, media \pm SD; $Z=1.24$, $p=0.22$, Prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras). Sin embargo, las infrutescencias con agallas produjeron una menor cosecha de frutos que las infrutescencias sin agallas (28.5% vs 65.1%, $U=1061.5$, $p=0.0001$, Prueba de mann-Whitney). Encontramos una correlación significativamente negativa entre el número de larvas por agalla y el número de frutos maduros por inflorescencia ($r_s=-0.19$, $p=0.04$, $n=113$).

Interacción entre insectos agallícolas y *H. spinosa*

Sin embargo, a nivel de planta global, las agallas no son un factor importante a la hora de determinar el número de semillas producidas. Como se observa en la Tabla 3, el número de agallas que había en cada planta marcada no influyó nada en el éxito reproductivo de dicha planta. Ambos tipos de análisis, paramétricos y no paramétricos, son consistente en sus resultados.

	N	R ²	b	Err St.	t	p	r _s	p
1990	40	0.024	-0.002	0.202	0.27	0.7884	-0.002	0.992
1991	39	0.033	-0.007	0.180	1.51	0.1384	-0.097	0.548

Tabla 3. Sumario del análisis de regresión lineal simple y la correlación de rangos de Spearman para cada año entre el número de agallas por planta y la fertilidad femenina de cada planta. N es el número de plantas analizadas, R² es la correlación del modelo paramétrico, b es el coeficiente de regresión ó pendiente, Err St. es el error típico del coeficiente de regresión, t es la t de Student utilizada para hallar la significación del coeficiente de regresión, p es el nivel de significación y r_s es el valor del coeficiente de correlación de Spearman.

4) Relación entre la herbivoría por cabra y la distribución de las agallas en las plantas

Como se observa en la figura 2, la herbivoría por cabra fué principalmente confinada a la fase de fructificación de las plantas, cuando las agallas estan bien desarrolladas (Ver Capítulo 3). Por esta razón, el ramoneo de las cabras sobre *H. spinosa* supuso una fuerte de pérdida de agallas de *Systasis*. De hecho, de 176 agallas marcadas, las cabras eliminaron 38 de ellas (20.2%). Sin embargo, debido al patrón de forrajeo mostrado por las cabras (Ver Apartado 2 del capítulo 3), la probabilidad de que una cabra elimine una agalla dependió de la posición de ésta tanto dentro de la planta como dentro de la inflorescencia. Así, las agallas situadas en el sector inferior de la planta tuvieron una mayor probabilidad de supervivencia (93.48%) que las agallas situadas en el sector superior (71.43%, G=7.01, p=0.001, datos disponibles sólo para 1991). De igual forma, el 93.48% de las agallas situadas en la posición 1 de las inflorescencias (la posición más basal) sobrevivieron despues de la herbivoría por cabra, mientras que sólo lo hicieron el 59% de las agallas situadas en la posición 3 o el 0% de las situadas en el sector 4 (Tabla 4).

Posición en la infloresc.	Nº Infrutesc. marcadas	Nº Infrutesc. comidas	Nº agallas ingeridas	Probabilidad supervivencia
1	87	46	8	0.909
2	52	25	13	0.750
3	33	14	13	0.589
4	4	4	4	0.000
Total	176	89	38	0.798

Tabla 4. Efecto de la herbivoría por cabra sobre la supervivencia de las agallas. Las columnas indican el número de agallas marcadas en cada posición de la inflorescencia, el número de ellas que fueron ramoneadas por cabra montés y el número de agallas ingeridas en cada posición. La probabilidad de supervivencia fue calculada como $1-(a/b)$, donde a es el número de agallas comidas y b el total de agallas marcadas en cada posición. Los resultados para los dos años no difirieron estadísticamente, por lo que se muestran los datos combinados.

Para poder determinar si la presencia de agallas afectó al comportamiento de alimentación de la cabra montés, comparamos la distribución de frecuencias de frutos intactos después de la herbivoría sobre infrutescencias con agallas con aquellas que no poseían agallas, no encontrando diferencias significativas ($Z=1.35$, $gl=2$, $n=572$, $p=0.1779$, prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras). De esta forma, las infrutescencias con agallas fueron ramoneadas por las cabras de la misma forma que las infrutescencias sin agallas. Además, las cabras consumieron proporción similar de infrutescencias con agallas marcadas (58.3%) que sin agallas (55.0%) en 1990 ($G=0.17$, $p=0.68$, $n=160$). En 1991, las infrutescencias con agallas fueron comidas con menor intensidad (42.6%) que las infrutescencias control (58.75%; $G=6.26$, $p=0.012$, $n=263$). Sin embargo, no hubo diferencias entre años en la proporción de infrutescencias con agallas marcadas comidas por cabra ($G=2.22$, $p=0.135$, $n=173$). Tampoco aparentemente discriminan las cabras entre plantas dependiendo de su intensidad de parasitación por avispa, ya que no encontramos correlación significativa entre la intensidad de ramamoneo en planta y el número de agallas que había en cada planta ($p>0.3$, $n=30$ cada año, correlación de rangos de Spermán).

DISCUSION

1) Efecto de las agallas en el éxito reproductivo de la planta

Según Larson & Whitham (1991), podemos distinguir dos muy diferentes tipos de herbivoría, aquella que se produce por animales consumidores de tejidos vegetales, y aquella otra producida por herbívoros que se alimentan a base del tejido vascular de la planta. Los insectos formadores de agallas

Interacción entre insectos agallícolas y H. spinosa

pertenecen a este último grupo. Estos insectos pueden actuar como verdaderos sumideros de nutrientes, llegando incluso a competir con los verdaderos módulos vegetales por los recursos (Larson & Whitham 1991), y afectando negativamente a la planta huésped sobre la que ovopositan. De hecho, varios estudios han demostrado que la presencia de agallas limita la producción de semillas y altera la distribución de recursos disponibles por la planta huésped (Hartnett & Abrahamson 1979, Stinner & Abrahamson 1979, McCrea & Abrahamson 1985, Craig et al 1986, Williams & Whitham 1986, Fay & Hartnett 1991, Erasmus et al. 1992). Por ejemplo, Dasineura affinis (Cecidomyiidae) es capaz mediante el desarrollo de agallas de disminuir el potencial fotosintético, la producción de flores, el crecimiento y la producción de semillas de Viola odorata (Birch et al 1992). Los insectos formadores de agallas pueden llegar a limitar el éxito reproductivo de las plantas de tal forma que han llegado incluso a ser utilizado como agentes de control biológico de plagas vegetales. Así, Procecidochares utilis (Trypetidae), mediante la formación de agallas, puede llegar a anular la producción de semillas y el crecimiento vegetativo de Ageratina adenophora (Compositae), una hierba introducida en Africa, Australia, Hawaii, Nueva Zelanda y India (Erasmus et al 1992).

Systasis, mediante la formación de agallas en los capullos florales, es capaz no sólo de eliminar el capullo elegido para ovopositar, sino de reducir la proporción de flores que cuajan a frutos en las inflorescencias parasitadas. A esta escala espacial, el efecto de este calcídido es negativo para la planta. Sin embargo, a nivel de planta, la presencia de agallas no afectó ningún año de forma significativa a la proporción de flores produciendo frutos o a la fertilidad femenina de H. spinosa durante los años que ha durado el estudio. Nosotros pensamos que esto es debido a que la interacción que surge entre estos dos organismos es muy laxa, consecuencia principalmente de la poca abundancia de insectos agallícolas (Martinez et al 1992). A pesar de que hasta un 60% de las plantas poseían agallas, normalmente no suelen coexistir más de cinco agallas por planta. Por el contrario, una planta promedio puede desarrollar más de 10.000 flores, lo que origina que el supuesto efecto de Systasis quede reducido a una fracción prácticamente inapreciable del total de semillas potencialmente producidas por las plantas. Roininen & Tahvanainen (1991) han encontrado una relación similar entre Salix cinerea y Euura mucronata (Tenthredinidae). En esta interacción, a pesar de que la avispa afecta drásticamente a la arquitectura general de la planta, debido a la abundancia de flores por planta, el efecto sobre el éxito reproductivo llega a ser negligible.

Interacción entre insectos agallícolas y H. spinosa

Por lo tanto, la interacción exclusiva que surge entre Systasis y H. spinosa no adquiere por sí sola mucha importancia debido principalmente a que la probabilidad de ocurrencia de dicha interacción (componente cantidad de la interacción, Herrera 1989d) es casi nula.

2) Interacción asimétrica entre la cabra montés y Systasis

La distribución de los insectos herbívoros dentro de las plantas de las que se alimentan responde a un patrón espacial claro, que se acentúa normalmente en aquellos insectos sésiles o pocos móviles, como los formadores de agallas, minadores de hojas, etc. (Basset 1991b, 1992, Whitham 1986, 1992, Szabó 1992). En nuestro caso particular, la posición de las agallas sobre H. spinosa es muy específica, reflejado por el hecho de que el insecto agallícola ovoposita preferencialmente en los capullos basales de la inflorescencia, y en las inflorescencias del sector inferior de la planta. Esta preferencia no puede ser atribuida a una limitación temporal de la ovoposición, ya que la puesta se solapa ampliamente con el período de floración de las plantas. Tampoco puede ser atribuido este comportamiento reproductor a que existe una limitación en el número y posición de las inflorescencias, ya que una planta exhibe normalmente al mismo tiempo cientos de capullos, flores y frutos a lo largo de la mayoría de su período reproductor, y las plantas solapan entre sí fuertemente sus ciclos reproductivos.

La mortalidad de las larvas de calcidoideos en sus estadios más tempranos, dependiendo de la posición dentro de la inflorescencias, puede ser una causa de la distribución de agallas observadas. Sin embargo, como Rey (1992) ha apuntado para otras especies de himenópteros, las agallas sin larvas usualmente se desarrollan. Por esta razón, la distribución de agallas puede servir como estima adecuada del comportamiento de ovoposición del calcidoideo. Varios estudios han mostrado que los insectos que producen agallas en los tallos seleccionan los más largos, más vigorosos, para depositar sus huevos (Price et al. 1987a, b, Craig et al. 1989, Horner & Abrahamson 1992, Whitham 1992). Esta selectividad suele ir asociada con una mayor probabilidad de supervivencia de las larvas que se desarrollan en agallas de tallos grandes (Craig et al 1989). Por ejemplo, Las agallas del áfido Pemphigus batae desarrollándose en las hojas mayores de Populus angustifolius, donde presumiblemente la tasa fotosintética y la capacidad de retener nutrientes es mayor, tuvieron una fecundidad significativamente mayor que las agallas situadas en las hojas más pequeñas (Whitham

Interacción entre insectos agalícolas y H. spinosa

1992). No obstante, la preferencia de ovoposición de Systasis no está relacionada con el número de flores que hay por inflorescencias (una estima del vigor de dichas inflorescencias), ya que como vimos en los resultados, las inflorescencias con y sin agallas presentaron el mismo número de flores. Por el contrario, la ovoposición selectiva en los capullos florales basales puede estar debido a una limitación de recursos, ya que supuestamente una posición basal en la inflorescencia aseguraría un acceso prioritario a los nutrientes (Lee 1988, Larson & Whitham 1991). Si esta hipótesis fuese correcta, las agallas basales contendrían más larvas que las agallas distales. Sin embargo, nosotros no encontramos correlación significativa entre el número de larvas por inflorescencia y su posición en ella. Además, esta hipótesis no puede explicar por qué Systasis preferencialmente ovoposita en las inflorescencias situadas en el sector inferior de la planta. En este línea, Hartley & Lawton (1992) encontraron que las agallas de Neuroterus quercus-baccarum desarrollándose en árboles artificialmente fertilizados con nitrógeno no se beneficiaron del supuesto aumento de nutrientes ni en tasa de crecimiento, supervivencia o peso del adulto resultante de la agallas. De la misma forma, los robles fertilizados no poseían una mayor población de agallas que los árboles control. Análogamente, Horner & Abrahamson (1992) han mostrado que Eurosta solidaginis (Tephritidae) no sobrevive mejor en ejemplares de Solidago altissima (Compositae) artificialmente fertilizados. Adicionalmente, la distribución de los compuestos químicos nocivos dentro una planta es otro factor que puede condicionar la distribución espacial de insectos sésiles dentro de dicha planta (Zucker 1982). Nosotros no hemos cuantificado en H. spinosa los metabolitos secundarios que posee, por lo que esta hipótesis, aunque improbable, no puede ser testada.

Nosotros proponemos una hipótesis alternativa: el patrón espacial mostrado por Systasis cuando ovoposita está afectado por el comportamiento de ramoneo de la cabra montés sobre H. spinosa. La cabra consumió más del 50% del total de las inflorescencias de H. spinosa en la población donde se efectuó el estudio (población C, 3130 m s.n.m.; Gómez 1991), y esta planta es frecuentemente herbivorizada por la cabra montes a lo largo de toda las áreas de alta montaña de Sierra Nevada (Martínez 1985). La cabra come tanto inflorescencias con agallas como sin ellas, a pesar del hecho de que las inflorescencias parasitadas cuajaron una menor proporción de frutos. Esta presión de herbivoría es el factor cuantitativo determinante de la importancia ecológica de la interacción agalla-cabra, que resulta en la destrucción de un porcentaje de agallas y la muerte de las

Interacción entre insectos agallícolas y H. spinosa

larvas contenidas en ellas (selección fenotípica). Por esta razón, la cabra puede llegar a ser un agente selectivo que actúe sobre el éxito reproductivo de Systasis.

Cuando un insecto formador de agallas es predado por otro organismo de similar talla, una estrategia de evasión puede consistir en modificar las características de las agallas, como la dureza, la talla o la composición química, para reducir la probabilidad de predación larvaria. Esta situación ocurre cuando por ejemplo el "predador" es un insecto parasitoide o alguna especie de hongo (Stinner & Abrahamson 1979, Cornell 1983, Abrahamson et al 1983, Weis et al 1985, Weis & Abrahamson 1986, Price & Clancy 1986, Taper & Case 1987, Craig et al 1988, 1990, Sitch et al 1988) o incluso cuando el agallícola interactúa con algún herbívoro de menor talla (Basset 1991b). Sin embargo, cuando un agallícola es indirectamente ramoneado por un herbívoro vertebrado de gran talla, una estrategia de evasión podría consistir en ovopositar preferencialmente en las partes de las plantas menos herbivorizadas, evitando aquellas más comidas (Faeth 1985, 1988). Nuestros resultados muestran claramente que las agallas tienen una probabilidad de supervivencia distinta dependiendo principalmente de su posición en la inflorescencia, así como del sector de la planta donde se desarrollen. El comportamiento de forrajeo de la cabra estuvo influenciado por el patrón general de crecimiento achaparrado de la planta, así como por la abundancia de espinas. Por esta razón, agallas separadas entre sí menor de 5 cm, por ejemplo, aquellas situadas en las posiciones 1 y 4, tuvieron una probabilidad de supervivencia muy distintas. Este hecho permite a los calcídidos escapar de la herbivoría por cabra en una escala espacial muy fina, correspondiente con la escala a la que ellos se mueven. Es decir, las hembras depositaron los huevos más frecuentemente allí donde la probabilidad de supervivencia de las larvas es mayor (Craig et al. 1989, Fernandes & Price 1992). Por tanto, el factor último determinante de la distribución de las agallas a esta escala espacial es la preferencia de las hembras a ovopositar en las zonas más basales de las plantas en detrimento de las más apicales.

Aunque ambos, la cabra y el calcídido son herbívoros de H. spinosa, su relación no es típicamente una interacción competitiva indirectamente mediatizada por la planta huésped (Faeth 1988, Strauss 1991a). Por el contrario, la interacción resultante es directa, en la que la cabra actúa como un depredador real de los calcídidos, aunque este ungulado no puede aparentemente distinguir las agallas del resto del tejido vegetal. El factor clave que gobierna esta interacción interfilética es la diferencia de talla existente entre los herbívoros. Consecuentemente, la relación

Interacción entre insectos agallícolas y H. spinosa

asimétrica que aparece entre estas especies actúa en forma de jerarquía, en la cual el organismo mayor regula al menor pero lo contrario no ocurre. Casos similares han sido apuntados entre vertebrados frugívoros y predadores de semillas invertebrados que comen en los mismos frutos (Lamprey et al 1974*, Drew 1987*, Jordano 1987, Herrera 1984a, 1989c, Traveset 1992), y puede ser extendido a cualquier relación entre herbívoros donde las especies son tamaños muy diferentes, especialmente cuando el herbívoro menor es sésil y vive en plantas intensamente herbivorizadas por el mayor. De forma similar, este tipo de interacciones han sido encontradas entre dispersantes de semillas y microbios que atacan la pulpa de los frutos (Buchholz & Levey 1990) Esta idea es similar a la hipótesis de Janzen (1984) concerniente con la dispersión accidental de semillas de hierbas por grandes herbívoros, pero con la diferencia crucial de que en nuestro caso la interacción no beneficia al calcidoideo.

Finalmente, la información resultante de este estudio nos permite avanzar una hipótesis general acerca del efecto de los herbívoros grandes sobre los pequeños: bajo una presión de herbivoría débil, el agallícola (y las formas sésiles similares) presentarán un patrón espacial de preferencia de ovoposición menos selectivo que bajo una presión de herbivoría fuerte. Para comprobar esta hipótesis es necesario considerar los siguientes factores 1) presión de herbivoría por grandes vertebrados sobre las plantas, considerando también el nivel de palatabilidad así como las defensas mecánicas de las plantas; 2) el efecto de la herbivoría por vertebrado sobre el comportamiento ovopositor y la probabilidad de supervivencia de los herbívoros invertebrados (selección fenotípica); y 3) la herencia del comportamiento ovopositor.

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

*FACTORES QUE LIMITAN
LA PRODUCCION DE SEMILLAS
POR FRUTO EN H. spinosa*

INTRODUCCION

Una reducción en la fertilidad femenina de una planta puede ser consecuencia directa del fracaso de las flores en producir frutos maduros, o del fracaso de los óvulos en madurar a semillas (Charlesworth 1989, Herrera 1990a), estando estos dos mecanismos totalmente desacoplados en la mayoría de las especies vegetales (Herrera 1990a). El número de semillas que han madurado por fruto es un rasgo de gran importancia evolutiva para la planta (Lee 1988), aunque hasta el momento no existe un consenso sobre cual es la estrategia más beneficiosa (Willson y Burley 1983, Charlesworth 1989). El primer factor que condiciona el número de semillas que produce un fruto es el número de óvulos que contenga (Herrera 1991, Stephenson 1992), rasgo que está bastante condicionado por la afiliación filogenética. Sin embargo, distintas especies con un número de óvulos inicial fijo y con un alto grado de parentesco evolutivo pueden utilizar diferentes estrategias de maduración de semillas (Casper & Wiens 1981, Casper 1984, 1988). Así, en algunas especies, es evolutivamente ventajoso producir frutos en los que pocos óvulos maduren a semillas (frutos poco fecundos), ya que de esta forma las semillas contienen más tejido de reserva y mayor capacidad de germinación, crecimiento y reclutamiento (Primack 1987, Richardson & Stephenson 1991), se diluye el efecto de predación por parte de los granívoros (Zangerl et al 1991), y se evita la competencia entre plántulas originadas de semillas hermanas (Casper y Wiens 1981), especialmente en aquellas especies en las que el fruto, más que las semillas individuales, actúa como unidad de dispersión. El caso extremo ocurre en aquellas plantas que producen una proporción constante de frutos partenocárpicos (Willson y Burley 1983). Por el contrario, en otras especies es más ventajoso producir frutos muy fecundos, ya que de esta forma se reduce el costo por semilla en producción de tejido vegetal no reproductivo (Lee & Bazzaz 1982b, Ganeshiah et al 1986, Lee 1988), aumenta la probabilidad de escape de las semillas del ataque de los predadores endofitófagos invertebrados (Garrison y Augspurger 1983), aumenta el número de semillas dispersadas por fruto en aquellas especies que son dispersadas mediante endozoocoria (Uma Shaanker et al 1988), aumenta la variabilidad en la distancia de dispersión de semillas hermanas que son dispersadas independientemente (Lee 1988) y se producen semillas competitivamente superiores por haber estado durante el período de maduración dentro del fruto sometidas a mayores presiones competitivas (Stephenson y Winser 1986). Este valor selectivo de los frutos muy fecundos queda demostrado en aquellas especies de plantas que, de forma selectiva,

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

abortan los frutos que contienen pocas semillas (Stephenson 1980, Augspurger 1980, 1981, Lee & Bazzaz 1982a).

Independientemente de cual sea la estrategia mas ventajosa a tiempo evolutivo, casi la totalidad de las plantas maduran sólo una fracción de los óvulos disponibles por fruto (Stephenson 1992). Es decir, no todos los óvulos potencialmente disponibles dentro de un fruto se convierten en semillas maduras. A nivel ecológico-proximal, los principales factores que han sido propuestos como limitantes de la proporción de óvulos que maduran a semilla por fruto en la mayoría de las especies de plantas son la falta de recursos y la inadecuación de la polinización (Bierzychudek 1981, Stephenson 1981, McDade 1983, Willson y Burley 1983, Gorchov y Estabrook 1987, Lee 1988, Stephenson 1992). Sin embargo, existen diversas hipótesis alternativas que intentan explicar el fracaso de los óvulos fertilizados en producir semillas. Entre ellas destacan en primer lugar las hipótesis que consideran que los cigotos son capaces de competir entre ellos por los recursos dentro del fruto (Kress 1981, Uma Shaanker et al 1988), y en segundo lugar las hipótesis que suponen que no todos los granos de polen son igualmente capaces de producir cigotos, resultando en mecanismos de aborto espontaneo o fenómenos de selección sexual (Stephenson & Bertin 1983, Marshall & Ellstrand 1986, Wiens et al 1989, Snow & Spira 1991b).

En este capítulo intento averiguar cual es el mecanismo ecológico que provoca la reducción natural en el número de semillas producidas por fruto de Hormathophylla spinosa. Las hipótesis de limitación de nutrientes y polen las testo directamente de forma experimental, mientras que las hipótesis de interacción genética entre el polen y el óvulo y las hipótesis de interacción competitiva entre cigotos hermanos las estudio de forma indirecta.

El fruto de Hormathophylla spinosa siempre tiene cuatro óvulos dispuestos en dos placentas parietales. Por esta razón, el número de semillas que produce cada fruto ("brood size" sensu Wiens 1984) es una variable que se puede convertir en razón semilla/óvulo ("brood size" sensu Charlesworth 1989) sólo dividiendo por cuatro. A lo largo de todo el capítulo, y mientras no se indique lo contrario, nosotros hemos utilizado el número de semillas maduras por fruto como una buena estima del "brood size" en H. spinosa.

MATERIAL Y METODOS.

1) Efecto de la disponibilidad de agua en la proporción de semillas producida por fruto.

El efecto de la disponibilidad de agua sobre la producción de semillas por fruto se estudió en 1991 mediante la realización de un experimento de riego. Para ello, examinamos 140 frutos pertenecientes a 29 inflorescencias de 6 plantas que fueron regadas cada dos días con dos litros de agua cada una de ellas (Ver Capítulo -- para una descripción detallada del método empleado). Estos frutos constituyen el grupo de frutos tratados. El riego empezó el 15 de julio, antes de que las plantas hubiesen florecido, y terminó después de que todas las plantas hubiesen completado la maduración de los frutos. Decidimos regar las plantas cada dos o tres días debido a que el suelo sobre el que crecen estas plantas en Sierra Nevada está compuesto de esquistos metamórficos altamente impermeables, por lo que una frecuencia menor de riego podría haber provocado niveles similares de estrés hídrico entre grupos, invalidando los resultados de la experiencia. También examinamos 394 frutos pertenecientes a 57 inflorescencias de 10 plantas control. Estas plantas estaban situadas en la misma población que las plantas tratadas, por lo que la única diferencia entre ellas fue aparentemente la cantidad de agua de la que dispusieron durante el verano.

Debido a que en esta planta existe una fuerte relación entre el tamaño de los frutos y la proporción de óvulos que pasan a semillas maduras (Ver Capítulo anterior), analizamos los datos mediante un análisis de covarianza, introduciendo como covariante el tamaño de los frutos. Transformamos esta variable según el logaritmo de $x+1$, y la proporción de semillas según el arcoseno de $\sqrt{x+1}$ (Zar 1984).

2) Efecto de la limitación de polen en la proporción de semillas por fruto.

En 1991 realizamos una experiencia de aplicación adicional de polen a determinadas flores para ver como afecta la disponibilidad de polen en la producción de semillas por fruto. Para ello, aplicamos mediante el empleo de un pincel una cantidad considerable de granos de polen en todas las flores abiertas en diez inflorescencias marcadas de una planta elegida al azar. Los frutos producidos de estas flores constituyeron el grupo experimental. Otras diez inflorescencias de la misma planta fueron marcadas y dejadas bajo una polinización natural, constituyendo los frutos producidos el grupo

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

control. En total, examinamos 114 frutos experimentales y 80 frutos control. Utilizamos también para el análisis de los datos de esta experiencia un ANCOVA de un factor, siguiendo el protocolo descrito en la sección anterior.

3) Efecto de la incompatibilidad genética entre gametos y la carga mutacional.

Otra hipótesis que pretende explicar la reducción en la fertilidad femenina es la denominada "hipótesis de la carga genética" (Charlesworth & Charlesworth 1987, Charlesworth 1989). Según esta hipótesis, las especies de entrecruzamiento sufren una alta carga genética, debido a que un alto porcentaje de sus óvulos fertilizados abortan en estadios tempranos de desarrollo (Charlesworth 1989). Un tipo bastante frecuente de carga genética es lo que se denomina "carga mutacional", que predice una reducción de la fertilidad de las plantas endógamas, debido a que la unión aleatoria de gametos genéticamente similares provoca la aparición de los efectos deletéreos de determinados alelos (Charlesworth 1989). Un corolario que se deduce de lo anterior es que si la carga mutacional es la fuente de reducción de la proporción de semillas producidas por fruto, entonces, al estar la semilla únicamente determinada por el genotipo del cigoto, se espera que sea aleatorio el número de semillas que aborten por fruto, siendo el fracaso de un óvulo fertilizado independiente del fracaso de otro óvulo fertilizado dentro del mismo fruto (Gorchov & Estabrook 1987, Charlesworth 1989, Herrera 1990a).

Al ser en H. spinosa siempre cuatro el número de óvulos por flor, el número de óvulos fertilizados y posteriormente abortados por fruto, si se cumple la hipótesis anterior, se espera que se ajuste a una distribución binomial de $k=4$ con parámetro p igual a la probabilidad de que un óvulo fertilizado no madure. Esta probabilidad la hemos hallado utilizando un método análogo al utilizado por Gorchov & Estabrook (1987) y Rocha & Stephenson (1990), en el que dicha probabilidad es igual al cociente entre el número total de óvulos madurados (o lo que es lo mismo, al número total de semillas producidas) y el número total de óvulos fertilizados. De esta forma, al no utilizar como denominador de dicho cociente el número total de óvulos por fruto, eliminamos el ruido provocado por otros efectos que pueden actuar durante otras fases del ciclo reproductivo de la planta e interactuar de forma sinérgica con la carga mutacional. Así, si hubiéramos utilizado todos los óvulos producidos por flor, hubiésemos hallado una estima de p demasiado conservativa, ya que hubiésemos considerado

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

también la fracción de óvulos no fertilizados y que, por supuesto, no pueden madurar semillas viables. Debido a que cada planta difiere de todas las demás en constitución genética, hemos hallado un p para cada una de las 80 plantas marcadas (Herrera 1990a). A continuación, hemos contrastado la distribución observada para cada planta del número de óvulos abortados por fruto con una distribución simulada de 100 frutos teóricos, utilizando como parámetro p el hallado para esa planta. Las plantas con menos de 30 frutos examinados han sido eliminadas del análisis. Para el ajuste de bondad hemos utilizado una chi cuadrado, después de transformar los datos logarítmicamente (Zar 1984).

Los óvulos no fertilizados se distinguieron fácilmente por su aspecto lechoso y color blanquecino, mientras que los óvulos fertilizados y abortados, aunque tuviesen aún un tamaño similar a los no fertilizados, ya presentaban color oscuro. Las semillas maduras se distinguen de las abortadas principalmente por el color, el aspecto externo y el tamaño (ver capítulo 1). Aquellos frutos cuyos óvulos o semillas fueron identificados con dificultad, se eliminaron del análisis estadístico.

4) Efecto de la posición del óvulo en la probabilidad de maduración de las semillas.

La posición de los óvulos dentro de los frutos puede influir en la probabilidad de que dichos óvulos sean fertilizados o/y de que esos óvulos fertilizados maduren a semillas (Rocha & Stephenson 1990, Snow & Spira 1991b, Marshall & Aström 1991). Ambos fenómenos pueden ser originados por causas distintas. Un óvulo ocupando un emplazamiento determinado dentro de un fruto puede ser fertilizado diferencialmente debido a que los granos de polen pueden acceder a él más fácilmente (Hill & Lord 1987, Snow & Spira 1991). Sin embargo, la maduración diferencial debido a la posición del óvulo fertilizado dentro del fruto puede estar provocado por efectos competitivos, de asimilación de nutrientes maternos o de fertilización por granos de polen más vigorosos (Rocha & Stephenson 1990).

El fruto de H. spinosa es bicarpelar, estando dividido secundariamente en dos cámaras por una lámina delgada llamada septo (Heywood 1985, Hill & Lord 1987), cada una de las cuales contiene dos óvulos. De esta forma, en cada cámara existe un óvulo perteneciente a cada una de las dos placentas (Fig 1). Los cuatro óvulos se disponen simétricamente a la misma distancia del estilo y del estigma, así como del tejido vascular que alimenta al fruto. Para ver el posible papel que juega la posición en la probabilidad de maduración de estas semillas hemos testado las siguientes hipótesis :

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

a) En H. spinosa, cuando las flores empiezan a formar el fruto, éste bascula de forma característica hasta que una cámara se superpone a la otra en cierto grado, manteniéndose ambas placentas a la misma distancia del suelo. Por esta razón, en un fruto maduro podemos distinguir una cámara superior y una cámara inferior, así como una placenta izquierda y otra derecha. Para ver si existía alguna preferencia por la posición de las cámaras o las placentas por parte de las semillas maduras, analizamos la posición de 2131 semillas en 1909 frutos de las 80 plantas marcadas, independientemente del número de semillas que contuviese cada fruto. En este caso particular, si no existiese selección espacial, la probabilidad de que una semilla esté en cualquiera de las dos placentas o en cualquiera de las dos cámaras es 0.5. Por lo tanto, una vez hallada la distribución de semillas en ambas cámaras o placentas para todos los frutos, construimos dos distribuciones teóricas que cumplieren los requisitos de la hipótesis nula, es decir, que la frecuencia de aparición de semillas en la cámara inferior o superior, o en la placenta izquierda o derecha, fuese 0.5, respectivamente. A continuación, contrastamos las frecuencias observadas y esperadas para las cámaras y las placentas utilizando una chi cuadrado con corrección de continuidad (Siegel 1959). Además, para ver la posible interacción entre la cámara y la placenta, hemos utilizado un análisis de contingencia multivariante con término de interacción (Rocha & Stephenson 1990)

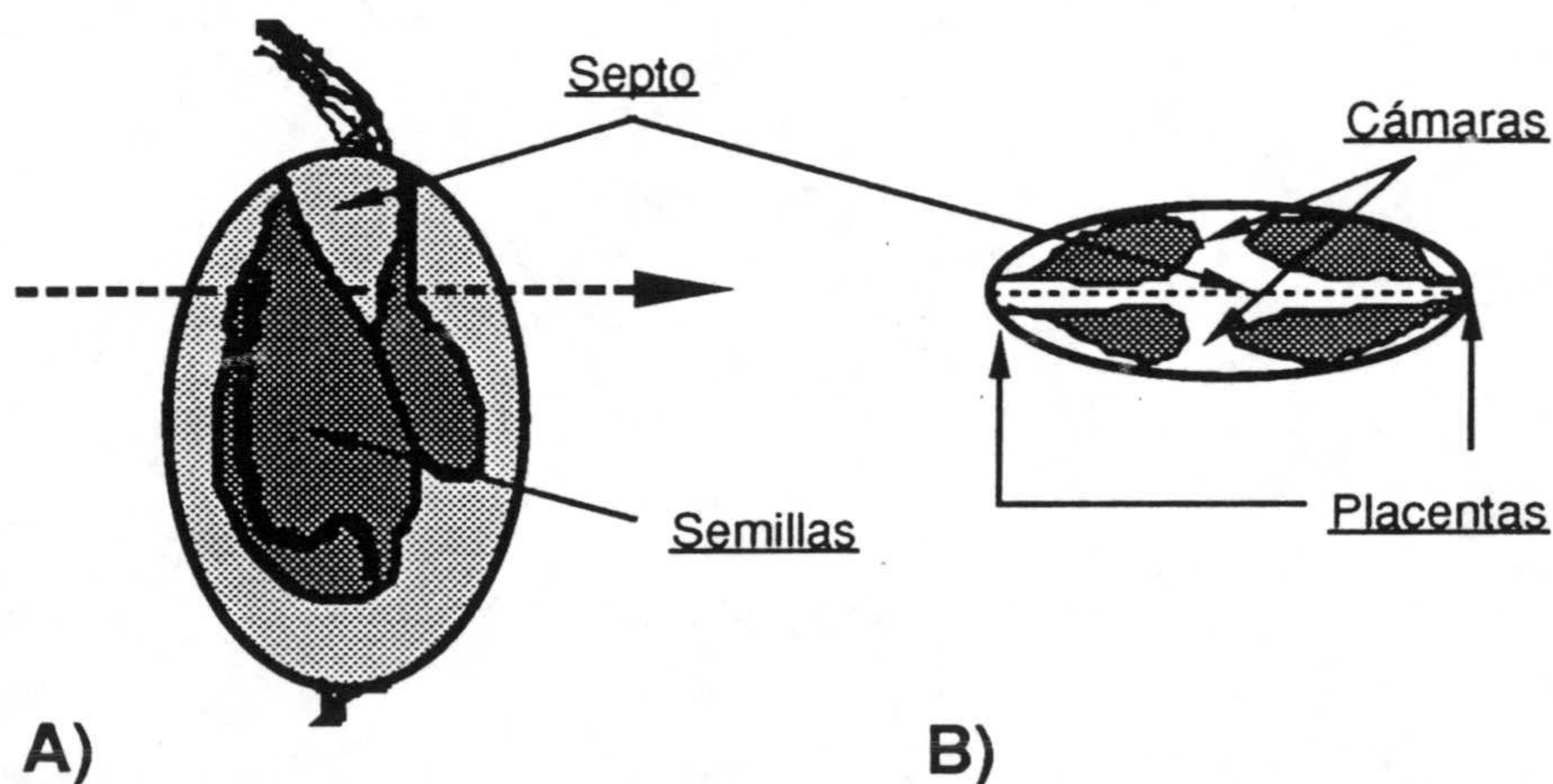


Figura 1) Representación semiesquemática de un fruto de H. spinosa. A) Corte longitudinal donde se aprecia una de las cámaras con dos semillas y el septo que divide las dos cámaras. B) Corte transversal donde se aprecian las dos cámaras, el septo que las divide, las dos placentas, y las cuatro posibles semillas.

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

b) El efecto de la posición en la maduración de las semillas fue adicionalmente estudiado en 1990 y 1991, cuantificando, en frutos de H. spinosa con dos semillas, cual era la probabilidad de que esas dos semillas madurasen en la misma cámara o en distinta cámara. De esta forma, podemos analizar la influencia que tiene la presencia de una semilla madura en la probabilidad de maduración de otra semilla dentro de esa misma cámara. Para ello, analizamos 533 frutos con dos semillas en 1990 y 621 frutos en 1991, anotando si dichas semillas ocupaban la misma o distintas cámaras. Hemos utilizado exclusivamente los frutos con dos semillas para permitir todas las posibles combinaciones posicionales de las semillas dentro del fruto (Andersson 1990), ya que los frutos con más de dos semillas, debido a la estructura del fruto de H. spinosa (Fig 1), tienen siempre las semillas ocupando las dos cámaras. Según la hipótesis nula de que no existe selección por parte de las semillas de madurar en la misma cámara, la probabilidad de que dos semillas aparezcan en la misma cámara es $2/6$, como viene especificado en la figura 2. Por lo tanto, la distribución de frecuencias de frutos con las dos semillas en la misma cámara o en distintas cámaras fué contrastada cada año con una distribución de Bernuilli esperada con $p=2/6$. Para calcular la significación utilizamos la prueba de la chi cuadrado con corrección de continuidad (Siegel 1959).

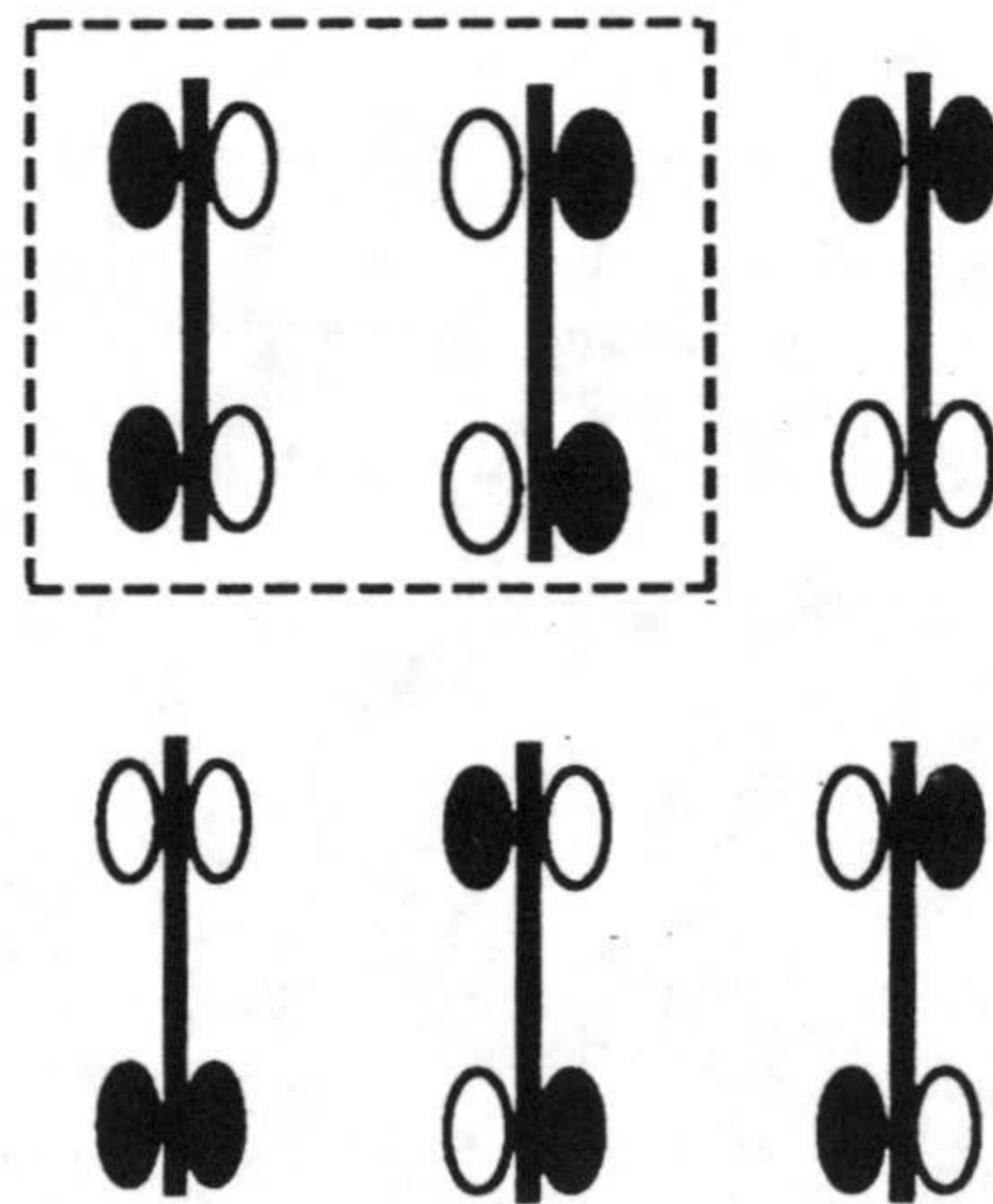


Figura 2. Representación esquemática de todas las posibles combinaciones espaciales de dos semillas dentro de un fruto de H. spinosa. Los círculos negros representan semillas maduras y los círculos blancos óvulos no fertilizados o abortados. La barra negra central en cada figura representa la lámina que divide en dos cámaras el fruto. Sólo en los dos casos primeros (encerrados por un cuadrado) las semillas ocupan la misma cámara.

En 1991 estudiamos también el efecto de la placenta, hallando la frecuencia de frutos con dos semillas dispuestas en la misma o en distintas placentas. Utilizando el protocolo anteriormente

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

descrito, contrastamos mediante una chi cuadrado dicha frecuencia observada frente a una distribución de frecuencias esperada con $p=2/6$.

c) Para diferenciar el efecto de la cámara del de la placenta, llevamos a cabo el siguiente análisis en 1991. Seleccionamos todos los frutos del apartado b cuyas dos semillas estaban dispuestas en distintas cámaras ($n=88$ frutos). De esta forma, fijamos la posición de las semillas con respecto a las cámaras del fruto, dejando la placenta como único factor de cambio. En esta caso particular, si no existiese selección por la placenta (hipótesis nula), la probabilidad de que las dos semillas estuviesen en la misma placenta o en distinta, una vez eliminado el efecto de la cámara, es del 50%. Por lo tanto, utilizando una chi cuadrado con corrección de continuidad, contrastamos la distribución observada de frutos con semillas en la misma o distintas placentas con una distribución simulada cuyo $p=0.5$. Adicionalmente, seleccionamos también todos los frutos con semillas dispuestas en distintas placentas ($n=573$ frutos), y, utilizando el protocolo anterior, contrastamos la frecuencia observada de frutos con semillas en la misma o distinta cámara con una distribución cuya probabilidad esperada de que estén en la misma o en distinta cámara es en ambos casos 0.5.

5) Manipulación experimental de la posición del fruto

Para ver como afecta la posición del fruto al número de semillas maduras en cada uno de ellos y a la posición ocupada por las semillas dentro de él, llevamos a cabo en 1992 una manipulación experimental de la posición de los frutos de *H. spinosa*. Seleccionamos el 19 de Agosto siete plantas de la población B, marcando en cada una de ellas 20 inflorescencias, 10 de las cuales fueron artificialmente dobladas (tratamiento experimental) y las restantes dejadas sin manipular (tratamiento control). La manipulación se realizó cuando los frutos estaban aún inmaduros y las semillas en su interior aun no se habían desarrollado, doblando los frutos de tal forma que las cámaras pasasen a estar a igual distancia del suelo y las placentas se colocasen una sobre la otra. Al final del período de fructificación, antes de que se dispersasen las semillas, todas las inflorescencias fueron recogidas y llevadas al laboratorio donde fueron examinadas, anotando el tamaño de cada fruto, el número de semillas, y la posición ocupada, así como si los frutos con dos semillas las habían madurado en la misma o distinta cámara y en la misma o distinta placenta.

RESULTADOS

1) Efecto de los recursos en la reducción de la maduración de semillas.

Como observamos en la Tabla 1, la proporción de semillas producidas por fruto no dependió de la cantidad de agua disponibles por las plantas madres. De hecho, en las plantas regadas, el $28.9 \pm 7.9\%$ de los óvulos pasaron a semillas en cada fruto, mientras que en las plantas control, el porcentaje de semillas maduras fué $30.0 \pm 9.1\%$ (Fig 3). Por el contrario, el tamaño de los frutos fué un caracter bastante más eficaz a la hora de explicar el número de semillas por fruto, produciéndose diferencialmente más semillas en los frutos más grandes. La disponibilidad de agua si afectó al tamaño de las semillas ($F=21.5$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía), de tal forma que las semillas regadas eran de menor longitud (1.58 ± 0.17 mm) que las semillas producidas en los frutos control (1.75 ± 0.14 mm).

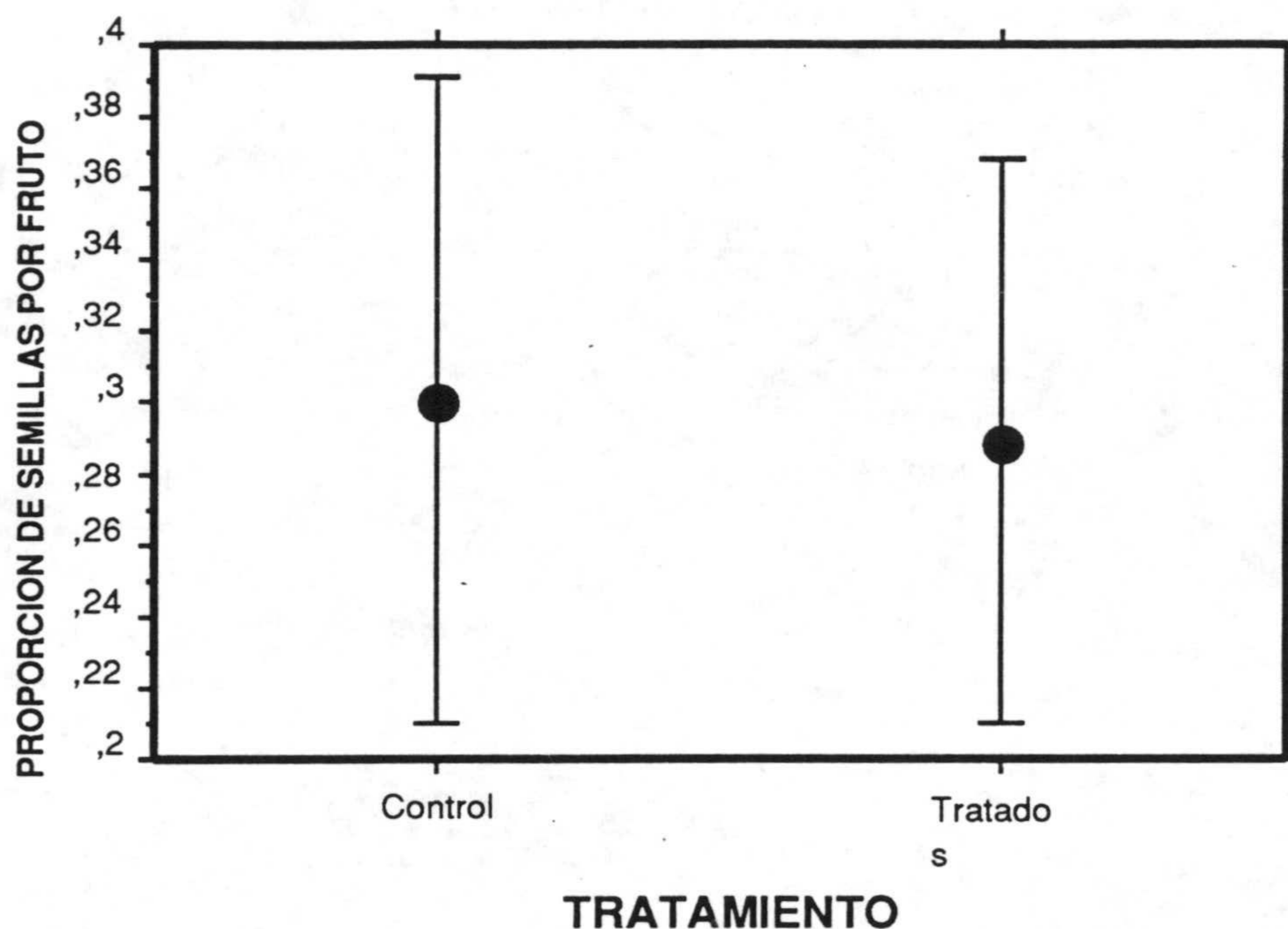


Figura 2. Proporción (en tanto por uno) de óvulos que pasaron a semillas maduras por fruto en cada uno de los dos tratamientos.

Fuentes de variación	gl	Suma de cuadrados	Media de cuadrados	Estad. F	Signif.
Tratamiento (A)	1	5.723	5.723	0.274	0.6020
Tamaño (B)	1	564.069	564.069	27.044	0.0001
A x B	1	5.692	5.692	0.273	0.6030
Residual	74	1543.444	20.857		

Tabla 1. Resumen del análisis de covarianza de un factor de la experiencia de disponibilidad de recursos. El covariante es el tamaño de los frutos. El término de interacción entre el tratamiento y el tamaño de los frutos se expresa como A x B. "Estad. F" es el valor de la F de Snedecor para cada fuente de variación, y "Signif." es su significación estadística.

2) Efecto de la disponibilidad de granos de polen en la maduración de las semillas.

Las experiencias de adición de polen demostraron que tampoco aumentó la proporción de semillas producidas por fruto cuando aumentó la cantidad de granos de polen en el estigma (Tabla 2), estando de nuevo la variable dependiente más relacionada con el tamaño de los frutos. En las flores experimentales el $27.2 \pm 3.8\%$ de los óvulos pasaron a semillas, mientras que en las flores control el porcentaje de semillas maduras fué de $25.8 \pm 3.4\%$ (Fig 4). Tampoco afectó al tamaño de las semillas producidas la abundancia de granos de polen en el estigma ($F=3.47$, $p=0.08$, ANOVA de una vía).

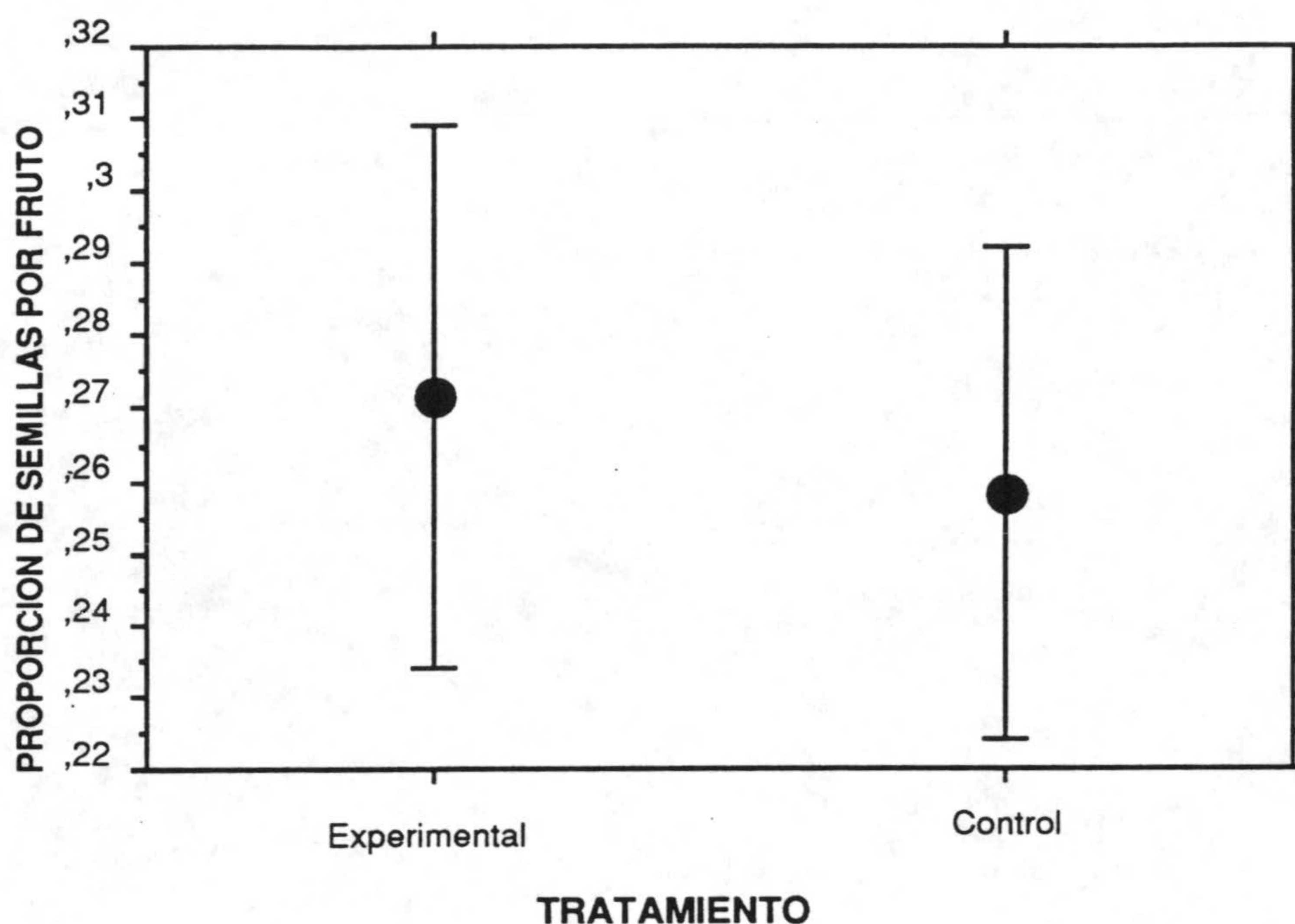


Figura 4: Proporción (en tanto por uno) de óvulos que pasaron a semillas maduras por fruto en cada uno de los dos tratamientos de disponibilidad de polen.

Fuentes de variación	gl	Suma de cuadrados	Media de cuadrados	Estad. F	Signif.
Tratamiento (A)	1	0.001	0.001	0.968	0.3398
Tamaño (B)	1	0.005	0.005	4.975	0.0404
A x B	1	0.001	0.001	0.850	0.3701
Residual	16	0.015	0.001		

Tabla 2. Resumen del análisis de covarianza de un factor aplicado a la experiencia de polinización manual. El covariante es el tamaño de los frutos. El término de interacción entre el tratamiento y el tamaño de los frutos se expresa como A x B. "Estad. F" es el valor de la F de Snedecor para cada fuente de variación, y "Signif." es su significación estadística.

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

Ind.	N	p	χ ²	Signif.	Diferencia con n ^o esperado de óvulos abortados x fruto.				
					0	1	2	3	4
A1	43	0.65	9.467	0.0500	+	+	--	+	--
A2	52	0.88	24.808	0.0001	+	+	+	+	--
A3	41	0.73	14.987	0.0047	+	+	+	--	--
A4	33	0.74	24.946	0.0001	+	+	--	--	--
A5	36	0.44	20.593	0.0004	+	+	--	--	--
A6	37	0.70	8.103	0.0879					
A7	46	0.69	26.896	0.0001	+	+	+	--	--
A8	53	0.62	38.522	0.0001	+	+	--	--	--
A9	48	0.61	48.052	0.0001	+	+	--	--	--
A10	39	0.68	14.391	0.0061	+	+	--	--	--
A12	49	0.57	16.523	0.0024	+	+	--	--	--
A13	49	0.55	9.294	0.0500	+	+	+	--	--
A14	34	0.73	15.727	0.0034	+	+	+	--	--
A15	46	0.66	7.088	0.1313					
A16	45	0.57	14.881	0.0066	+	+	+	--	--
A17	52	0.55	32.253	0.0001	+	+	--	--	--
A18	40	0.67	10.820	0.0287	--	+	+	--	--
A19	46	0.60	8.169	0.0856					
A21	45	0.44	26.288	0.0001	+	+	--	--	--
A22	44	0.62	29.257	0.0001	+	+	--	--	--
A23	35	0.47	9.392	0.0500	+	+	+	--	--
A24	41	0.67	15.734	0.0034	+	+	--	--	--
A25	45	0.60	15.573	0.0036	+	+	+	--	--
A26	41	0.58	8.097	0.0800					
A27	48	0.42	17.421	0.0010	+	--	--	--	--
A28	37	0.54	10.048	0.0396	+	+	+	--	+
A29	39	0.52	8.955	0.0500	+	+	--	--	+
A30	45	0.55	12.329	0.0151	+	+	+	--	--
A31	43	0.66	29.584	0.0001	+	+	--	--	--
A32	37	0.52	10.787	0.0291	+	+	--	--	--
A33	45	0.54	5.084	0.2788					
A34	54	0.52	18.449	0.0010	+	--	+	--	--
A35	37	0.48	12.988	0.0113	+	+	--	--	--
A36	42	0.73	23.331	0.0001	+	+	+	--	--
A38	41	0.53	9.999	0.0404	+	+	--	--	--
A39	39	0.49	19.223	0.0007	+	+	--	--	--
A40	47	0.41	11.172	0.0247	+	+	--	--	--
B1	35	0.50	6.756	0.1493					
B3	53	0.49	18.846	0.0008	+	+	--	--	--
B4	52	0.58	29.822	0.0001	+	+	--	--	--
B5	44	0.56	19.005	0.0008	--	+	+	--	--
B6	35	0.44	14.790	0.0052	+	+	--	--	--
B7	39	0.58	25.035	0.0001	+	+	--	--	--
B8	39	0.35	10.793	0.029	+	+	--	--	--
B10	45	0.97	99.155	0.0001	+	+	+	--	--
B11	45	0.60	11.499	0.0215	+	+	+	--	--
B12	46	0.53	11.219	0.0242	+	+	+	--	--
B13	53	0.49	12.533	0.0138	+	+	--	--	--
B14	46	0.39	11.777	0.0191	+	+	--	--	--
B15	46	0.29	7.432	0.1147					
B18	36	0.46	14.679	0.0054	+	+	--	--	--
B19	50	0.48	16.609	0.0023	+	+	--	--	--
B20	39	0.51	9.761	0.0446	+	+	+	--	--
C1	34	0.45	4.617	0.3289					
C2	51	0.29	7.961	0.0930					
C5	31	0.65	9.599	0.0478	+	+	--	--	--
C7	43	0.29	4.889	0.2989					
C8	33	0.27	15.347	0.0040	+	--	--	--	--
C9	41	0.69	36.824	0.0001	+	+	+	--	--
C10	39	0.36	9.288	0.0500	+	--	--	--	--
C11	40	0.23	3.054	0.3834					
C12	41	0.44	6.925	0.1399					
C13	53	0.36	5.622	0.2292					
C14	49	0.30	9.095	0.0500	+	--	--	--	--
C15	47	0.24	4.024	0.2589					
C16	43	0.41	6.082	0.1931					
C17	49	0.51	17.102	0.0018	+	+	--	--	--
C18	57	0.51	7.002	0.1358					
C19	44	0.39	2.412	0.6604					
C20	37	0.36	6.313	0.1769					

Tabla 5. Distribución de frecuencias del número de semillas abortadas por fruto en cada planta marcada con más de 30 frutos analizados. Ind. es la planta analizada, N es el número de frutos examinados, p es la probabilidad de que un óvulo fertilizado no madure.

3) Efecto de la incompatibilidad genética entre gametos y la carga mutacional

Las distribuciones observadas del número de óvulos abortados por fruto para cada planta no son consistentes con la hipótesis de la carga mutacional. De hecho, en 52 de las 70 plantas estudiadas (75%), las distribuciones observadas del número de óvulos abortados por fruto se separaron significativamente de las distribuciones esperadas por dicha hipótesis (Tabla 3). Hubo un patrón consistente en esta diferencia, de tal forma que la probabilidad de que en un fruto abortasen dos o más de dos óvulos fertilizados fué ampliamente menor que la esperada según las binomiales teóricas. Es decir, cuando en un fruto había abortado un óvulo, la probabilidad de que abortase otro disminuía considerablemente. Las plantas de la población C (nominadas en la tabla 3 desde C1 hasta C20) se ajustaron mucho mejor a las binomiales esperadas que las plantas de las dos restantes poblaciones. De hecho, sólo en 6 de las 20 plantas de esa población (30% de las plantas) encontramos diferencias significativas entre las distribuciones de frutos observadas y las esperadas (Tabla 3). En las restantes poblaciones aproximadamente sólo el 10% de las plantas se ajustaron a las distribuciones esperadas.

4) Efecto de la posición en la probabilidad de maduración de las semillas.

El 88,6% de las semillas producidas en 1991 maduraron en la cámara inferior de los frutos, existiendo una fuerte diferencia significativa entre la frecuencia observada de semillas ocupando la cámara inferior de los frutos y la frecuencia esperada (Tabla 4a). Por el contrario, aproximadamente el 50 % de las semillas pertenecían a cada una de las dos placentas de los frutos estudiados, apareciendo sólo una diferencia pequeña entre las frecuencias observadas y esperadas, quizás atribuible al tamaño de muestra tan grande (Tabla 4b). El análisis de contingencia multivariante sugiere que la posición de las semillas está exclusivamente relacionada con la posición de la cámara, no existiendo interacción estadísticamente significativa entre la identidad de la cámara y la de la placenta (Tabla 5).

Fuente de variación	df	χ^2 *	probabilidad
Intercepto	1	7.280	0.0070
Cámara	1	11.646	0.0006
Placenta	1	0.827	0.3631
Cámara x Placenta	1	0.745	0.3881

Tabla 5. Análisis multivariante de contingencia comparando las proporciones observadas en 1991 de semillas ocupando las cámaras superior o inferior y las placentas superior o inferior con una distribución esperada con $p=0.50$. * prueba de la chi cuadrado de Wald (procedimiento JMP, SAS Inc., 1985)

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

A)	Distr. Observada		Distr. Esperada	
	Cámara	n	%	n
Inferior	1888	88.6	1065.5	50.0
Superior	243	11.4	1065.5	50.0
χ^2	744.996 ****			

B)	Distr. Observada		Distr. Esperada	
	Placenta	n	%	n
Izquierda	1145	53.7	1065.5	50.0
Derecha	986	46.3	1065.5	50.0
χ^2	5.719 *			

Tabla 4. Diferencia entre las frecuencias observadas y las frecuencias esperadas del número de semillas (n) y el porcentaje de ellas (%) ocupando A) las distintas cámaras de cada frutos o B) las dos placentas de cada fruto. En ambos casos, la comparación estadística ha sido llevada a cabo mediante una prueba de chi cuadrado con corrección de continuidad (Siegel 1959). * $p < 0.05$, **** $p < 0.0001$.

Quando los frutos tenían en su interior dos semillas maduras, éstas se localizaban preferencialmente en una misma cámara. De este modo, aparecen diferencias significativas en los dos años estudiados entre la frecuencia observada de frutos con dos semillas en la misma cámara y la frecuencia esperada (Tabla 6). En el 98% de los casos en los que las semillas maduraron en la misma cámara, está pertenecía a la parte inferior de los frutos Sin embargo, también apareció diferencia significativa entre las frecuencias observadas y esperadas de semillas dispuestas en la misma o distintas placentas el único año en que ésta fué analizada (Tabla 6). Sin embargo, la placenta no juega ningún papel a la hora de influir la posición de las dos semillas, mientras que la cámara sí (Tabla 7).

Efecto	Distr. Observada		Distr. Esperada	
	n	%	n	%
Placenta				
Misma	39	44.3	44	50.0
Distinta	49	55.7	44	50.0
χ^2	0.570 n.s.			
Cámara				
Misma	532	91.6	290	50.0
Distinta	49	8.4	290	50.0
χ^2	259.647****			

Tabla 7. Número (n) y porcentaje (%) de frutos con semillas en la misma o distinta placenta tras fijar el efecto de la cámara y con semillas en la misma o distinta cámara tras fijar el efecto de la placenta. En cada caso, las frecuencias observadas se comparan con frecuencias esperadas cuyo $p=0.5$ (ver Métodos). La contrastación estadística ha sido efectuada mediante chi cuadrado con corrección de continuidad, n.s.= no significativa, **** $p < 0.0001$.

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

A)	Distr. Observada		Distr. de Bernuilli	
	n	%	n	%
<u>1990</u>				
Misma	412	77.3	178	33.3
Distinta	121	22.7	355	66.7
X ²	207.84 ****			
<u>1991</u>				
Misma	533	85.8	207	33.3
Distinta	88	14.2	414	66.7
X ²	355.321****			

B)	Distr. Observada		Distr. de Bernuilli	
	n	%	n	%
Placenta				
Misma	40	6.4	207	33.3
Distinta	580	93.5	414	66.7
X ²	138.951****			

Tabla 6. Número (n) y frecuencia (%) de frutos con dos semillas maduras en A) la misma o distintas cámaras y B) en la misma o distintas placentas. Em ambos casos las frecuencias observadas se han contrastado con frecuencias esperadas obtenidas según una distribución de Bernuilli con $p=2/6$ (ver Métodos). La contrastación estadística se ha efectuado con una chi cuadrado con corrección de continuidad. **** $p<0.0001$.

5) Manipulación experimental de la posición del fruto

El número de semillas por fruto no varió según el tratamiento al que perteneciese el fruto ($F=0.179$, $n=1007$, $p=0.673$, ANOVA de una vía). Los frutos manipulados tenían como media 1.39 ± 0.59 semillas, mientras que los control tenían 1.38 ± 0.55 . El análisis de varianza de dos vía revela que la identidad de la planta, más que el tratamiento, influyó en determinar el número de semillas por fruto, no existiendo interacción entre ambos factores (Tabla 8).

Fuentes	gl	S. Cuadrad.	M. Cuadrad.	Valor de F	P
Individuo (A)	6	31.387	5.231	17.817	0.0001
Tratamiento (B)	1	0.007	0.007	0.025	0.8741
A x B	6	599.000	0.100	0.340	0.9159
Error	992	291.552	0.294		

Tabla 8. resultado del análisis de varianza paramétrico de dos vías sobre el número de semillas por fruto.

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en *H. spinosa*

La manipulación experimental si tuvo influencia en la distribución de semillas ocupando diferentes posiciones dentro del fruto ($Z=3.064$, $p=0.0022$, Prueba de Kolmogorov-Smirnov, Fig. 5). Las semillas en frutos manipulados estaban en mayor proporción en la posición 2 y menos en la posición 1 que las semillas de los frutos control. La posición 1 corresponde en ambos tipos de frutos a la posición inferior del fruto, mientras que la posición 2 es inferior en los frutos control pero superior en los frutos manipulados.

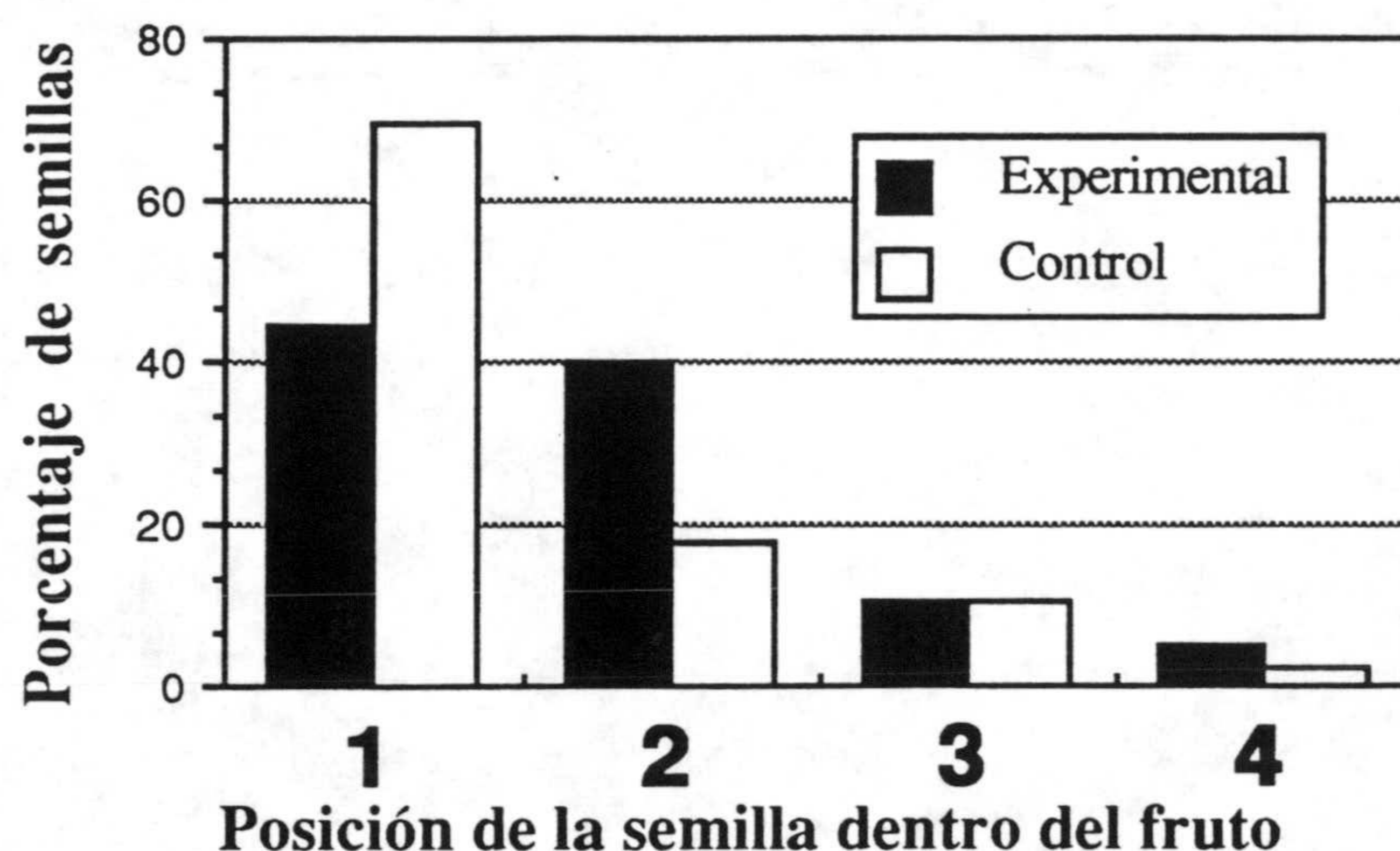


Figura 5. Distribución de frecuencias de las semillas ocupando diferente posición dentro de los frutos manipulados (barras blancas) y control (barras negras). Fueron analizadas 296 semillas control y 307 semillas experimentales.

Curiosamente, la manipulación que llevamos a cabo con los frutos de *H. spinosa* no afectó, en los frutos con dos semillas, a la posición de las semillas con respecto a la cámara ($\chi^2=0.710$, $p=0.7012$). En el tratamiento experimental, el 85.5% de los frutos tenían ambas semillas ubicadas en la misma cámara ($n=172$ frutos), mientras que en el tratamiento control, el 88.4% de los frutos tenían las semillas en la misma cámara. El análisis de contingencia multivariante, por el contrario, revela que la identidad de la planta sí afectó al porcentaje de semillas en la misma o distinta cámara (Tabla 9).

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

A) Fuente de variación	df	χ^2 *	probabilidad
Individuo	6	60.715	0.0001
Tratamiento	1	0.496	0.7802
Tratamiento x Individuo	6	5.253	0.9490

B) Planta	Nº total de frutos con dos semillas	% de frutos con semillas en la misma cámara
1	53	96.23
2	80	78.75
3	51	100.00
4	54	88.89
5	25	92.00
6	56	89.28
7	42	69.05

Tabla 9. A) Análisis multivariante de contingencia comparando las proporciones observadas en 1991 de semillas ocupando la misma cámara o distinta dependiendo del tratamiento (manipulación o control) y de la planta. * prueba de la chi cuadrado de Wald (procedimiento JMP, SAS Inc., 1985). B) Porcentaje de frutos con las semillas ubicadas en la misma cámara del total de frutos con dos semillas para cada planta.

DISCUSION

1) Causa ecológicas de la disminución de semillas por fruto en H. spinosa.

Como mostramos en el capítulo 1, la proporción de óvulos que son fertilizados en cada fruto maduro es muy alta, normalmente 3 ó 4. Sin embargo, sólo uno o dos de estos óvulos llegan a completar el desarrollo y formar una semilla madura. Existe por lo tanto una reducción en la proporción de semillas producidas por fruto debida a algún factor que actúa aparentemente después de la formación del cigoto.

La disponibilidad de granos de polen por parte de la flor se considera un factor que puede limitar la proporción de óvulos que maduran a semillas en cada fruto (Willson & Burley 1983, Fenner 1985, Garwood & Horvitz 1985, Ganeshaiyah et al 1986, Silvertown 1987, Ganeshaiyah & Uma Shaanker 1988b, Haig & Westoby 1988a, Lee 1988, Vander Kloet 1991, Dieringer 1992, Stephenson 1992), a pesar de que pocos estudios han mostrado que esto realmente ocurre en la naturaleza (p. ej. Bierzechudek 1981, Lee & Bazzaz 1982, Snow 1982, McDade 1983, Zimmerman & Pyke 1988a y b, Johnston 1991, Agren & Willson 1992). Por el contrario, las evidencias a favor de que

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

el número de granos de polen que recibe una planta es superior al necesario para conseguir el número máximo de semillas por fruto son abundantes (Casper & Wiens 1981, Bawa & Webb 1984, Gorchov & Estabrook 1987, Sutherland 1987, Wiens et al 1987, Ganeshaiyah & Uma Shaanker 1988a, Uma Shaanker et al 1988, Zimmerman & Pyke 1988a, Fone 1989, Herrera 1990a, Richardson & Stephenson 1991, Snow 1991). En el caso concreto de H. spinosa, tal como se deriva de las experiencias de polinización artificial efectuadas en 1991, la hipótesis de limitación de polen no parece explicar la reducción en la proporción de óvulos fertilizados que son capaces de madurar a semillas. La especie estudiada, cuyas flores siempre tienen cuatro óvulos, es polinizada por un gremio de polinizadores muy diversos (más de 70 especies de insectos, Gómez 1991), entre los que destacan especies ubicuas, muy abundantes y predecibles espacio- temporalmente, como Proformica longiseta (Gómez & Zamora 1992), así como por el viento (Zamora & Gómez, in prep.). Por lo tanto, podemos suponer que los pocos granos de polen necesarios para fertilizar todos los óvulos de una flor podrán ser transportados fácilmente o bien mediante anemofilia o bien mediante entomofilia. La disponibilidad de granos de polen no actuará como factor limitante en esta etapa del ciclo reproductivo de H. spinosa, lo cual se deduce de que la gran mayoría de los óvulos de un fruto se fertilicen.

La falta de recursos, ya sea nutrientes o agua, es otro factor que puede explicar la disminución en el número de óvulos fertilizados que maduran a semillas por fruto (Willson & Burley 1983, Fenner 1985, Lee 1988, Charlesworth 1989). Esta hipótesis ha sido estudiada ampliamente a nivel de aborto de frutos, disminuyendo la cantidad de estudios que intentan relacionar la disponibilidad de nutrientes con los patrones de maduración de semillas dentro de fruto (Casper 1984, Marshall & Ellstrand 1988, Zimmerman & Pyke 1988a, Agren & Willson 1992). De forma análoga a lo que ocurre con la hipótesis anterior, aquellos estudios que han añadido nutrientes o agua de forma experimental a diversas especies de plantas generalmente no han conseguido aumentar la proporción de óvulos produciendo semillas en cada fruto (Casper 1984, Wiens 1984, Gorchov & Estabrook 1987, Herrera 1990a, Stephenson 1992). En el caso concreto de H. spinosa, tampoco la adición de agua sirvió para aumentar el número de semillas producidas por fruto. A pesar de que el agua no iba enriquecida con nutrientes, el resultado de la experiencia puede ser considerado una buena evidencia de que el estrés hídrico producido por la acusada sequía estival no es suficiente para limitar la reproducción de

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

esta especie. El hecho de que los individuos de esta especie sean leñosos y vivan bastantes años puede provocar que sean capaces de acumular y utilizar los nutrientes de años anteriores, así como el agua producida durante el deshielo. Estos factores podrían actuar conjuntamente evitando que los nutrientes actúen como factores limitantes de la reproducción en esta planta.

Otro grupo de hipótesis utilizado para explicar la disminución en la proporción de semillas producidas por fruto es la de la carga genética (Charlesworth & Charlesworth 1987, Charlesworth 1989, Wiens et al 1989). La más corriente de ellas es la hipótesis de la carga mutacional, según la cual una fracción de los cigotos producidos en cada fruto abortarían debido a la interacción entre las constituciones genéticas de ambos padres, que provoca la manifestación en el cigoto de genes deletéreos (Fuss & Sedgley 1991, Vander Kloet 1991). Por lo tanto, si en un estigma hay depositado granos de polen pertenecientes a muchos padres, este mecanismo produciría una maduración selectiva de las semillas provenientes de los padres que, después de haber logrado fertilizar algún óvulo, posean constitución genética adecuada (Stephenson & Bertin 1983, Bertin 1988, Marshall 1991, Marshall & Folsom 1991). Debido a que la calidad genética del cigoto depende tanto del padre como de la madre, esta hipótesis predice que dichos cigotos difieren aleatoriamente entre sí en constitución genética (Charlesworth 1989), por lo que el aborto de una semilla dentro de un fruto es independiente del aborto de otra semilla dentro de ese mismo fruto (Gorchov & Estabrook 1987, Herrera 1990a). Los datos obtenidos para H. spinosa no son consistentes con esta hipótesis, ya que la probabilidad de que un óvulo fertilizado aborte no es independiente del aborto de otro óvulo en el mismo fruto, disminuyendo a medida que aumenta el número de óvulos previamente abortados dentro de dicho fruto.

Los resultados observacionales obtenidos indican que existe un intenso efecto posicional en la maduración de las semillas. Más del 85% de las semillas en frutos con dos semillas maduraron en la misma cámara. Del mismo modo, casi el 90% de las semillas maduraron en la cámara inferior del fruto, independientemente del número de semillas en cada fruto. El efecto que tiene la posición de un óvulo en su propia supervivencia ha sido puesto de manifiesto en varias especies de plantas (Horovitz et al 1976, Bawa & Webb 1984, Lee & Bazzaz 1986, Hill & Lord 1987, Marshall & Ellstrand 1988, Rocha & Stephenson 1990, Marshall 1991, Snow & Spira 1991a), aunque todos ellos tienen frutos alargados del tipo de las legumbres o silicuas. Algunos autores han propuesto como ventaja que

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

favorece la maduración posición-dependiente la distancia de los distintos óvulos a la fuente de nutrientes de la madre (Lee & Bazzaz 1986, Lee 1988), de tal forma que según esta hipótesis los óvulos dispuestos en la región estilar del fruto (la más alejada de la base) acceden más difícilmente a los recursos y tienen mayor probabilidad de aborto. Otros autores, sin embargo, suponen que existe una ventaja de los óvulos más cercanos al estilo, que son fecundados antes y/o por granos de polen más vigorosos, adquiriendo una ventaja competitiva sobre los óvulos hermanos (Mogensen 1975, Hill & Lord 1987, Marshall & Ellstrand 1986, 1988, Marshall 1991). Por ejemplo, en algunas especies de Banksia (Proteaceae), los granos de polen son capaces de germinar en el estigma en gran cantidad, pero sólo unos pocos alcanzarán la zona basal del ovario (Fuss & Sedgley 1991). Sin embargo, los cuatro óvulos de una flor de H. spinosa están dispuestos en un cuadrado a la misma distancia tanto del estigma como del canal vascular que alimenta al fruto, por lo que las ventajas anteriores no parecen ser las causas del efecto posicional de las semillas en esta planta. La ventaja que le confiere a una semilla su posición en un fruto de H. spinosa puede estar relacionada con la dispersión de las semillas. A diferencia de lo que ocurre en otros frutos similares que también poseen una razón fija de abortos de frutos (Casper & Wiens 1981, Casper 1984, 1988, Andersson 1990), las semillas de H. spinosa se dispersan en solitario, desprendiéndose del fruto por efecto de la gravedad. Para ello, el fruto cuando está maduro abre sus dos valvas, la superior y la inferior. Sin embargo, el resto de las estructuras, principalmente la periferia del fruto y el septo hialino, permanecen en la planta, lo que origina que las semillas de la cámara superior tengan una menor probabilidad de caer del fruto y por supuesto de desplazarse a una distancia considerable de la madre. Por lo tanto, las semillas dispuestas en la cámara inferior tiene una ventaja dispersiva sobre las semillas de la cámara superior. De esta forma, la madre, mediante aborto selectivo, podría optar por cortar el crecimiento de los óvulos dispuestos en la cámara superior una vez que el fruto empieza a madurar.

Sin embargo, los experimentos de manipulación de frutos han demostrado que el hecho de que dos semillas esten juntas dentro de la misma cámara es más importante que la posición específica de cada semilla dentro de fruto. De hecho, al cambiar la posición del fruto de tal forma que ya no existiera cámara superior e inferior, y sí placenta superior e inferior, la posición de las semillas en frutos con dos semillas no variaba con respecto a los frutos control, concentrándose todas ellas dentro de la misma cámara. Por lo tanto, no existe ninguna ventaja aparente derivado de la posición inferior o

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

superior.

Sintetizando todos los datos observacionales y experimentales, pienso que las semillas que son fertilizadas antes, ya sea por un mayor vigor parental o por probabilidad, flexiona con su peso el fruto, adquiriendo secundariamente la posición inferior observada. Sin embargo, en este escenario, tenemos que justificar por qué no maduran las cuatro semillas y por qué la que lo hace es la compañera de cámara. En primer lugar, puede ser también debido a una regulación maternal de la magnitud y disposición de las semillas abortadas por fruto, de tal forma que la planta madre selecciona los óvulos fertilizados que deben continuar el desarrollo a semilla en cada fruto, una vez el primero empieza a madurar (Kress 1981, Lee & Bazzaz 1986, Marshall & Folsom 1991). Los criterios utilizados para elegir determinados óvulos fertilizados son diversos, aunque la mayoría de los que han sido propuestos están relacionados con el vigor genético de los gametofitos masculinos y de los cigotos resultantes, lo que propicia el establecimiento de mecanismos de selección sexual (Stephenson & Bertin 1983, Willson 1990, Snow & Spira 1991b). En el caso de H. spinosa, el criterio que debe utilizar la madre para abortar una semilla en desarrollo es que pertenezca a la cámara distinta del fruto. En este caso, la maduración diferencial que ocurre en H. spinosa puede ser un factor opuesto a los distintos mecanismos de selección sexual. La simetría del ginoecio probablemente resulta en una distribución aleatoria de los gametofitos femeninos y masculinos sobre los cuatro óvulos. Según esto, el mejor cigoto de los restantes que quedan por madurar puede no estar siempre asociado con la posición del óvulo más favorable, la misma cámara de la semilla que está madurando, haciendo difícil para la planta madurar el mejor cigoto desde un punto de vista exclusivamente genético (Andersson 1990). Adicionalmente, la madre puede optar por abortar aquellos óvulos que estén fertilizados en la cámara contraria a la que ocupa el primer óvulo en desarrollo. Un problema para aceptar la hipótesis es debido a que los dos óvulos de la misma cámara pertenecen a distintas placentas. El mecanismo más usual utilizado por la madre para abortar un óvulo es suprimirle los nutrientes o liberar fitohormonas inhibitoras del crecimiento o la maduración (). Esto suele hacerse por medio de los canales vasculares placentarios, por lo que es improbable que dos óvulos pertenecientes a distintas placentas estén afectado por las mismas sustancias, mientras que los otros dos óvulos conectados a las mismas placentas que los anteriores eviten el efecto de esas sustancias.

El siguiente mecanismo que puede originar la distribución de semillas por fruto en H. spinosa,

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

y que yo considero más plausible que el anterior de acuerdo con los datos obtenidos, es la competencia entre hermanos (Uma Shaanker et al 1988, Cheplick 1992) que ocupan cámaras distintas. Según esta hipótesis, las semillas que abortan en un fruto lo hacen como consecuencia de la competencia con semillas competitivamente superiores dentro del mismo fruto (Kress 1981, Ganeshaiyah & Uma Shaanker 1988a, Uma Shaanker et al 1988). La ventaja competitiva de una semilla en desarrollo puede estar determinada por el momento de fertilización (Mongensen 1975), el vigor del padre (Stephenson & Bertin 1983, Stephenson & Rocha 1990), etc.. Según esta hipótesis, debido a que un determinado cigoto adquiere la ventaja competitiva en un estadio avanzado de su desarrollo (Uma Shaanker et al 1988), es indispensable que la disposición espacial de las cámaras sea consecuencia exclusiva de la formación de las semillas, lo que parece que ocurre. Según esta hipótesis, el óvulo que primero es fertilizado madura, inhibiendo al óvulo dispuesto en la misma placenta, y beneficiando así al óvulos de su misma cámara. Sin embargo, esta hipótesis tampoco puede explicar muy bien por que al eliminar el efecto de la cámara, la probabilidad de que dos semillas madurasen en la misma o en distinta placenta es la misma. De hecho, según esta hipótesis, los óvulos, esten o no en la misma cámara, deben tender a madurar en distintas placentas, para no inhibirse entre sí.

Existe otro mecanismo que puede explicar los datos observados, y que se relaciona con los caracteres morfológicos durante la formación de un fruto maduro. A pesar de que los cuatro óvulos estan dispuestos en el ecuador del ovario, es imposible que los cuatro óvulos sean fertilizados a la vez y se desarrollen con la misma velocidad. Podemos imaginar este desfase en el crecimiento puede ocurrir sin tener que acudir a mecanismos de vigor polínico o relacionados. Cuando el primer óvulo que empieza a desarrollarse aumenta de tamaño y de peso, sin inhibir el crecimiento de sus hermanos el fruto en desarrollo tendera a doblarse sobre la cámara que lo contiene. A continuación, de forma puramente mecanica puede ocurrir que la pared del fruto que envuelve a la cámara superior se oblitere sobre el septo por su propio peso, impidiendo el desarrollo de cualquier semilla dentro de la cámara superior. O bien, aunque no oblitere dicha cámara, al menos será más dificultoso ensanchar la ahora cámara superior que la inferior, por lo que la probabilidad de maduración de un óvulo fertilizado en la cámara superior disminuye drásticamente. Por lo tanto, podemos conseguir el mismo resultado posicional que observamos en los frutos de H. spinosa sin aclamar a la competición entre hermanos o

Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

al aborto selectivo maternal. Sería sólo consecuencia de leyes de morfología construcional. Sin embargo, esta hipótesis no puede explicar por qué al manipular los frutos, sigue siendo igual de probable que dos semillas maduren en la misma cámara, ya que en este caso, no hay ninguna cámara superior que pueda obliterarse.

Un último mecanismo, híbrido de los anteriores, atañe a una competencia entre cámaras. La semilla que primero madura, ensancha con su volumen la cámara en la que está, beneficiando el desarrollo de su compañero de cámara, a la vez que doble el fruto, perjudicando a los óvulos de la cámara superior. Adicionalmente, ambos óvulos, como una unidad, pueden competir con los óvulos de la restante cámara. Este es el mecanismo que mejor explica a) por qué, aunque haya 3 ó 4 óvulos fertilizado por fruto, la probabilidad mayor es que se desarrollen sólo dos, y b) por que lo hacen en la misma cámara. Además, también pueden explicar por qué, cuando manipulamos los frutos, sigue siendo igual de probable que las semillas que maduren lo hagan en la misma cámara.

Independientemente del mecanismo utilizado para conseguir el efecto posicional observado, nosotros suponemos que una ventaja de la maduración de semillas en la cámara inferior está relacionada con la dispersión de las semillas supervivientes. Al igual que ha observado Herrera (1990) con Lavandula latifolia (Labiatae), los frutos de H. spinosa tiene una distribución de semillas sesgada a la izquierda, a pesar de que la unidad de dispersión sea la semilla, y no el fruto. Este hecho contradice la predicción propuesta por Uma Shaanker et al (1988), según la cual los frutos dispersados como unidad tendrían una distribución de semillas sesgadas positivamente, pero los frutos que dispersasen sus semillas de forma independiente la tendrían sesgada negativamente.

Es interesante que en esta especie la cámara afecte fuertemente a la probabilidad de que un óvulo madure, pero la placenta no juega aparentemente ningún papel. Todas las especies de crucíferas poseen un falso tabique o septo que separa cada uno de los dos carpelos en dos mitades, y origina dos cámaras que contiene la mitad de los óvulos de un placenta y la mitad de los ovulos de la otra placenta (Heywood 1985, Hill & Lord 1987). En concreto el género Hormathophylla tiene flores tetraovuladas con un disposición idéntica a la descrita para la especie estudiada (Libro de G. Blanca). Según esto, parece que las necesidades ecológicas de H. spinosa han moldeado más fuertemente que su afiliación filogenética el patrón de maduración de semillas dentro del fruto.

2) Causas evolutivas de la disminución de semillas por fruto en H. spinosa.

¿Por qué H. spinosa produce consistentemente 1 ó 2 semillas por fruto? A nivel evolutivo, existen varias hipótesis que pueden responder a este interrogante, y que, de forma resumida son: 1) el número que observamos de semillas por fruto no responde a causas adaptativas, es sólo consecuencia ambiental inevitable (Haig & Westoby 1988b); 2) Los óvulos suplementarios dan a la madre la capacidad de abortar los de menor calidad; 3) La probabilidad de éxito de una semilla incrementa a medida que disminuye el número de hermanos compartiendo el fruto ("Frequency-dependent selection" sensu Haig & Westoby 1988b); y 4) El empaquetar sólo dos semillas por fruto reparte el riesgo de pérdida de embriones por parte de agentes externos ("risk-spreading" sensu Haig & Westoby 1988b).

La testificación de la primera hipótesis es muy difícil, y desde un punto de vista operativo, es más interesante utilizarla como hipótesis nula. La segunda hipótesis puede ser eliminada debido a que, como hemos explicado en el apartado anterior, en H. spinosa existe un conflicto entre cual es el embrión con mayor calidad y cual es su probabilidad de maduración. La tercera hipótesis específicamente supone que una semilla madurada en frutos poco fecundos tendrá un éxito reproductivo mayor que semillas que hayan madurado en frutos muy fecundos. Las semillas pueden verse favorecidas de crecer solas en un fruto porque de esta manera acumulan mayor cantidad de tejido de reserva y tiene una mayor capacidad de germinación, crecimiento y reclutamiento (Primack 1987, Richardson & Stephenson 1991). Sin embargo, en el caso específico de H. spinosa, la talla de las semillas (un buen indicador del peso en esta especie (Gómez & Zamora 1992) y un buen indicador del fitness de la semilla) no aumenta a medida que disminuye el número de semillas por fruto (Gómez & Zamora, enviado). Por otra parte, en H. spinosa las semillas se dispersan de forma independiente, por lo que no existe competencia entre plántulas originadas de semillas hermanas (Casper y Wiens 1981), y consecuentemente los frutos poco fecundos no adquieren ninguna ventaja sobre los frutos muy fecundos. Por lo tanto, pienso que se puede eliminar la hipótesis 3 como posible causa evolutiva del patrón de producción de semillas observado en H. spinosa.

La última hipótesis parece, según los datos acumulados durante el estudio, la que explica con mayor plausibilidad la estrategia reproductiva de H. spinosa a nivel de fruto. Según esta hipótesis, esta planta produciría consistentemente frutos con 1 ó 2 semillas para diluir el efecto de predación por

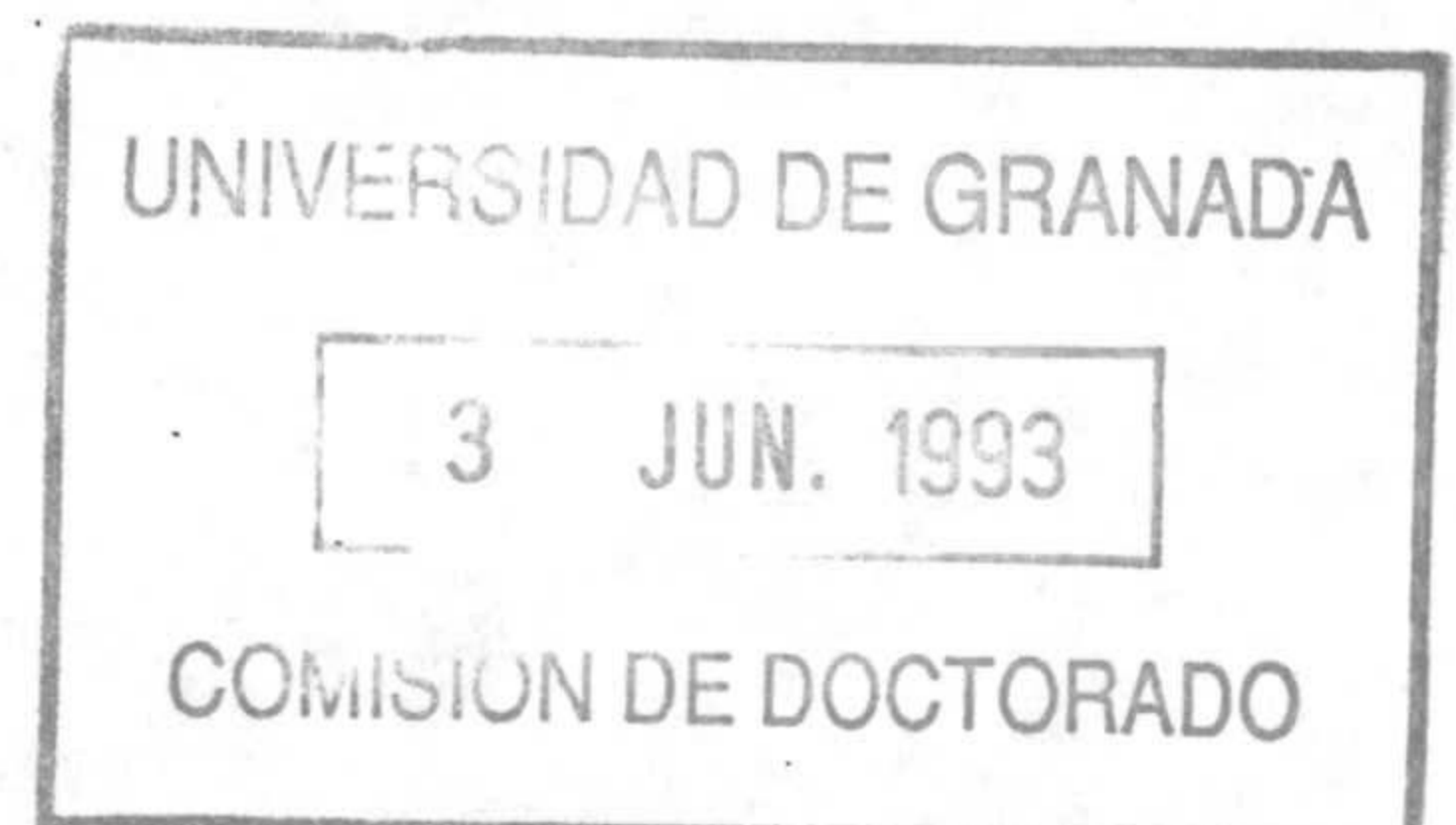
Factores que limitan la producción de semillas por fruto en H. spinosa

parte de los granívoros (Zangerl et al 1991). La alta presión de herbivoría que padece H. spinosa por parte de los ungulados, los coleópteros florícolas y los pardillos podría servir para generar esta respuesta en la planta.

*INTERACCION ENTRE Ceutorhynchus sp.
y H. spinosa*

INTRODUCCION

Una importante fuente de mortalidad de semillas durante la fase predispersiva está provocada por los insectos que completan su desarrollo larvario dentro de los frutos y se alimentan de dichas semillas (Harper 1977, Fenner 1985, Silvertown 1987). El efecto negativo que tienen estos predadores de semillas sobre la adecuación de una planta es doble: por una parte, estos insectos pueden jugar un papel importante a la hora de regular el número de semillas que llegan a dispersarse por fruto (Harper 1977, Arnold 1982, Hainsworth et al 1984, Herrera 1984a y b, Fenner 1985, Auld y Myerscough 1986, Vaughton 1990), alterando a este nivel las estrategias reproductivas de las plantas atacadas. Un caso extremo ocurre en aquellas especies de plantas en las que los predadores de semillas alteran incluso la expresión sexual de las flores (Bertness & Ellison 1987). Además, en determinadas especies vegetales existe un número "óptimo" de semillas dispersables por fruto, que es conseguido mediante diversos mecanismos, algunos de ellos bastante costosos, tales como el aumento de nutrientes invertidos en los frutos, selección sexual gametofítica, competencia entre semillas dentro de fruto, o regulación maternal (Stephenson 1980, Casper & Wlens 1981, Lee & Bazzaz 1982a, Willson & Burley 1983, Stephenson & Winsor 1986, Primack 1987, Lee 1988, Richardson & Stephenson 1991, ver Capítulo anterior). En estas especies, la predación de semillas predispersiva supone una pérdida no sólo intensa desde un punto de vista cuantitativo (en pérdida neta de propágulos potencialmente dispersables), sino también cualitativa, alterando diversas características que pueden influir en el fitness de las plántulas, como la talla de las semillas (Haig & Westoby 1988, Krannitz et al 1991, Houssard & Escarré 1991), la apeticibilidad de los frutos y la capacidad de dispersión de las semillas en especies endozoocora (Herrera 1984c), etc.. Por último, al contrario de lo que ocurre con la mayoría de los restantes factores que limitan la producción de semillas por fruto, principalmente la disponibilidad de polen, la abundancia de recursos y la carga mutacional, la predación predispersiva actúa sobre semillas maduras. Esto conlleva que, aunque la pérdida numérica de óvulos por parte de los predadores pueda ser análoga a la que produce los restantes factores, en el caso de la predación de semilla la planta madre sufre una pérdida energética superior equivalente a la energía invertida previamente en los óvulos comidos. Estos hechos aumentan cualitativamente la importancia que tiene para la planta madre la predación efectuada por los insectos endofitófagos.



Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

El efecto negativo de los predadores se manifiesta además a una escala espacial más amplia, ya que son capaces de reducir fuertemente la producción global de semillas de las plantas atacadas (De Steven 1981, Louda 1982a, b, 1983, Auld 1983, De Steven 1983, Leeuwen 1983, Bertness & Ellison 1987, Andersen 1989b). Como consecuencia, los predadores de semillas pueden afectar tanto a la dinámica poblacional de las especies, disminuyendo la capacidad de reclutamiento de plántulas y alterando la estructura de edad de las poblaciones (Louda 1982a, 1982b, 1983, 1984) como a la composición específica de las comunidades vegetales, beneficiando a las especies que escapan más fácilmente a los insectos (Bertness & Ellison 1987). A pesar de que algunos autores suponen que el efecto que los predadores de semillas tienen sobre las características poblacionales o comunitarias son sólo apreciables si la densidad de semillas eliminada es superior a la que hubiese sido perdida por efectos de densidad-dependencia, competencia u otras fuentes de mortalidad (Fenner 1985, Watkinson 1986, Marquis 1992b), la predación predispersiva de semillas puede ser un agente selectivo importante para la planta si la abundancia de los insectos endofitófagos estuviera condicionada por diversas características intrínsecas a dicha planta (Harper 1977, Auld & Myerscoud 1986). Por esta razón, desde un punto de vista evolutivo, tan importante como apreciar la magnitud global de pérdida que ocasionan los insectos es conocer los posibles rasgos que hacen que unas plantas sean más predadas que otras (Moore 1978, Heithaus et al 1982, De Stevens 1983). De hecho, aunque son pocos los casos evidenciados en los que los predadores de semillas alteran la dinámica poblacional de las plantas, la mayoría de los investigadores piensan que los predadores de semillas actúan como agentes selectivos provocando en las plantas respuestas de escape, ya sean de carácter químico (producción de compuestos dañinos), estructural (espinas, endurecimiento de la semilla), reproductivo (número de semillas maduras por fruto, fenología de fructificación) o demográfico (escape en el tiempo y en el espacio) (Janzen 1971, Hainsworth et al 1984, Herrera 1984b, Brown and Venable 1991, Marquis 1992b).

De todo lo anterior se deduce que aquellos factores, bióticos o abióticos, que controlen las poblaciones de insectos que se alimentan de semillas pueden ser altamente beneficiosos para las plantas (Crawley 1983, Toy et al 1992). De esta forma, la aproximación bitrófica anteriormente descrita, en el que la planta y los herbívoros son considerados como un sistema autónomo, ofrece sólo una visión parcial, incluso inexacta, de lo que ocurre en las comunidades terrestres, las cuales están

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

compuestas en su gran mayoría por al menos tres niveles tróficos (Price et al 1980, Schoener 1989). Sin embargo, cuando estudiamos sistemas tróficos con más de dos niveles, la probabilidad de que aparezcan efectos indirectos aumenta considerablemente (Lane 1985). Por lo tanto, la aproximación tritrófica resultante requiere que tanto los efectos directos como los efectos indirectos que surgen sean tenidos en cuenta (Vandermeer et al 1985, Strauss 1991b).

Una fuente de mortalidad muy frecuente entre los predadores de semillas invertebrados está originada por la acción de los parasitoides (Price 1984, Strong 1984, Morris 1991). Aunque recientemente bastantes estudios han utilizado una aproximación tritrófica, la mayoría de ellos están enfocados a analizar el efecto que las plantas tienen sobre la interacción que mantienen los herbívoros con los parasitoides (Stinner & Abrahamson 1979, Abrahamson et al 1983, Faeth 1985, Weis & Abrahamson 1985, Price & Clancy 1986, Clancy & Price 1986, 1987, Craig et al 1990, Stamp & Browsers 1991, Abe 1992, Dicke & Dijkman 1992, Tschardtke 1992a, 1992b). Sin embargo, el posible efecto indirecto (fuerzas top-down) que los parasitoides tienen sobre la interacción directa entre la planta y el predador de semillas ha sido sistemáticamente ignorado (Price et al 1980, Hare 1992, per ver Moore 1978, Menges et al 1986). Este hecho está derivado de la aceptación general de que en las comunidades terrestres, las fuerzas estructuradoras son de carácter ascendentes (bottom up), por lo que el efecto que pueden tener las especies pertenecientes al tercer nivel trófico sobre la abundancia de herbívoros, y consecuentemente sobre el éxito reproductivo de la planta, es negligible (Power 1992, Strong 1992, Hunter & Price 1992, Hawkins 1992).

En el capítulo anterior analicé qué factores actúan antes de la acción de los predadores de semillas originando los patrones de producción de semillas por fruto observados en Hormathophylla spinosa. En este capítulo voy a analizar la influencia que tienen los predadores de semillas en el número de semillas final que potencialmente dispersa Hormathophylla spinosa por fruto. Los objetivos concretos son 1) estimar la abundancia y variabilidad espacio-temporal de los insectos predadores de semillas; 2) ver que características ecológicas influyen más en la abundancia y comportamiento de ovoposición de estos insectos; 3) ver cual es el efecto neto de los predadores de semillas en diversos estimadores del fitness de la planta, como la producción o la talla de las semillas; y 4) analizar la relación tritrófica que aparece cuando los predadores de semillas son parasitados por calcídidos. A lo largo del capítulo, considero como predador de semillas exclusivamente las especies

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

animales (principalmente invertebrados) que completan sus desarrollo dentro de los frutos alimentándose de las semillas de la planta, y no se mueven entre fruto durante su vida. De esta forma, excluyo de esta categoría aquellas especies que, aunque alimentándose de semillas, predan sobre el fruto completo y eliminan más de un fruto a lo largo de su vida, como la cabra montés o el pardillo.

Historia natural de Ceutorhynchus sp.

Durante los cinco años de estudio (1988-1992), sólo he observado una especie de predador de las semillas de H. spinosa. Ceutorhynchus sp. nov. (Curculionidae, Ceutorhynchus en lo sucesivo), pertenece al grupo de especies Thlaspi-similis (Zarazaga, com. per.). Este género de curculiónidos comprende especies asociadas tróficamente a bastantes especies de crucíferas (Tulisalo et al 1976, Graham and Gould 1980, Louda 1984, Lamb 1989, Morris 1991), llegando incluso a comportarse como predadores de las semillas de estas plantas (Gould 1975, Sylven and Svenson 1975, Tulisalo et al 1976, Lamb 1989, Evans & Allen-Williams 1992).

Ceutorhynchus mide aproximadamente 1 milímetro de longitud. La fenología del imago está íntimamente asociada a la fenología de floración de la planta huésped. La cópula tiene lugar en los días anteriores al pico de floración, entre finales de junio (2100 m s.n.m.) y primeros de julio (2500 m s.n.m.). A continuación, la hembra ovoposita en el interior del ovario de las flores de H. spinosa, durante el período de máxima floración de esta planta. De forma bastante consistente sólo aparece una larva por fruto, lo que puede ser consecuencia de que la hembra sea capaz de discriminar entre frutos sanos y frutos ya ocupados por otras larvas de gorgojos (Messina et al 1991, 1992, Petterson 1992). La larva completa su desarrollo dentro de los frutos en 2-4 semanas, alimentándose de las semillas. Como otros insectos que se alimentan en estado larvario de semillas (Lamp y McCarty 1982a, Ellison y Thompson 1987, Brody 1992a 1992b), la larva de Ceuthorrynchus perfora la pared del fruto cuando aún éste no está completamente maduro (al principio del período de fructificación), cayendo al suelo donde puparan y, posiblemente en forma de imago, entraran en diapausa para emerger al principio de la floración del año siguiente. De esta forma, la emergencia de los imagos siempre se hace junto a las plantas donde la larva se desarrolló. La población de larvas abandonan el fruto de forma muy sincrónica, generalmente al final del período de fructificación.

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

Las larvas de Ceutorhynchus son parasitadas por Necremnus folia Walker, Necremnus tidius Walker y Aprostocetus sp., tres especies de parasitoides coinobiontes pertenecientes a la familia Eulophidae (Chalcidoidea). El 95% de los parasitoides que hemos encontrado alimentándose de las larvas del gorgojos pertenecían a la especie N. tidius. Estos calcídidos atraviesan la pared de la silícula y depositan los huevos directamente sobre la larva de los coleópteros, paralizándola inmediatamente. Estas especies se desarrollan completamente dentro del fruto, abandonándolo en forma de imago. Generalmente no suelen desarrollarse más de dos avispas por fruto. Suponemos que estas especies de calcídidos son anhidrópicos (sensu Jervis & Kidd 1986), debido a que en unos pocos casos hemos encontrado larvas de avispas dentro del fruto sin ningún aparente huésped.

Ceuthorrhynchus probablemente es endémico de Sierra Nevada, ya que un análisis detallado de la planta huésped en sierras adyacentes, como Sierra de Baza y Sierra de Cazorla, ha mostrado que no existe predación de semillas por parte de esta especie de curculiónido.

MATERIAL Y METODOS

1) Variabilidad espacio-temporal en la depredación de semillas.

La depredación de semillas por parte de Ceutorhynchus fué analizada en los últimos tres años de estudio (1989-1991). Debido a que sólo se desarrolla una larva de Ceutorhynchus por fruto predado, la proporción de larvas producidas por generación se puede estimar directamente cómo el número de frutos predados de una muestra recolectada al azar (Kuno 1991). Para ello, recolectamos 1754 frutos en 1989, 1799 frutos en 1990 y 1908 frutos en 1991. Todos los frutos pertenecían a las 80 plantas marcadas en 1988, examinándose una media de 22.75 ± 0.99 frutos por planta y año. Los frutos eran guardados individualmente en bolsas transpirables para evitar el crecimiento de hongos, y transportados al laboratorio, donde eran examinados a 16 aumentos. De cada fruto anotábamos su tamaño, y si estaba intacto o tenía larvas de curculiónidos.

H. spinosa puede producir frutos maduros que sólo contengan semilla abortadas. Además, las larvas de curculiónidos no siempre destruyen todas las semillas que han madurado dentro de un fruto atacado. Estas dos razones hacen que el número de frutos predados por gorgojos, aunque sea una buena estima de la abundancia de larvas, sea una estima excesivamente inexacta de la presión de predación de semillas por parte de los gorgojos. Por ello, examinamos cada fruto,

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

independientemente de que estuviese atacado por coleóptero, anotando el número de semillas producidas y en los frutos predados, el número de éstas que fueron muertas por el gorgojo durante su desarrollo larvario. De esta forma, hemos analizado la proporción de semillas consumida por los gorgojos con respecto al total de semillas producidas por planta, considerandola una buena estima de la presión de predación de semillas originada por Ceutorhynchus.

Debido al protocolo utilizado para marcar las plantas de H. spinosa (Gómez 1991), pudimos comparar la abundancia de curculiónidos y la presión de predación entre poblaciones, microhábitat y años. Las comparaciones espacio-temporales en la abundancia de gorgojos, debido a que la variable usada es categórica (fruto predado o intacto), se realizaron mediante tablas de contingencia (Sokal y Rohlf 1981). Las comparaciones en la presión de predación, al efectuarse con una variable continua (proporción del total de semillas que fueron comidas por los gorgojos), se llevaron a cabo mediante un análisis de varianza ANOVA de una vía. Sin embargo, como la distribución del estadístico F es altamente sensitivo a las desviaciones de la normalidad, hemos utilizado también el test de Levene para muestras absolutas, que compara la variabilidad en las dispersiones de las muestras (Van Valen 1978). Debido a que sólo hemos utilizado los frutos predados por Ceutorhynchus, las plantas de la población C no han sido incluídas en este análisis (ver resultados). Todos los análisis paramétricos se realizaron previa transformación de las variables según el arcoseno de la raíz cuadrada (Sokal y Rohlf 1981, Zar 1984).

El patrón de distribución espacial de la población de gorgojos en 1990 y 1991 fué analizada a dos niveles, entre plantas y entre infrutescencias. Usamos el Índice de Dispersión ($ID = \text{Varianza}/\text{Media}$) del número estimado de larvas de gorgojo por inflorescencia y por planta. Si el gorgojo se distribuye al azar, esperamos que el índice sea a 1.0. Para testar este índice, utilizamos una chi cuadrado contruida como

$$\text{Chi}^2 = \frac{\sum(x_i - \text{media})^2}{\text{media}}$$

donde x_i es el número de gorgojos en la unidad de muestreo iésima. Para tamaños de muestra pequeños ($N < 30$), este estadístico es una buena aproximación a la distribución de Chi^2 con $N-1$ grados de libertad (Ludwig & Reynold 1988). Sin embargo, cuando el tamaño de muestra es ≥ 30 , como ocurrión con el análisis a nivel de infrutescencia, claculamos el estadístico d como

Interacción entre *H. spinosa* y *Ceutorhynchus*

$$d = \sqrt{2(\text{Chi}^2) - \sqrt{2(N-1)} - 1$$

si $|d| < 1.96$, aceptamos una distribución al azar, si $d < -1.96$, aceptamos una distribución regular y si es > 1.96 aceptamos una distribución contagiosa (Ludwig & Reynold 1988).

En estos mismos dos años estudiamos si la predación de semillas provocada por los gorgojos actuaba de forma densidad-dependiente. Para ello, frente al logaritmo de la abundancia del recurso fruto regresionamos el porcentaje de predación de frutos, expresado en término de k-valor (Lessell 1985, Stiling 1987, 1988), considerando como unidad de muestreo cada una de las plantas marcadas. Una correlación positiva significativa indica densidad-dependencia, una negativa, densidad-dependencia inversa, y una correlación no significativa es indicativa de densidad independencia entre ambos organismos (Stiling 1988).

2) Factores que influyen en la variabilidad individual de depredación de semillas.

Si *Ceutorhynchus* presenta un comportamiento ovopositor selectivo, diversas características individuales de las plantas se correlacionaran con el nivel de predación por gorgojos (Hainsworth et al 1984). Por ello, en cada planta marcada cuantificamos 12 caracteres, que pueden agruparse en tres grupos dependiendo de su posible influencia sobre el comportamiento ovopositor de los gorgojos (Moore 1978, De Steven 1983, Hunter 1992). El primer grupo contiene rasgos de la planta sólo apreciables por el gorgojo a gran escala, como por ejemplo el tamaño de las plantas, la densidad floral, el color floral, la distancia en línea recta a la planta conoespecífica más cercana, y el promedio de las distancias a los tres conoespecíficos más cercanos. A los rasgos fenotípicos pertenecientes a este grupo los denominaré rasgos macroscópicos. El segundo grupo de caracteres, denominado rasgos microscópicos, sólo son apreciable una vez que el gorgojo se encuentre dentro de la planta, y son básicamente el número de flores en la inflorescencia, el número de estambres por flor, diámetro floral, y tamaño de los frutos. El tercer tipo son variables fenológicas, que comprenden la duración, sincronía fenológica, y fecha del pico de floración. La metodología utilizada para medir en cada planta cada uno de estos rasgos ha sido descrita en capítulos anteriores.

Para comparar la predación de semillas con los rasgos fenotípicos examinados hemos utilizado exclusivamente el análisis de correlación no paramétrico de Spearman, debido a que las

distribuciones generadas por la mayoría de dichos caracteres no pueden cumplir los presupuestos de normalidad y homocedasticidad incluso después haber sido transformada (Fox 1990a, b).

3) Influencia de los curculiónidos en la producción de semillas por fruto y en la fertilidad femenina de las plantas.

Hemos analizado el efecto de la predación de semillas en tres componentes del éxito reproductivo. En primer lugar, hemos estudiado la reducción en la proporción de óvulos que maduraban a semillas dentro de cada fruto debido a la actividad de las larvas de curculiónidos. Los frutos de H. spinosa siempre tienen cuatro óvulos (Gómez y Zamora 1992), por lo que obtenemos directamente una estimación directa de esta reducción contando las semillas de cada fruto. Por lo tanto, comparamos entre frutos predados y frutos no predados el número de semillas por fruto que sobrevivieron hasta la fase de dispersión, considerando solamente aquellos frutos que estaban claramente predados por gorgojos. Debido a que el tamaño de los frutos es una variable altamente correlacionada con el número de semillas por fruto (Gómez, obs. per.), el análisis estadístico de los datos se ha efectuado mediante análisis de covarianza con error de tipo I debido a que los factores estaban fijados previamente (Zar 1984), introduciendo como covariante el tamaño de los frutos. Al tratarse de una variable frecuencial, transformamos los datos según el arcoseno de la raíz cuadrada (Zar 1984). Hemos analizado la preferencia que tienen los gorgojos por frutos con diferente número de semillas en su interior. De esta forma, hemos hallado la probabilidad que tiene una semilla de escapar al ataque de los gorgojos dependiendo del número de semillas compartiendo ese fruto. La probabilidad se expresa como la proporción de semillas de cada grupo que escaparon al ataque de los curculiónidos.

El segundo componente del fitness analizado con respecto al nivel de predación era el tamaño de las semillas. Varios autores han mostrado que el peso de las semillas es un rasgo muy importante en determinar la capacidad de supervivencia de las plántulas, por lo que puede ser considerado un estimador fiable del fitness. Nosotros hemos utilizado el tamaño de la semilla, en vez de su peso, debido a que existe una fuerte correlación entre estos dos rasgos en H. spinosa ($R^2=0.465$, $n=58$, $p=0.0001$). Para medir las semillas, hemos utilizado un micrómetro acoplado a la lupa binocular. Sólo hemos considerado aquellas semillas que, aunque parcialmente devoradas por las larvas de curculiónidos, eran medidas sin problema. En total, hemos analizado 755 semillas en

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

1989, 806 en 1990 y 1001 semillas en 1991. Debido al tamaño de muestra total, utilizamos para las comparaciones de grupos un análisis de varianza paramétrico (ANOVA 1-vía), después de transformar los datos logarítmicamente (Sokal y Rohlf 1981).

La influencia de la predación de semillas por curculiónidos sobre la fertilidad femenina de las plantas se ha analizado utilizando tanto un test paramétrico como un test no paramétrico. El test paramétrico utilizado ha sido una regresión simple lineal, para lo cual transformamos las variables expresadas en porcentaje como el arcoseno de la raíz cuadrada y el resto de las variables como $\log(x+1)$. El test no paramétrico, una correlación de rangos de Spearman, se usó para poder contrastar los resultados eliminando las suposiciones de normalidad y homocedasticidad.

El estudio exclusivamente observacional de la presión de herbivoría debida a la acción de los insectos predadores de semillas que se alimentan dentro de los frutos puede generar resultados extremadamente conservativos (Ellison y Thompson 1987, Andersen 1988). Según estos autores, los predadores de semillas, además de eliminar directamente una proporción determinada de semillas por fruto, influyen de forma inadvertida en la probabilidad de maduración de los restantes óvulos fertilizados en dicho fruto. Para ver si el estudio que habíamos llevado a cabo del efecto de Ceutorhynchus en el éxito reproductivo de H. spinosa era apropiado, diseñamos en 1991 una experiencia de exclusión de curculiónidos similar a la efectuada por Andersen (1988). Para ello, antes del comienzo de la floración, aislamos de los gorgojos 70 inflorescencias utilizando conjuntamente una malla de luz fina y pegamento (Tanglefoot®) aplicado al tallo y dejamos 70 inflorescencias como control. Al final de la fructificación, recogimos los frutos excluidos de gorgojos y los frutos control, seleccionando de estos últimos aquellos que estaban predados por curculiónidos. En total obtuvimos 130 frutos excluidos de coleopteros y 254 frutos predados (control). En todos ellos cuantificamos el número de óvulos fertilizado por fruto, el porcentaje de ellos que habían abortados o habían madurado, la proporción de semillas maduras que habían sido atacadas por curculiónidos y el número final de semillas viables por fruto en cada tratamiento. Como se observa en la Tabla 1, el número de óvulos fertilizados por fruto fué significativamente mayor en los frutos control, lo cual se debe probablemente a problemas de limitación de polinizadores (Gómez y Zamora 1992), ya que el aislamiento de curculiónidos, para que sea efectivo, debe realizarse cuando las flores aún no han abierto. Sin embargo, el porcentaje de estos óvulos fertilizados que maduraron o abortaron por fruto

Interacción entre *H. spinosa* y *Ceutorhynchus*

no fué diferente entre tratamiento. Lógicamente, debido exclusivamente a la presión de predación efectuada por *Ceutorhynchus*, el número de semillas viables fué significativamente menor en los frutos control que en los aislados (Tabla 1). Por lo tanto, hemos comprobado que la presencia de larvas de gorgojos en un fruto afecta directamente, mediante la destrucción del embrión, a la producción final de semillas, pero no indirectamente, mediante el aborto temprano de óvulos fertilizados. Esta experiencia demuestra que, en *H. spinosa*, el estudio observacional de la predación de semillas por *Ceutorhynchus* no produce resultados tan conservativos como el encontrado por otros autores (Ellison y Thompson 1987, Andersen 1988).

En nuestro caso particular, utilizamos el método observacional debido a que un diseño experimental llevado a cabo en las plantas marcadas habría afectado a otros componentes del ciclo de vida de *H. spinosa* (Gómez 1991, Gómez y Zamora 1992), alterando la fecundidad final de las plantas y la capacidad de utilizar métodos de estudio de selección natural (Ver Capítulo final).

	TRATAMIENTO		Prueba de la F
	Control (n=254)	Excluidas (n=130)	
Nº ovulos fertiliz. x fruto (X±SD)	3.129±0.98	1.739±0.71	258.4*
% óvulos abortad.	38.3	30.3	3.2 n.s.
% semillas madur.	61.7	69.7	3.2 n.s.
% predación	90.4	0.0	164.2*
Nº semillas viables por fruto(X±SD)	0.193±0.43	1.089±0.46	160.0*

Tabla 1: Resultado de las experiencias de exclusión de *Ceutorhynchus* durante 1991. Los óvulos fertilizados pueden abortar produciendo semillas abortadas o producir semillas maduras, por lo que la suma del porcentaje de ambos grupos debe dar 100. El porcentaje de predación de semillas hace referencia a la proporción de semillas maduras que fueron atacadas por curculiónidos. n.s. no significativo, * $p < 0.0001$, ANOVA de una vía, tras previa transformación de los datos.

4) Interacción tritrófica: la planta, los curculiónidos y el gremio de parasitoides.

La magnitud de parasitismo de las larvas de gorgojos por parte de las tres especies de calcídidos se determinó en los años 1990 y 1991. Para ello, todos los frutos predados fueron examinados para ver si en su interior contenía restos de calcídidos. Fue fácil determinar la presencia de parasitoides, ya que al abandonar el fruto en estado adulto, dejan en el interior la muda pupal. Cuando lo que encontramos en el interior eran larvas de calcídidos, fueron fácilmente diferenciables mediante morfología externa de las larvas de curculiónidos. Todos los frutos que estaban parasitados por calcídidos fueron cuidadosamente etiquetados, anotando su tamaño, a que planta marcada pertenecía, y cuantas

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

semillas intactas poseía en su interior. Sólo consideramos semillas intactas aquellas que no poseían muestras de destrucción total o parcial del embrión y los cotiledones. Los frutos y las semillas fueron medidos según el procedimiento descrito anteriormente. No pudimos diferenciar entre especies de calcídidos, por lo que todos los análisis se refieren a frutos parasitados en general. En estos dos años, y utilizando la metodología explicada en el apartado anterior, estudiamos la posible relación de densidad dependencia entre el parasitismo por calcídido y la abundancia de gorgojos por planta.

En 1992 estudiamos experimentalmente el efecto del gremio de parasitoides tanto sobre la dinámica poblacional del herbívoro como en la producción de semillas por fruto en H. spinosa. En la población B elegimos arbitrariamente 10 plantas de las marcadas permanentemente, y permitimos que fuesen polinizadas naturalmente y que los gorgojos ovopositaran en ellas. Las plantas eran todas de tamaño similar y estaban situadas en parches con características similares (inclinación, tipo de suelo, orientación, ..). Antes de que los parasitoides empezaran a ovopositar, aproximadamente al principio de la fase de fructificación cubrimos al azar cinco plantas con una tela (0.25 mm de luz de malla) que impedía el paso de las avispas parasitoides (grupo Experimental). Las restantes cinco plantas fueron dejadas sin cubrir, permitiendo la acción de los parasitoides (grupo Control). Al final de la fase de fructificación recogimos de cada planta marcada entre 250 y 300 frutos (40-60 inflorescencias), que fueron inmediatamente transportados al laboratorio. Allí, utilizando el protocolo descrito anteriormente, anotamos de cada fruto su tamaño, presencia o ausencia de gorgojo, el número de semillas viables, el número de semillas predadas y la presencia de parasitoides. En el laboratorio verificamos a posteriori que la exclusión de parasitoides había sido efectiva. En total fueron examinados 1500 frutos del grupo Experimental y 1256 del grupo Control.

Para ver el efecto global que tiene la presencia de parasitoides en el número de semillas maduras, predadas y viables por fruto, realizamos un análisis de varianza encajado, considerando como variables independientes el tratamiento (presencia o ausencia de parasitoides) y la identidad de la planta, esta última encajada dentro del tratamiento. Además, debido a la relación tan consistente que existe en esta especie vegetal entre tamaño de fruto y número de semillas por fruto (Gómez 1991), introdujimos en el modelo anterior el tamaño de cada fruto como covariante. Para la realización de este análisis estadístico, utilizamos como unidades de muestreo todos los frutos examinados, independientemente de que estuviesen predados o no. Sin embargo, para apreciar el efecto de los

Interacción entre *H. spinosa* y *Ceutorhynchus*

parasitoides en el promedio denúmero de semillas por fruto para cada planta, llevamos a cabo un análisis de varianza de una via utilizando como unidad de muestra cada una de las plantas (n=10). De esta forma, aseguramos la independendencia de los datos y evitamos la aparición de fenómenos de pseudoreplicación (Hurlbert 1984, Hairston 1989). Antes de realizar los análisis, transformamos las variables frecuenciales segun el arcoseno de la raiz cuadrada, y las restantes variables según el logarítmno de x+1 (Zar 1984). Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando una suma de cuadrado de tipo III debido a la naturaleza no balanceada de los datos (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

1) Variabilidad espacio-temporal en la abundancia de gorgojos

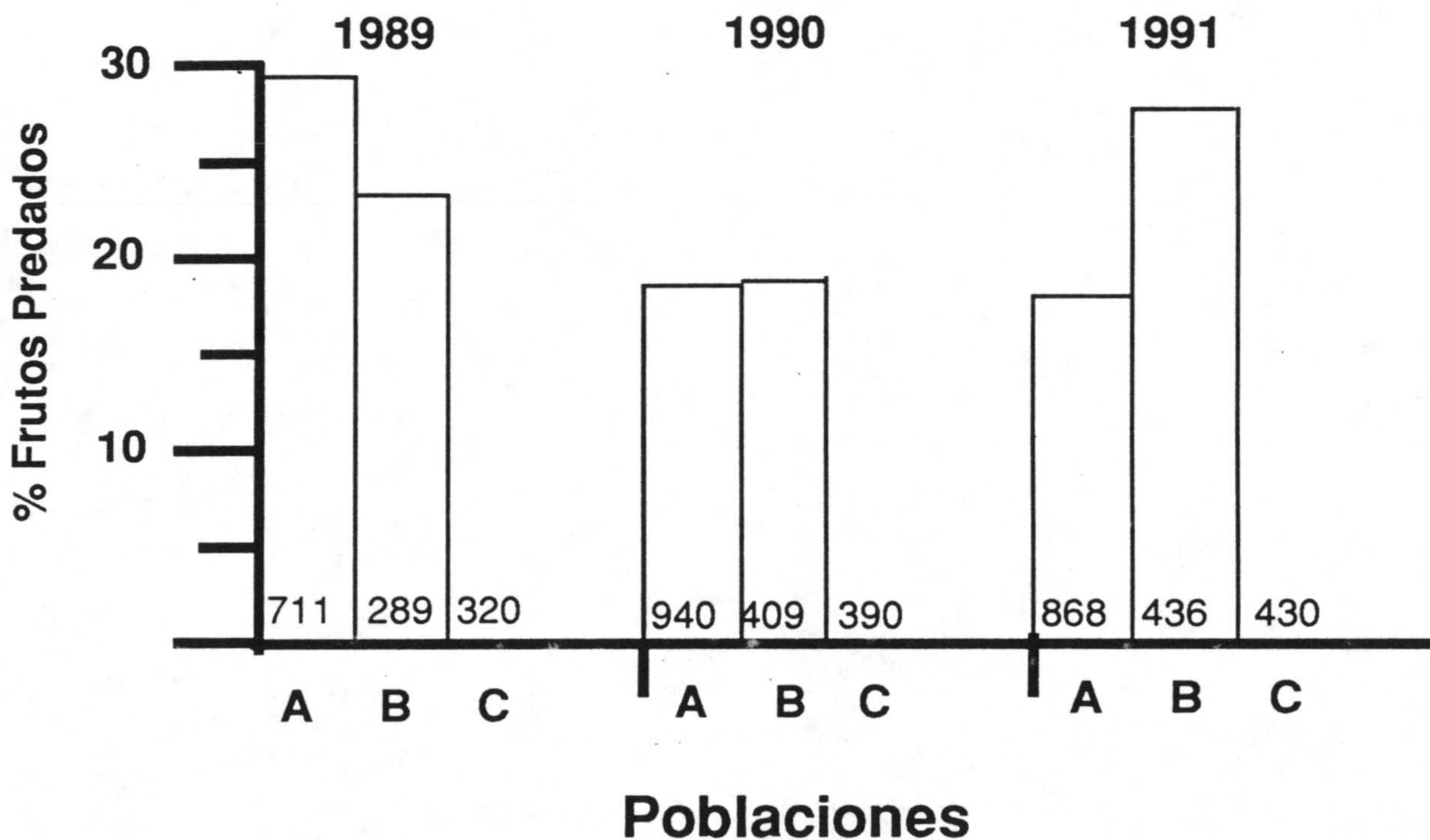


Figura 1. Proporción de frutos predados por *Ceutorhynchus* en las tres poblaciones durante los tres años en que fué analizado. Los números en la base de cada columna indican el número de frutos total analizados para esa población y año.

Ceutorhynchus predó un total de 879 frutos de los 3757 que fueron analizados durante los tres años en las tres poblaciones, lo que representa un 23.39%. La abundancia de larvas de *Ceutorhynchus*, medida como proporción de frutos predados, fue significativamente diferente en las tres poblaciones todos los años de estudio (1989: $G=42.516$, $p=0.0001$; 1990: $G=57.277$, $p=0.0001$; 1991: $G=19.284$,

Interacción entre *H. spinosa* y *Ceutorhynchus*

p=0.0001), debido principalmente a la ausencia de gorgojos en los frutos pertenecientes a plantas de la población C (Fig 1). Cuando comparamos la abundancia de gorgojos entre las dos subpoblaciones de la población A, encontramos que hubo diferencia estadística en 1989 (G=37.268, p=0.0001) y en 1990 (G=56.412, p=0.0001), siendo menor la predación en la subpoblación de llano (A1), pero no en 1991 (G=0.682, p=0.4091; Fig 2). También hubo diferencia entre años en el número de gorgojos (G=25.538, p=0.0001), siendo mayor en 1989 y menor en 1990 (Tabla 2).

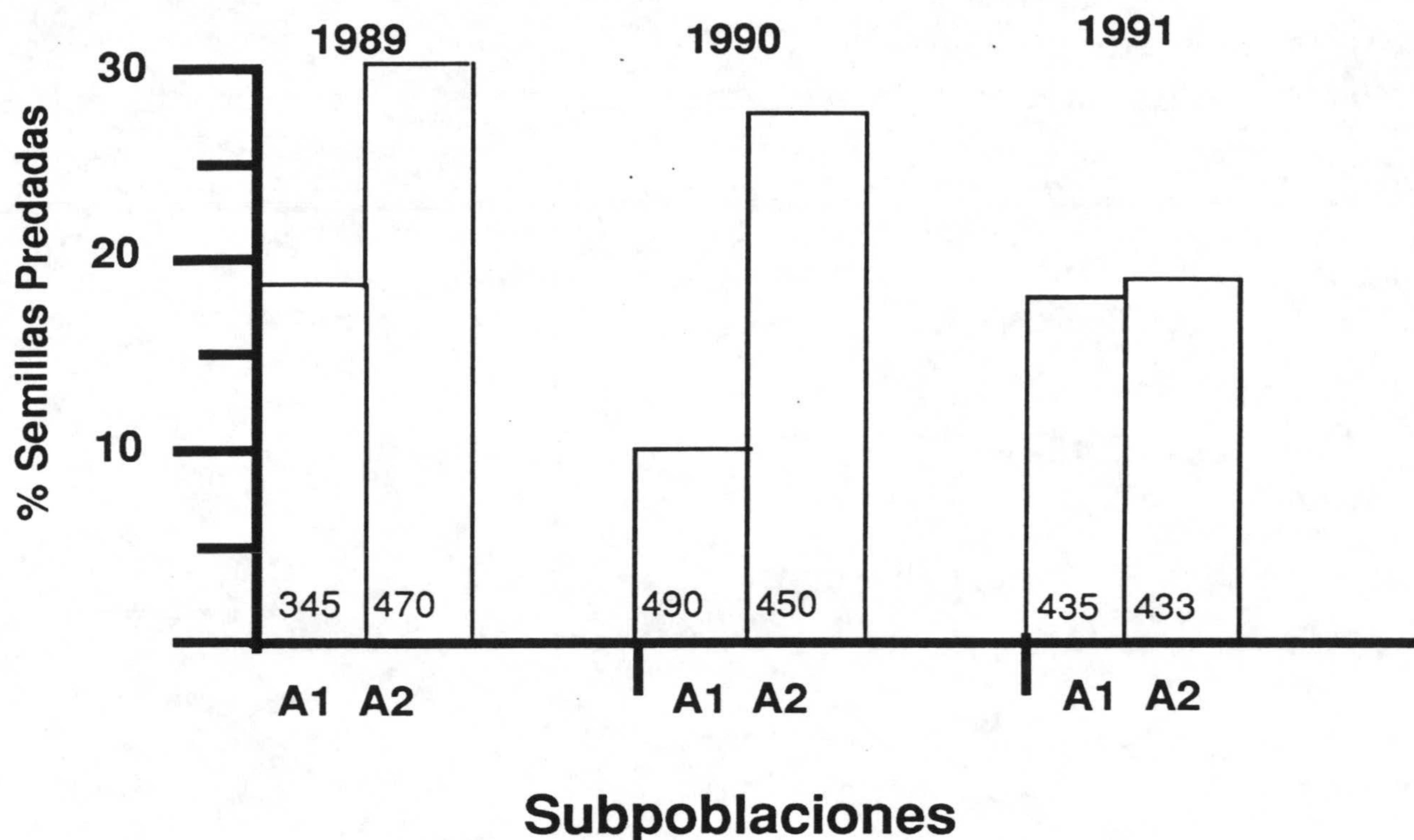


Figura 2. Proporción de frutos predados por *Ceutorhynchus* en las dos subpoblaciones de la población A durante los tres años en que fué analizado. Los números en la base de cada columna indican el número de frutos total analizados para esa subpoblación y año.

	1989		1990		1991	
	N	%	N	%	N	%
Predados	302	27.33	254	18.83	323	24.79
No predados	803	72.67	1095	81.17	1022	75.21
Total	1754		1799		1908	

Tabla 2. Diferencia entre años en la magnitud de predación de frutos por parte de *Ceutorhynchus*. Se expresa el número de frutos predados cada año con respecto al número total de frutos examinados, y el porcentaje que representan.

En 1989, $31.7 \pm 27.8\%$ de las semillas que lograron madurar fueron consumidas por gorgojos, oscilando entre plantas con 0% de sus semillas comidas y plantas con el 100%. En 1990, el rango

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

osciló entre 0 y 97.7%, con un promedio de $35.5 \pm 27.8\%$ de semillas consumidas. Sin embargo, en 1991 disminuyó el promedio a $17.8 \pm 22.4\%$ y el rango a 0-74.1%. El número medio de semillas digeridas en cada fruto predado osciló durante los tres años entre 1.3 y 1.6 para las dos poblaciones analizadas. Sólo en 1989 hubo diferencia interpoblacional en el promedio de semillas comidas en cada fruto, no existiendo en ningún año de estudio diferencias en la variabilidad de esta medida (Tabla 3).

Poblaciones	N	Semillas muertas	ANOVA 1 vía	Test de Levene
1989				
Población A1	62	1.306 ± 0.465	9.05 *	0.007 n.s.
Población A2	142	1.570 ± 0.551		
Población B	88	1.318 ± 0.492		
1990				
Población A1	46	1.478 ± 0.586	0.689 n.s.	0.005 n.s.
Población A2	127	1.598 ± 0.594		
Población B	81	1.556 ± 0.612		
1991				
Población A1	74	1.473 ± 0.529	0.67 n.s.	0.001 n.s.
Población A2	83	1.398 ± 0.661		
Población B	125	1.496 ± 0.617		

Tabla 3. Número de semillas (media \pm desviación típica) comidas por Ceuthorhynchus en los frutos predados de H. spinosa. Se muestran los valores de la F del análisis de varianza y la F de la prueba de Levene, con sus respectivos niveles de significación, cuando comparamos entre poblaciones. n.s.= no significativo, * $p < 0.001$.

La distribución de larvas de gorgojos tanto a nivel de planta (ID=2410 en 1990 y 5352 en 1991) como a nivel de infrutescencia (ID= 1.614 en 1990 y 1.829 en 1991) fué de tipo contagioso. A nivel de planta, los índices de dispersión se separaron significativamente de 1 en ambos años (1990: $\text{Chi}^2=65070$, $\text{df}=27$, $p < 0.0001$; 1991: $\text{Chi}^2=96336$, $\text{df}=18$, $p < 0.0001$). A nivel de infrutescencia el estadístico d fue mayor de 1.96 también en ambos años (1990:d=5.57; 1991:d=7.47). Además, no encontramos una relación densidad dependencia entre el número de flores por planta y la tas de predación de frutos en ninguno de los años analizados ($p > 0.05$).

2) Factores que influyen en la variabilidad entre plantas en la predación de semillas.

De los rasgos macroscópicos analizados, la talla de las plantas influyó en la intensidad de predación, de tal forma que las plantas mayores estuvieron proporcionalmente menos predadas que las plantas

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

menores en 1990 ($r_s = -0.235$, $n = 77$, $p = 0.0488$) y 1991 ($r_s = -0.309$, $n = 39$, $p = 0.056$). Además, otro rasgo macroscópico correlacionado con la intensidad de predación es la distancia a la planta conespecífica más próxima (1989: $r_s = -0.341$, $n = 38$, $p = 0.0381$) e, incluso de forma más intensa, el promedio de las distancia a los tres conespecíficos más próximos, de tal forma que todos los años hubo una relación negativa entre esta estima y la intensidad de predación, siendo significativa en 1989 ($r_s = -0.432$, $n = 37$, $p = 0.0096$) y en 1990 ($r_s = -0.321$, $n = 38$, $p = 0.0507$). De los rasgos microscópicos, el número de estambres por flor ($r_s = -0.444$, $n = 39$, $p = 0.0062$), y el diametro floral ($r_s = -0.338$, $n = 39$, $p = 0.0372$) se correlacionaron con la intensidad de predación en 1991. En general, los frutos predados por Ceutorhynchus fueron significativamente más grande que los frutos sanos en los tres años en que fué analizado (Tabla 4). El resto de las variables morfológicas consideradas no estuvieron correlacionadas con la predación de semillas por coleópteros ($p > 0.1$ para cada variable y año, correlación de rangos de Spermán). En 1990 y 1991, las plantas que tuvieron un pico de floración más tardío fueron menos intensamente predadas por gorgojos (1990: $r_s = -0.44$, $n = 37$, $p = 0.0001$; 1991: $r_s = -0.79$, $p = 0.0001$, $n = 39$). Además, en 1991, las plantas con una floración más larga estuvieron proporcionalmente menos atacadas por gorgojos que las plantas con una floración más corta ($r_s = -0.619$, $n = 39$, $p = 0.0001$).

	Tamaño (mm)	Sanos (N)	Predados (N)	F-test	prob.
1989	Fruto	3.598±0.663 (791)	3.887±0.623 (299)	041.262	0.0001
	Semilla	2.104±0.301 (561)	2.171±0.360 (194)	006.324	0.0121
1990	Fruto	2.834±1.025 (1088)	3.537±0.509 (254)	113.000	0.00001
	Semilla	1.836±0.246 (607)	1.938±0.228 (199)	026.737	0.0001
1991	Fruto	3.319±0.603 (1022)	3.586±0.516 (282)	046.219	0.0001
	Semilla	1.835±0.241 (803)	1.917±0.231 (198)	018.640	0.0001

Tabla 4. Comparación del tamaño, en milímetros, de los frutos y las semillas predadas por Ceutorhynchus y aquellas que escaparon al ataque en los tres años de estudio. El tamaño de muestra se da entre paréntesis.

Interacción entre *H. spinosa* y *Ceutorhynchus*

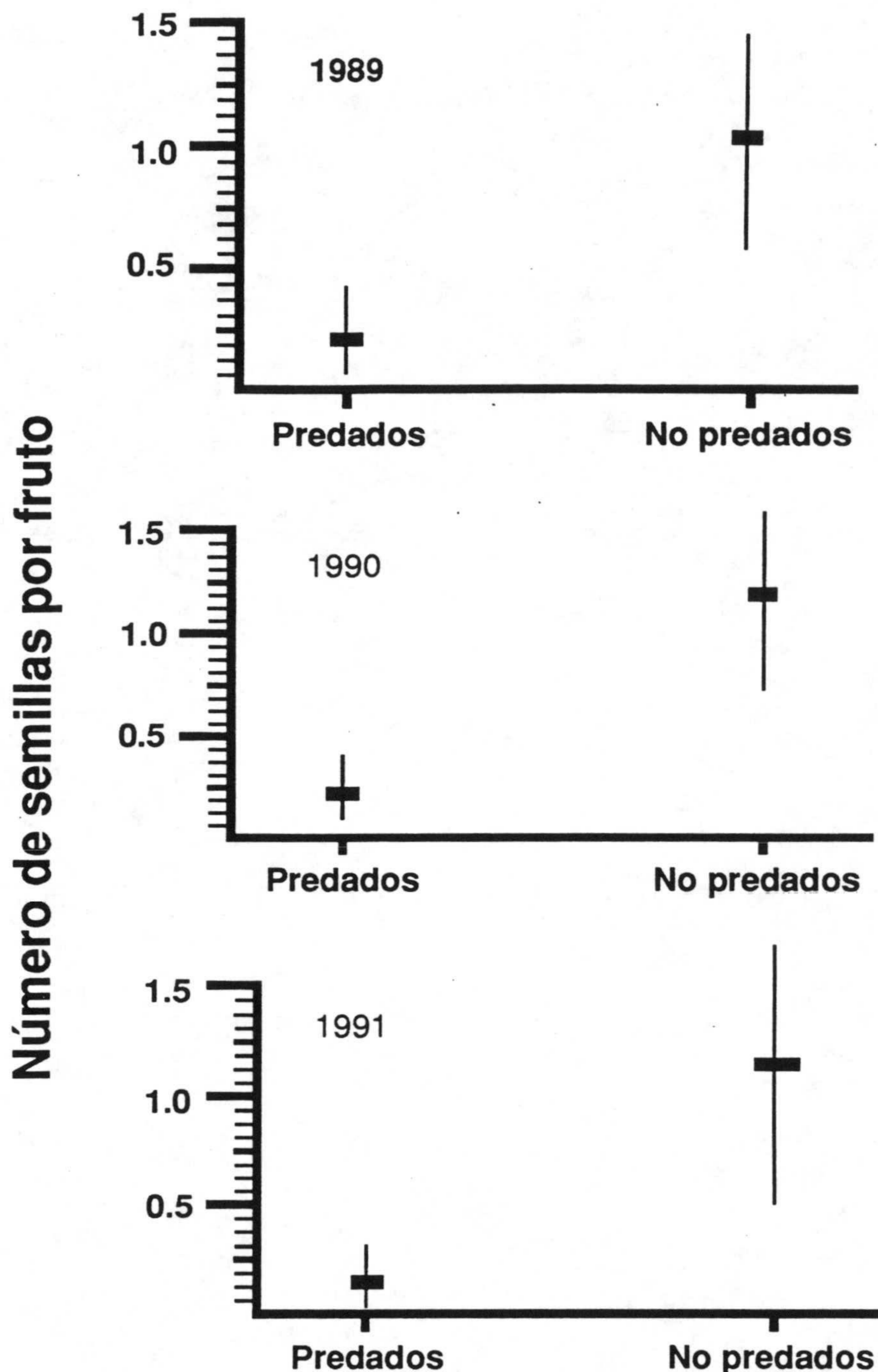


Figura 3: Diferencia en el número de semillas por fruto maduro, entre frutos predados por *Ceutorhynchus* y frutos no predados.

3) Influencia de los gorgojos en la producción de semillas de las plantas.

El número de semillas que van a ser dispersadas en un fruto maduro (brood size) que ha sido predado por *Ceutorhynchus* fue significativamente menor que en un fruto no predado los tres años de estudio (Figura 3). Un fruto predado dispersó como promedio (± 1 SD) 0.131 ± 0.366 semillas por fruto en estos tres años, lo que supone tan sólo el 3.2% de los óvulos disponibles en cada flor. Por el

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

contrario, los frutos que escaparon al ataque de curculiónidos dispersaron como promedio 1.128 ± 0.740 semillas por fruto, más del 25% de los óvulos (Tabla 5a), existiendo además una interacción significativa entre ambas fuentes de variación. Como se observa en la Figura 4, más del 30% de los frutos no contenían ninguna semilla después de la predación por gorgojos. Sin embargo, el número de semillas que cada fruto va a dispersar dependió con la misma magnitud de la presencia de gorgojos como del tamaño de los frutos (Tabla 5b). Por otra parte, los gorgojos se alimentaron selectivamente de las semillas más grandes, como lo muestra la diferencia estadística constante que aparece en los tres años en que comparamos el tamaño de las semillas sanas y predadas (Tabla 4). Además, los gorgojos también predaron selectivamente los frutos con mayor número de semillas tanto en 1990 ($G=59.9$, $p=0.0001$, $n=749$) como en 1991 ($G=29.0$, $p=0.0001$, $n=1110$, Fig 5). De hecho, el 60% de los frutos predados en 1990 y el 49% en 1991 tenían en su interior dos semillas maduras antes de la predación, siendo la categoría de frutos más abundante. Por el contrario, en los frutos no predados, el intervalo modal ambos años fue el de frutos con una sola semilla madura, que representó el 61% y el 67% de los frutos durante los dos años de estudio (Fig 5).

A)

AÑO	FRUTO	N	Nºsemillas/ fruto \pm SD	F
1989	Predados	413	0.121 ± 0.378	510.632 *
	No predados	1026	1.032 ± 0.784	
1990	Predados	398	0.131 ± 0.366	632.256 *
	No predados	1047	1.281 ± 0.884	
1991	Predados	341	0.085 ± 0.309	652.056 *
	No predados	1119	1.128 ± 0.740	

B)

AÑO	Fuentes de variación	GL	Suma de cuadrado	Media de cuadrado	F
1989	Predacc. (A)	1	134.159	134.159	391.302*
	Tamaño (B)	1	59.919	59.919	154.348*
	A * B	1	9.243	9.243	26.959*
	Residuales	1056	362.052	0.343	
1990	Predacc. (A)	1	160.777	160.777	412.965*
	Tamaño (B)	1	115.659	115.659	297.087*
	A * B	1	12.785	12.785	32.840*
	Residuales	1019	396.708	0.389	
1991	Predacc. (A)	1	210.761	210.761	809.123 *
	Tamaño (B)	1	146.165	146.165	561.133 *
	A * B	1	21.511	21.511	82.582 *
	Residuales	1298	338.105	0.260	

Tabla 5: A) Número de semillas producidas en los frutos predados y no predados por curculionidos en los tres años de estudio. N es el número de frutos examinados. Se expresa la media \pm la desviación estandar. F es el valor del test de la F en un análisis de varianza después de haber transformado los datos como $\text{Log}(x+1)$. * $p < 0.0001$. B) Resumen de los resultados de los ANCOVAs efectuados cada año. GL son los grados de libertad de cada fuente de variación y F es el valor de la F, * $p < 0.0001$.

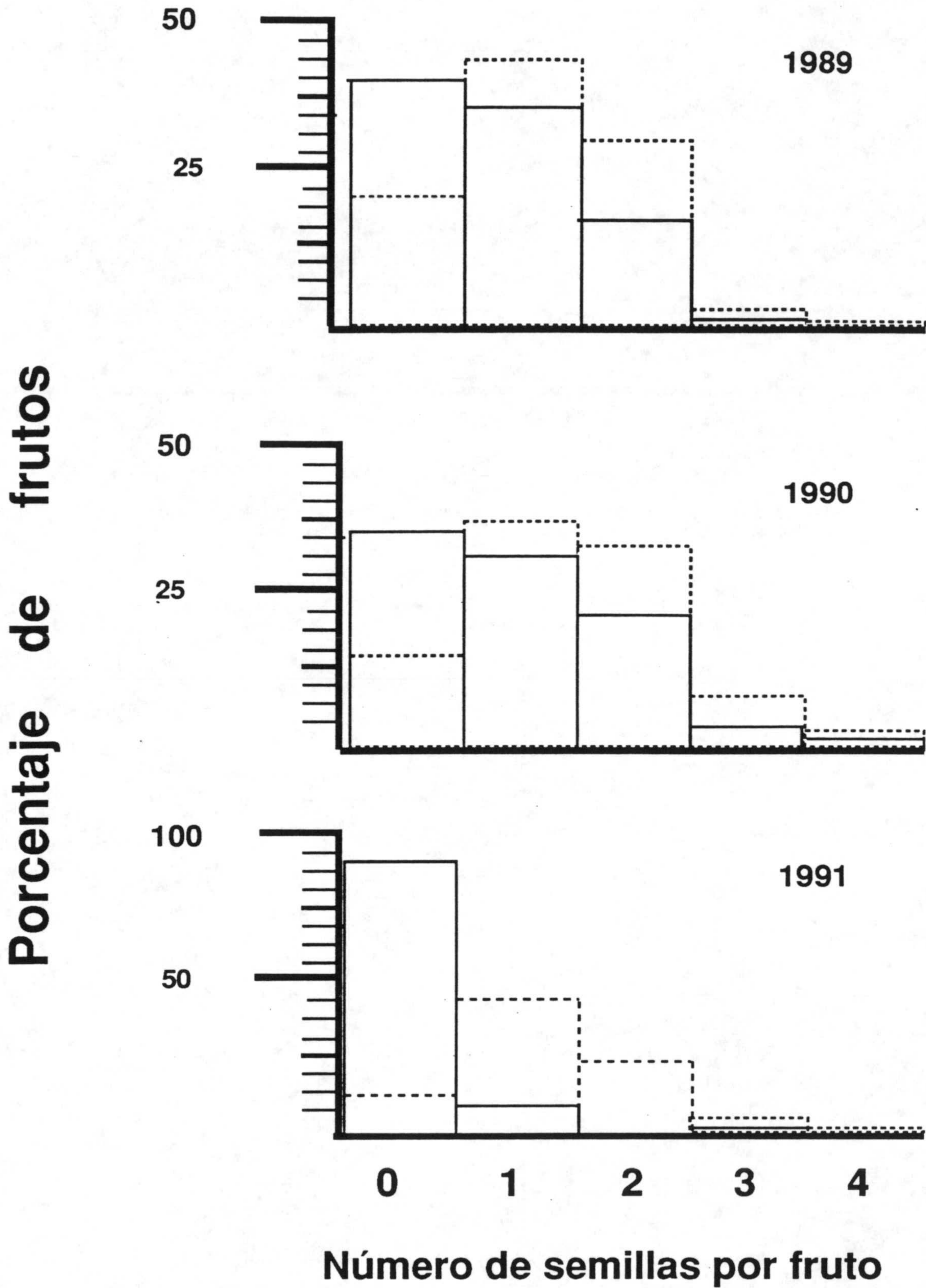


Figura 4. Distribución de frecuencias del número de semillas por fruto, antes del ataque (trazo discontinuo) y después del ataque de los curculiónidos (trazo continuo). Se expresa el porcentaje de frutos con 0-4 semillas.

Interacción entre *H. spinosa* y *Ceutorhynchus*

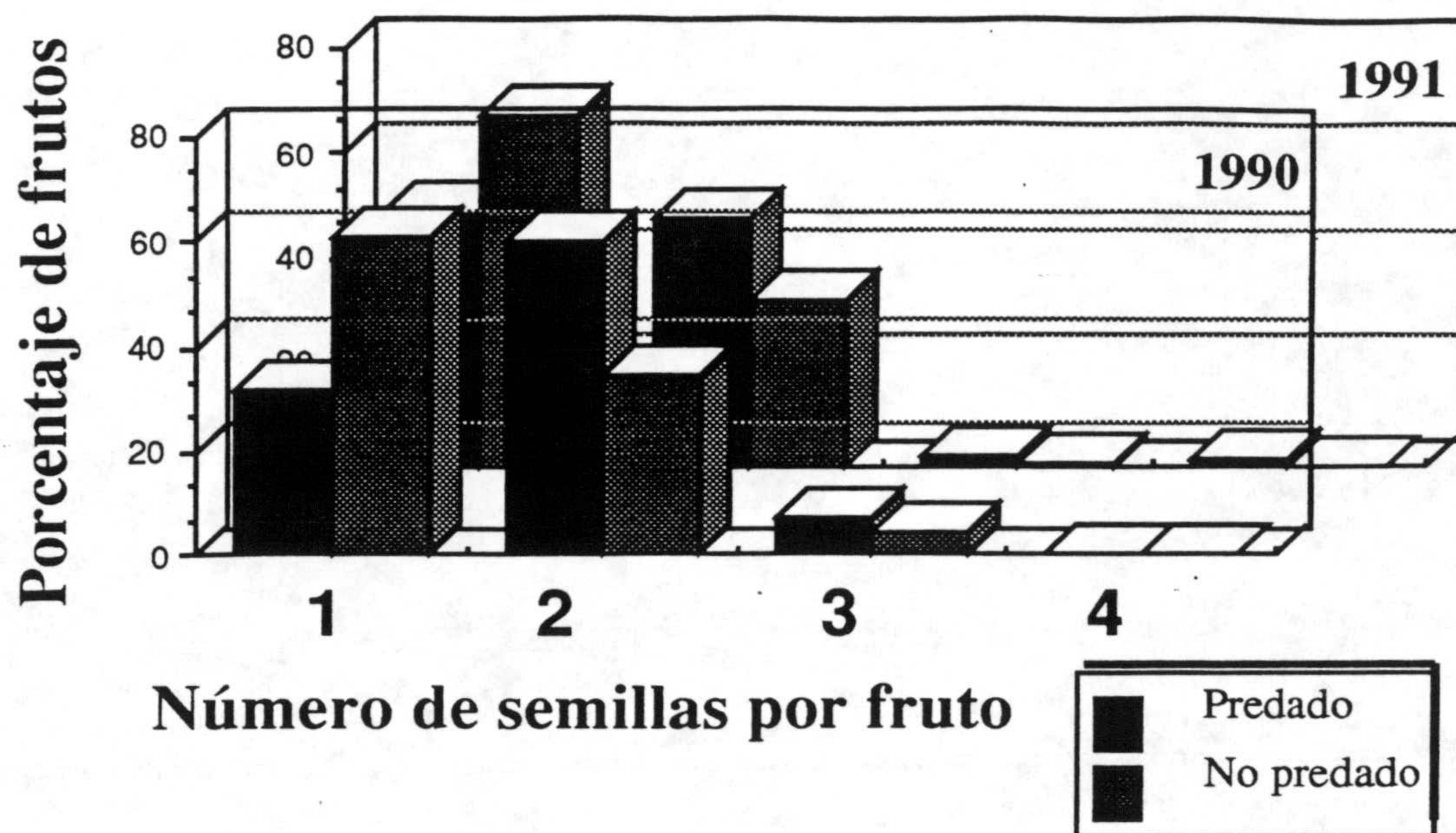


Figura 5: Distribuciones de frecuencias del porcentaje de frutos con diferente número de semillas maduras, independientemente de que estuvieran comidas o no, que fueron predados por *Ceutorhynchus* o permanecieron sin preda durante 1990 y 1991.

La probabilidad de supervivencia de una semilla perteneciente a un fruto predado por *Ceutorhynchus* dependió en los tres años de estudio del número de semillas previamente maduras por fruto (1989: $G=122.5$; 1990: $G=57.5$; 1991: 1021.5 , $p<0.0001$ para todos los años), disminuyendo dicha probabilidad a medida que disminuía el número de semillas por fruto (Tabla 6). Sin embargo, cuando analizamos todos los frutos recolectados durante los tres años, estuviesen predados o no, la probabilidad de supervivencia de una semilla madura fue menor en frutos con 2 ó 3 semillas que en frutos con una sola semilla (Tabla 6). Sólo en 1990 la mayor probabilidad de supervivencia la obtuvieron semillas perteneciente a frutos con cuatro semillas. El tamaño de las semillas no dependió del número de semillas maduras que contuviese el fruto en ninguno de los años analizado ($p>0.1$ en todas las comparaciones, ANOVA de una vía).

La variabilidad en la fertilidad femenina debida al efecto de los gorgojos explicada por el modelo de regresión simple fue muy pequeña, no superando en ninguno de los tres años el 9%. Sólo en 1990 hubo una correlación significativa, existiendo una relación negativa entre la predación por *Ceutorhynchus* y la fertilidad femenina (Tabla 7). En general, los resultados obtenidos con el análisis de correlación no paramétrico son congruentes con los obtenidos con la regresión paramétrica (Tabla 7).

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

Nº semillas maduras / fruto	Probabilidad de supervivencia de una semilla madurando	
	En todos los frutos	En frutos predados
1989		
1	0.768	0.008
2	0.563	0.072
3	0.519	0.333
4	0.666	0.500
1990		
1	0.825	0.049
2	0.621	0.104
3	0.637	0.204
4	0.833	0.500
1991		
1	0.808	0.037
2	0.685	0.067
3	0.484	0.056
4	0.250	0.250

Tabla 6: Probabilidad de supervivencia de una semilla de H. spinosa dependiendo del número de semillas maduras por fruto antes del ataque de Ceutorhynchus, medida como la proporción de semillas de cada grupo que sobrevive hasta la fase de dispersión. En la primera columna se expresa la probabilidad de supervivencia de las semillas pertenecientes a todos los frutos recolectados en cada año, mientras que en la segunda columna se expresa la probabilidad de supervivencia únicamente de las semillas maduras en frutos predados por gorgojos. Sólo se han utilizado los frutos recogidos en las poblaciones A y B.

	Prueba Paramétrica							P. no paramétrica	
	N	R ²	Int.	b	Err St.	t	p	r _s	p
1989	38	-0.02	0.151	-0.074	0.145	0.26	0.613	-0.089	0.587
1990	39	0.09	0.258	-0.396	0.183	4.69	0.037	-0.289	0.075
1991	19	0.01	0.208	0.284	0.260	1.20	0.290	0.144	0.541

Tabla 7: Sumario del análisis de regresión simple y la correlación de rangos de Sperman para cada año entre la intensidad de predación por curculionidos y la fertilidad femenina de cada planta. N es el número de plantas analizadas, R² es la correlación del modelo, Int. es el intercepto, B es el coeficiente de regresión ó pendiente, Err St. es el error standar del coeficiente de regresión, t es la t de Student utilizada para hallar la significación del coeficiente de regresión, p es el nivel de significación y r_s es el valor del coeficiente de correlación de Sperman.

4) Relación entre la planta, los curculiónidos y el gremio de parasitoides.

La población de parasitoides mostró un patrón temporal y espacial similar al de los gorgojos. Los parasitoides fueron más abundantes en pantas agregadas que en plantas menos agregadas, siendo

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

esta relación significativa en 1990 ($r_s = -0.414$, $n=60$, $p=0.0019$). Además, hubo una correlación significativa entre años en la abundancia de parasitoides por planta ($r_s = 0.26$, $p=0.04$). Sin embargo, en ambos años encontramos una relación densidad independiente entre el número de gorgojos por planta y la tasa de parasitismo ($p > 0.3$ en ambos años).

En 1990, el 20.95% de los frutos predados ($n=254$) contenían parasitoides, mientras que en 1991, sólo el 12.94% ($n=325$) tenían parasitoides, apareciendo una diferencia interanual en el porcentaje de parasitismo sólo marginalmente significativa ($G=3.689$, $p=0.056$). Tampoco hubo diferencia significativa entre poblaciones en el porcentaje de parasitismo ni en 1990 ni en 1991 (Tabla 8).

	1990		1991	
	N	%	N	%
Subpo. A1	46	10.87	74	5.41
Subpo. A2	127	17.32	83	13.25
Pobl. B	81	20.99	168	13.69
G- test	2.224 n.s.		4.265 n.s.	

Tabla 8: Porcentaje (%) de frutos parasitados por calcídidos de todos los frutos predados por curculiónidos (N) durante 1990 y 1991. Se expresan los porcentajes de cada población de plantas donde hay curculiónidos, así como el resultado comparar el nivel de parasitismo entre poblaciones mediante un test de la G.

Los calcídidos parasitaron en los dos años los frutos predados de mayor tamaño, aunque esta diferencia sólo llegó a ser marginalmente significativa en 1991 (Tabla 9). Sin embargo, los calcídidos no parasitaron los frutos con semillas más grandes. Además, tampoco parasitaron preferencialmente los frutos predados con más semillas maduras en su interior ($p > 0.3$ para todas las comparaciones, estadístico G, Tabla 10).

	Tamaño (mm)	Predados (N)	Parasitados (N)	F-test	prob.
1990	Fruto	3.525±0.504 (210)	3.597±0.537 (44)	0.731	0.393
	Semilla	1.940±0.235 (173)	1.923±0.175 (26)	0.121	0.728
1991	Fruto	3.579±0.496 (287)	3.730±0.549 (38)	3.018	0.083
	Semilla	1.905±0.224 (211)	1.954±0.161 (23)	1.029	0.311

Tabla 9: Comparación del tamaño de los frutos y el tamaño de las semillas, en milímetros, entre frutos predados por curculiónidos y frutos predados y además parasitados por calcídidos.

Interacción entre *H. spinosa* y *Ceutorhynchus*

Nº semillas por fruto	1990		1991	
	Frutoparasitado	Fruto no parasitado	Fruto parasitado	Fruto no parasitado
una	15 (34.1)	67 (31.9)	20 (54.0)	136 (47.5)
dos	26 (59.1)	127 (60.5)	16 (43.2)	140 (48.9)
tres	3 (6.8)	15 (7.1)	1 (2.7)	6 (2.1)
cuatro	0 (0.0)	1 (0.5)	0 (0.0)	4 (1.4)
Número total de frutos	44	210	37	286
Estadístico G	0.3 n.s.		1.0 n.s.	

Tabla 10: Número de frutos (y porcentaje) con diferente número de semillas maduras en su interior no parasitados y parasitados por calcídidos en los años de estudio.

En 1992 comprobamos experimentalmente que los parasitoides condicionan el tamaño poblacional de los gorgojos. En las plantas no excluidas de parasitoides (tratamiento Control), el 23.97% de los frutos (n=1427) estuvieron predados por *Ceutorhynchus*. De estos frutos predados, el 14.04% (n=342) estuvieron además parasitados por avispas, un resultado similar al obtenido en los dos años anteriores. Sin embargo, en las plantas excluidas de parasitoides (tratamiento Experimental), el 41.2% (n=1330) de los frutos estuvieron predados, apareciendo entre tratamiento una diferencia significativa en el porcentaje de frutos predados (G=94.095, p=0.0001).

	N	Parasitados	Predados	F	p	U	p
1990	254	0.409±0.484	0.148±0.369	13.91	0.0002	3667.5	0.0012
1991	325	0.351±0.484	0.077±0.304	22.80	0.0001	3808.5	0.0001

Tabla 11: Comparación en el número de semillas intactas por fruto (brood size) en frutos sólo predados por curculiónidos y frutos que además han sido parasitados por calcídidos. Se expresa la media ± 1SD. Los dos grupos se comparan cada año tanto por análisis de varianza ANOVA paramétrico (F) como por la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (U). Para aplicar el análisis paramétrico transformamos previamente las variables como arcoseno ($\sqrt{x+1}$).

En 1990 y 1991, el número de semillas intactas fué significativamente mayor en los frutos predados por gorgojos y parasitados por calcídidos que en los frutos que sólo contenían gorgojos (Tabla 11). De hecho, la presencia de parasitoides en los frutos aumento en ambos años el número de semillas intactas desde aproximadamente 0.1, lo que representa el 3.2% del total de óvulos disponibles, hasta 0.4, lo que representa el 10% de los óvulos disponibles por fruto. La experiencia de exclusión de parasitoides que realizamos en 1992 nos ofreció unos resultados similares a los datos observacionales de los años anteriores. Así, en las plantas no excluidas de parasitoides (tratamiento

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

Control), el número de semillas intactas y potencialmente dispersables por fruto en los frutos predados que fueron posteriormente parasitados por calcídidos fué mucho mayor (1.104 ± 0.857 semillas por fruto; $n=48$ frutos) que en los frutos predados y no parasitados (0.344 ± 0.591 semillas por fruto, $n=294$; $F=59.342$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía). Además, esta disminución en el brood size es debida exclusivamente al efecto de los parasitoides sobre la larva de gorgojo, y no a un comportamiento selectivo de dichos parasitoides eligiendo los frutos con más semillas, ya que el número de semillas inicialmente maduras por fruto no varió entre los frutos predados y parasitados (1.708 ± 0.683 semillas por fruto) y los frutos únicamente predados (1.714 ± 0.711 semillas por fruto; $F=0.003$, $p=0.9801$, $n=342$, ANOVA de una vía).

Como observamos en la Tabla 12, sólo la identidad de la planta y el tamaño de fruto se relacionaron significativamente con el número de semillas que llegan inicialmente a madurar por fruto, no afectando significativamente el tratamiento. Sin embargo, el número de semillas predadas por fruto dependió tanto del tamaño del fruto y la identidad de la planta madre como de la presencia de parasitoides (efecto tratamiento). De hecho, a nivel de planta, hubo diferencia entre tratamientos en el número de semillas predadas por fruto ($F=5.42$, $p=0.048$, $n=10$ plantas), siendo el promedio de semillas predadas por fruto casi el doble en las plantas excluidas de parasitoides (0.615 ± 0.823 semillas predadas por fruto) que en las plantas control (0.304 ± 0.6238). Por este motivo, el promedio del número de semillas viables por fruto de la planta dependió significativamente de la presencia de parasitoides (Tabla 12), siendo mayor en las plantas control (1.17 ± 0.718 semillas por fruto) que en las plantas excluidas de parasitoides (0.917 ± 0.788 ; $F=7.50$, $p=0.029$, $n=10$).

Fuentes variación	gl	S.S.	F-Ratio	p
N. inicial semillas/ fruto				
Planta [tratamiento]	9	15.32123	4.8274	0.00001
Tratamiento	1	1.10258	3.1266	0.07710
Tamaño de fruto	1	151.35538	429.1986	0.00001
N semillas viables/ fruto				
Planta [tratamiento]	9	56.96090	11.9353	0.00001
Tratamiento	1	7.98409	15.0565	0.00010
Tamaño de fruto	1	44.88116	84.6375	0.00001

Tabla 12: Resultado del analisis de covarianza encajado de dos vías para el número inicial de semillas maduras por fruto, y el número final del semillas maduras potencialmente dispersables por fruto despues del ataque de los gorgojos (N semillas viables/fruto. El covariante es Taamaño de fruto. $n=2756$ fruits.

DISCUSION

1) Características ecológicas de la Interacción entre la planta y el curculiónido.

Un primer aspecto que sobresale en el estudio de la interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus es la fuerte variabilidad espacio-temporal que observamos. En primer lugar, existió una fuerte variabilidad en la abundancia de gorgojos entre poblaciones, supuestamente debida a causas externas a la planta. De hecho, las plantas situadas a más de 3000 metros sobre el nivel del mar, pertenecientes a la población C, no fueron atacadas por los curculiónidos, lo que puede ser debido a que el límite superior del área de distribución de éstos si sitúe aproximadamente en esa cota. Además, situándonos a un nivel espacial inferior, las plantas de la población A que pertenecían a la subpoblación de llano tenían una proporción menor de frutos predados que las plantas que crecían sobre el canchal. Por último, incluso a nivel individual hay diferencias en el grado de predación, oscilando entre plantas dentro de una misma población que no fueron afectadas por la predación y plantas que perdieron casi todas sus semillas por la acción de los gorgojos. A nivel temporal, también aparece variabilidad, tanto entre años como dentro de año, a nivel fenológico. Así, las plantas que florecieron tardíamente escaparon con mayor probabilidad al ataque de los gorgojos que las plantas tempranas.

Variabilidad espacio-temporal importante en la intensidad de predación por parte de insectos endofitófagos ha sido mostrado para otras especies de plantas (Janzen 1971b, 1975, Lamp y McCarty 1982b, Lee & Bazaz 1982a, Franson & Willson 1983, Herrera 1984b, Auld 1986, 1991, Solbreck y Sillén-Tullberg 1986a, 1990a y b, Smith 1987, Klinkhamer et al 1988, Molau et al 1989, Jordano et al 1990, Wright 1990, Marquis 1991b). Estas fluctuaciones espacio-temporales en la intensidad de predación de semillas pueden contribuir a generar una variación espacial o temporal en el éxito reproductivo de las plantas (Goldberg 1985, Marquis 1991b, Reader 1991, Reader and Beisner 1991) y beneficiar el desarrollo de una estrategia de escape en el espacio o en el tiempo por parte de éstas (Janzen 1971a y b, Wright 1990). Sin embargo, en el caso de H. spinosa, como en el caso de otras plantas de alta montaña, la capacidad de la planta de escapar a sus predadores en el tiempo se ve limitado por el ciclo reproductivo tan corto que tienen (Molau et al 1989). Esto podría propiciar el desarrollo de otras estrategias de defensas alternativas de tipo mecánicas, demográficas, químicas, etc... Esta variabilidad espacio-temporal tiene adicionalmente consecuencias metodológicas,

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

indicando el error potencialmente cometido cuando la predación de semillas predispersiva es analizada en una sola localidad o en un solo año (Thompson 1982, Franson & Willson 1983).

La correlación negativa tan constante que aparece entre la distancia promedio de la planta huésped a la conespecífica más cercana y la abundancia de gorgojos resulta en una menor capacidad de las plantas distribuidas en alta densidad de escapar de los predadores de semillas, y puede estar originado por el hecho de que Ceutorhynchus llegue a la planta casualmente procedentes de las plantas más cercanas (Price et al 1980, Wright 1983, Brody 1992a), aumentando la probabilidad de un planta de ser atacada por los predadores de semillas a medida que aumenta el número de conespecíficas que la rodean. Adicionalmente, no encontramos relación de tipo densidad-dependencia entre el número de flores por planta y la intensidad de predación de semillas, a pesar de que las plantas mayores estuvieron proporcionalmente menos predadas que las plantas menores. Esto puede ser resultado del denominado efecto de saciación del predador (Janzen 1971a y b, Augspurger 1981, Franson & Willson 1981, Auld & Myerscough 1986, Nilsson & Wästljung 1987, Ashton et al 1988, Wright 1990, Kelly et al 1992), que ocurre cuando el predador sólo puede consumir una cantidad fija de semillas a lo largo de su período de crecimiento (Moore 1978, Brown & Venable 1991), lo que origina una saturación en la capacidad de infección de los curculiónidos cuando el número de flores disponibles aumenta considerablemente. Sin embargo, esta relación densidad independiente también se ajusta al modelo de Platt et al (1974), según el cual los herbívoros con alta capacidad de detección química de sus plantas huéspedes, como es el caso de los curculiónidos en general (Morris 1991) y de las especies del género Ceutorhynchus en especial (Evans & Allen-Williams 1992), no necesitan una gran cantidad de compuestos químicos volátiles para detectar una planta. Esto propicia que las plantas con pocas flores, aunque liberen poca cantidad de sustancias químicas, sean detectadas por los insectos con la misma facilidad que las plantas mayores, no dependiendo la tasa de ataque del número de flores de cada planta (Platt et al 1974). En general, vemos que la probabilidad que tiene una semillas de escapar al ataque de los gorgojos aumenta en plantas con muchas flores que crecen en grupos poco densos. Yo supongo que, uniendo las evidencias de ambos niveles de estudio, el mecanismo que actúa en la interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus es una ovoposición no selectiva por parte de los gorgojos unido a una capacidad limitada de dispersión de los adultos, que encontraran por azar tanto las plantas (beneficiándose así

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

las que están más alejadas) como las flores (beneficiándose las que están dispuestas en plantas con mayor número de ellas). Por lo tanto, la acción de los predadores de semillas está generando una estrategia de floración y fructificación masiva a nivel de individuo, como algunos autores han mostrado para otras especies de plantas (Augspurger 1981), pero no a nivel de población, contradiciendo en este caso los trabajos de estos mismos autores (Augspurger 1981). English-Loeb & Karban (1992) han encontrado un resultado similar al nuestro estudiando el sistema formado por Erigeron glaucus (Compositae) y sus herbívoros, de tal forma que en esta especie la herbivoría producida por insectos aumenta cuando la sincronía de floración entre individuos disminuye. Estos autores no proponen ninguna relación causal clara entre ambos fenómenos, herbivoría y sincronía fenológica, debiéndose tan sólo a la coincidencia temporal en la floración de la mayoría de las plantas y el pico fenológico de la mayoría de las especies de insectos herbívoros. Por el contrario, ambos fenómenos estarían primordialmente controlados por factores ambientales externos.

Ceutorhynchus ovopositó preferentemente en las plantas con flores mayores. Adicionalmente, los frutos donde aparecieron larvas de gorgojos fueron significativamente mayores que los frutos sanos. En H. spinosa existe una correlación entre el tamaño de las flores y el tamaño posterior de los frutos, así como entre este último rasgo y el tamaño y número de semillas por fruto. Por tanto, un gorgojo que ovoposite en las flores mayores asegura una alta probabilidad de que la larva tenga suficiente alimento para completar su desarrollo. Curiosamente, a pesar de su capital importancia en el éxito reproductivo de los insectos predadores de semillas, el efecto que el tamaño de la flor o el fruto tiene en el comportamiento de ovoposición de estos organismos ha sido muy poco estudiado. Brody (1992a, 1992b) ha encontrado un comportamiento similar en Hylemia sp (Anthomyiidae), un predador de las semillas de Ipomopsis aggregata (Polemoniaceae). Esta mosca selecciona las flores mayores para ovopositar, lo que origina que las flores con puesta de este insecto tengan mayor éxito reproductivo que las flores sin puestas.

Sin embargo, todos estos patrones descritos para Ceutorhynchus sobre H. spinosa serían sólo predictores descriptivos de la interacción si, como apuntan Auld & Myerscough (1986), no existiese una correlación potente entre algún estimador del éxito reproductivo de las plantas y la acción de los coleópteros.

2) Efecto de Ceutorhynchus en el éxito reproductivo de la planta.

De los tres componentes del éxito reproductivo medidos, el número de semillas por fruto, la fertilidad femenina y la talla de las semillas, los curculiónidos limitaron sobre todo el primero de ellos. De hecho, los gorgojos redujeron el número promedio de semillas potencialmente dispersadas por fruto maduro de 1.1 (27.5% de los óvulos disponibles por fruto) a 0.1 (2.5% de los óvulos disponibles), originando que casi un 30% de los frutos atacados no contuviesen semillas en su interior. Además, Ceutorhynchus predó de forma selectiva los frutos con mayor número de semillas maduras, lo cual puede estar originado por la selectividad que presenta esta especie sobre el tamaño de las flores y frutos elegidos como lugar de ovoposición (ver apartado anterior). Esto conlleva que, de forma similar a como ha sido mostrado por otros autores (Herrera 1984a y b, Auld y Myerscough 1986, Vaughton 1990, García-Franco et al 1991), la proporción de frutos con pocas semillas maduras en su interior aumente tras la predación de los gorgojos. En general, aunque otros autores han mostrado que las semillas que comparten el mismo fruto con algunas otras semillas escapan mejor a la predación (Garrison y Augspurger 1983, Casper 1988), la alta selectividad que presenta Ceutorhynchus por los frutos de H. spinosa con dos o tres semillas frente a los frutos con una sola semilla provoca que las semillas que han madurado en solitario dentro de un fruto tengan mayor probabilidad de supervivencia a la predación por estos gorgojos. Por lo tanto, la acción de los gorgojos pueden generar un mayor beneficio para las plantas que producen frutos con un número de semillas reducido (Herrera 1984a, Delph 1986). Sin embargo, la producción de frutos con pocas semillas suele ir asociado a diversos costos, entre los que destacan dos: una mayor proporción de tejidos adicionales no reproductivos, como pericarpo, por cada semilla producida (Lee 1988) y una menor capacidad competitiva de las semillas debido al ambiente de maduración más "relajado" al que estuvieron sometidas (Stephenson y Winser 1986). En el caso particular de H. spinosa, el tamaño de las semillas, un factor importante que condiciona la probabilidad de germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas (Gómez, obs. per.), no dependió del número de semillas por fruto, actuando sinérgicamente con el efecto de los gorgojos para beneficiar una estrategia de producción de frutos poco fecundos por parte de la planta.

Adicionalmente al número de semillas por fruto, otro componente del éxito reproductivo que está influenciado por la acción de los gorgojos es el tamaño de las semillas. Ceutorhynchus predó

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

selectivamente las semillas mayores en los tres años que duró el estudio. La predación selectiva de las semillas de mayor tamaño por parte de los predadores invertebrados es un fenómeno que ha sido puesto de manifiesto repetidas veces (Herrera 1984a, Cipollini and Stiles 1991, Messina et al 1991), y puede deberse a que las semillas pequeñas no contenga la cantidad de recursos necesarios para el completo desarrollo de las larvas (Cipollini and Stile 1991). En varias especies de plantas se ha comprobado que el tamaño de las semillas puede llegar a ser un buen predictor del fitness, de tal forma que las plántulas nacidas de las semillas mayores tienen mayor probabilidad de sobrevivir hasta la etapa reproductiva (Howe & Richter 1982, Stanton et al 1984, Silvertown 1987, Haig and Westoby 1988, Krannitz et al 1991, Houssard and Escarré 1991). En el caso de H. spinosa, las semillas mayores germinan en un tiempo mucho más breve después de haber sido plantadas que las semillas más pequeñas, muchas de las cuales no llegan siquiera germinar (Gómez & Zamora en preparación). Teniendo en cuenta el período tan breve que existe en la alta montaña para completar el desarrollo y crecimiento (Bliss 1971, Molau et al 1989), las semillas cuya germinación se produzca en un tiempo más temprano podrán llegar a la época invernal con mayor aprovisionamiento de reservas y sobrevivir mejor durante el invierno que las plantas más pequeñas. Según esto, la predación selectiva sobre las semillas mayores efectuada por los gorgojos tendrá un efecto negativo sobre el éxito reproductivo final de las plantas madres no sólo limitando el número de semillas que serán dispersadas por fruto, sino también la calidad de esas semillas.

La predación predispersiva de semillas llevada a cabo por insectos ha sido mostrada en diversos estudios como uno de los factores principales que limitan el número de semillas total producidas por la planta (Tulisalo et al 1976, Bertness et al 1987), e incluso la capacidad de colonización y establecimiento de las plántulas (Louda 1982a, Louda et al 1989, pero ver Anderson 1989a). Sin embargo, en H. spinosa la acción de los coleópteros sólo explicó durante los tres años de estudio como máximo el 9% de la variabilidad en la fertilidad femenina de las plantas, existiendo sólo en un año una correlación negativa entre estos dos parámetros. Este porcentaje de la variabilidad explicada es mucho menor a la que se ha encontrado en otros sistemas planta-predador de semillas (p. ej. Moore 1978). Nosotros suponemos que esto es debido a que la fertilidad femenina no sólo depende de la proporción de semillas producida por fruto maduro (razón semilla-óvulo), sino también de la proporción de flores produciendo frutos (razón fruto-flor, McDade y Dadvivar 1984, Charlesworth

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

1989, Herrera 1990). Por lo tanto, el efecto de los gorgojos sobre la producción neta de semillas de la planta parece estar contrarrestado tanto por aquellas interacciones que actúen en otra fase del ciclo de vida de la planta, generalmente en la fase de polinización, cuajado y maduración de frutos, como por la abundancia y heterogeneidad espacio-temporal de los gorgojos (Heithaus et al 1982, Jordano 1989, Strauss 1991a, Lalonde & Roitberg 1992) .

En general, vemos que el efecto de los gorgojos no supone una pérdida cuantitativa considerable del potencial reproductivo de la planta. Sin embargo, debido a la selectividad que muestran estos insectos por las semillas más grandes y los frutos más fecundos, originan una pérdida cualitativa importante para la planta, así como modifican fuertemente la estrategia reproductiva de ésta a nivel de fruto. Estas dos consecuencias de la interacción planta-insecto pueden ser suficientes para producir una respuesta ecológica en la planta en la dirección de producción de frutos con pocas semillas en su interior, y podría ser una de las causas principales, a nivel evolutivo, que originara la constante producción por parte de la planta de frutos con sólo una o dos semillas maduras (Zimmerman 1980, Heithaus et al 1984, Wiens 1984, Delph 1986).

3) Relación entre los curculiónidos y el gremio de parasitoides.

En el sistema estudiado anteriormente aparece un tercer nivel trófico compuesto por tres especies de calcídidos. De hecho, aproximadamente un 12% de los frutos predados fueron parasitados por calcídidos, porcentaje que es inferior a los obtenidos en otros sistemas predador de semillas-parasitoides (Moore 1978, Washburn & Cornell 1981, Traveset 1991; pero ver Toy et al 1992), pero que se ajusta bien al patrón observado por Price (1991c) para especies de herbívoros parasitados por 3-5 especies de parasitoides. Adicionalmente, el número de especies de parasitoides que se alimentan de Ceutorhynchus se ajusta bien a los datos mostrados por Hawkins & Gagné (1989) para especies de cecidómidos que se alimentan, al igual que Ceutorhynchus, encerrados en las partes reproductiva de especies de matorral y que exhiben una única generación por año.

La talla de las semillas no influyó en la probabilidad de que un fruto fuese parasitado. Normalmente, los parasitoides de insectos endofitófagos están limitados por el tamaño del fruto o agalla que hospeda a su presa, de tal forma que suelen elegir los frutos o agallas más pequeñas y

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

accesibles para parasitar (Weis y Abrahamson 1985, Weis et al 1985, Price & Clancy 1986, Tschamtker 1992; pero ver Clancy & Price 1987). En nuestro caso concreto ocurrió lo contrario, ya que en ambos años los calcídidos prefirieron parasitar los frutos de mayor tamaño. En la planta estudiada existe una correlación fuerte entre tamaño de fruto y de semilla, de tal forma que los mayores frutos contienen las mayores semillas. Si los frutos de esta planta no alcanzan la dureza y el tamaño suficiente para impedir la penetración del ovopositor del parasitoide, puede ser ventajoso parasitar los de mayor tamaño ya que éstos tendrán mayor probabilidad de albergar larvas bien alimentadas. El parasitoide podrá elegir los frutos que sin ser inaccesibles tengan una probabilidad elevada de contener larvas de gorgojos bien alimentadas (Kouamé & Mackauer 1991, Rosenheim & Rosen 1992). De hecho, el único rasgo que parece influir en la mortalidad de las larvas de gorgojos es el tamaño de las semillas (Gómez & Zamora en preparación), altamente correlacionado con el tamaño global del fruto. Clancy & Price (1987), estudiando un sistema tritrófico en el que dos especies de parasitoides, Bracon angelesius (Hymenoptera: Braconidae) y Pteromalus sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitan agallas de Pontania sp (Hymenoptera: Tenthredinidae) desarrolladas sobre Salix lasiolepis (Salicaceae), observaron, que al igual que en nuestro sistema, los parasitoides preferían parasitar las agallas más grandes. Estos autores también supusieron que la causa de este comportamiento paradójico está relacionada con el hecho de que las agallas grandes alberguen larvas "mejores" (Clancy & Price 1987).

No hubo densidad dependencia entre la abundancia de gorgojos y la razón de parasitismo, a pesar de la distribución contagiosa y la estabilidad temporal de la población de gorgojos. Determinadas características del sistema —crecimiento oculto de las larvas de curculionido en el interior de los frutos (Stiling 1987, Cappucino 1992), la relativa baja tasa de predación de frutos y la gran abundancia de frutos por planta, gran heterogeneidad espacio-temporal en los niveles de abundancia del gorgojo (Comins et al. 1992, Redfern et al. 1992)— parecen dificultar la capacidad de los parasitoides de encontrar a sus presas, incrementando el tiempo de búsqueda del predador y evitando la aparición de relaciones densidad-dependencia (Lessell 1985). Esta relación de independencia entre la abundancia de herbívoros y los parasitoides está bastante extendida en la naturaleza (Stiling 1987, 1988, Stiling et al 1991, Hawkins 1992). No obstante, a pesar de la ausencia de cualquier tipo de relación densidad dependiente, los parasitoides representan una causa de mortalidad potente para algunas poblaciones de herbívoros (Jervis & Kidd 1986, Stiling 1987). De

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

hecho, cuando nosotros excluimos a los parasitoides de Ceutorhynchus, el porcentaje de frutos predados (que corresponde al número de larvas de gorgojo) aumentó desde un 20% a un 43%. Estos resultados indican por tanto que la presencia de calcídidos influye de forma inmediata en la dinámica de población de los gorgojos. Nosotros pensamos que este incremento puede ser debido a que al excluir a los calcídidos eliminamos no sólo la muerte por ovoposición de una proporción de larvas de gorgojos sino también por predación directa de un considerable número de larvas. De hecho, muchas especies de parasitoides himenópteros, antes de ovopositar en un huésped determinado, mata muchos otros para absorber su hemolinfa que sirve como reserva nutricional para los huevos de los parasitoides (parasitoides anhidrópicos no concurrentes, sensu Jervis & Kidd 1986).

Mecanismos top-down como el descrito arriba, en los cuales la población de herbívoros está parcialmente controlada por sus predadores, aunque teóricamente plausibles, han sido escasamente evidenciados en sistemas terrestres (Andrewartha & Birch 1984, Hunter & Price 1992, Strong 1992). De hecho, Hawkins (1992) ha indicado que la base de datos empírica existente en la actualidad muestra que el mecanismo regulador preponderante en las redes tróficas parasitoide-herbívoro es de tipo bottom-up (donor control). No obstante, algunos trabajos de campo sugieren que los parasitoides pueden controlar a las poblaciones de presas. Por ejemplo, los parasitoides son una causa de mortalidad importante para los tefrítidos agallícolas de Solidago spp. (Stinner & Abrahamson 1979, Abrahamson et al 1983, Rothman & Darling 1990, 1991). Análogamente, el parasitismo por hongos y calcídidos son los factores de mortalidad clave para diversas de cinípidos agallícolas (Wasburn & Conell 1981, Taper et al 1986). Encarsia partenopea (Aphelinidae) controla el tamaño poblacional de su huésped, Siphoninus phillyrea (Aleyrodidae) de una forma bastante efectiva (Gould et al. 1992). En un sistema similar al nuestro, la acción de Anisopteromalus calandrae (Pteromalidae) limita la abundancia poblacional de Sitophilus oryzae (Curculionidae) sobre plantas de trigo (Press & Mullen 1992). Incluso a nivel evolutivo, Clancy & Price (1986) suponen que los parasitoides son los determinantes de la fenología de ovoposición de Pontania sp., un tentredínido agallícola de Salix lasiolepis. En nuestro sistema, los datos experimentales sugieren que la efectividad de los parasitoides controlando la población de gorgojos es mayor de lo que se deriva de los datos meramente observacionales, y que la talla poblacional de Ceutorhynchus está parcialmente controlada por sus predadores.

Interacción entre H. spinosa y Ceutorhynchus

Cuando integramos las interacciones binarias descritas anteriormente (gorgojo-planta y parasitoides-gorgojo), encontramos un efecto indirecto de los parasitoides sobre la interacción entre la planta y el gorgojo. El gremio de parasitoides indirectamente afectó a la planta tanto influyendo en la abundancia de gorgojos ("trophic linkage" sensu Huang & Sib 1987) como influyendo en el comportamiento de las larvas parasitadas ("Behavioural indirect effect" sensu Huang & Sib 1987). El trophic linkage supuso que las plantas excluidas de parasitoides tuvieran una mayor presión de predación global que las controles. En este caso, el beneficio de los parasitoides sobre la planta se debe principalmente a las fuerzas top-down que actúan entre el tercer y el segundo nivel trófico. Por otra parte, el efecto conductual indirecto conllevó que, durante los tres años, los frutos predados y no parasitados tuvieran un número de semillas significativamente menor que los parasitados. Esta acción indirecta puede deberse a que la larva de los gorgojos interrumpen inmediatamente su actividad destructiva dentro del fruto cuando son paralizadas por los parasitoides, lo parece ocurrir en un estadio temprano de su desarrollo, posibilitando que una gran proporción de semillas no sean predadas. Por lo tanto, los parasitoides incrementan el éxito reproductivo de la planta por medio de mecanismos poblacionales y de comportamiento. Esta relación de tipo facilitación indirecta (sensu Vandermeer et al 1985) puede ser considerada como un mutualismo indirecto verdadero ya que tanto las plantas como los parasitoides salen beneficiados de la relación (Cushman & Beattie 1991). La planta obtiene un aumento de fitness debido a la acción de los calcídidos (sobreviven más semillas por fruto para la dispersión), y los parasitoides obtienen nutrientes y energía de la planta (la larva de gorgojo). Con una base energética mínima, el resultado mutualista de esta interacción se expresa mejor en unidades genealógicas que energéticas.

*INTERACCION ENTRE LA
CUSCUTA Y H. spinosa*

INTRODUCCION

Casi la totalidad de las investigaciones realizadas sobre interacciones interespecíficas han centrado su atención en fenómenos de competencia, depredación y, recientemente, mutualismo (Thompson 1982, 1988, Boucher 1985, Addicott 1986, Howe & Westley 1988). Por el contrario, el parasitismo, aunque ubicuo, no ha sido ecológicamente estudiado con tanta intensidad (Minchella & Scott 1991), a pesar de que puede constituir una fuerza tan importante como las interacciones anteriormente citadas regulando las poblaciones de plantas y animales (Hochberg et al 1990) o estructurando las comunidades (Toft 1986, Holmes & Price 1986). La mayoría de los estudios que existen sobre ecología del parasitismo han sido realizados con interacciones entre animales (helminthos, Holmes 1983, Le Brun et al 1992; artrópodos, Price 1980, 1984), entre virus y animales (mixomatosis, May & Anderson 1983), entre virus y bacterias (Bull et al 1991) o entre hongos y plantas (Barret 1983, Burdon 1985, Borowicz & Juliano 1991, Michalakis et al 1992). Sin embargo, la interacción que surge entre una angiosperma parásita y su huésped ha sido muy pocas veces estudiada desde un punto de vista ecológico-evolutivo (Atsatt 1970, Herrera 1984d, 1985, 1988a, 1988b, Reid 1989, 1992, Gehring & Whitman 1992), a pesar de que el 1% de las especies de angiospermas, repartidas entre quince familias (Santalaceae, Loranthaceae, Eremopidaceae, Orobanchaceae, Olacaceae, Myzedendraceae, Hydnoraceae, Lennonaceae, Krameriaceae, Lauraceae, Balanophoraceae, Viscaceae, Rafflesiaceae, Scrophulariaceae y Cuscutaceae; Kuijt 1969, Reid 1991), poseen hábitos parásitos (Press et al 1991).

Una de las características de los parásitos más ampliamente aceptadas es que afectan de forma directa a la adecuación de sus huéspedes, reduciéndoles la probabilidad de supervivencia o limitándoles el éxito reproductivo (Hamilton & Zuk 1982, Augspurger 1984, Minchella & Scott 1991, Folstad & Karter 1992, Reid 1992). Sin embargo, la relación que se establece entre un parásito y su hospedador es generalmente mucho más compleja, debido a que evolutivamente es bastante más beneficioso para el parásito llegar a hacerse inocuo (Bull et al 1991). De este modo, un parásito puede evolucionar reduciendo o incluso perdiendo su virulencia y comportándose realmente como un comensalista del hospedador (May & Anderson 1983, Bull et al 1991). Probablemente, algunas interacciones mutualistas actuales se han originado según este mecanismo a partir de parasitismos (Thompson 1982). También puede existir un efecto de disminución de la virulencia a nivel

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

poblacional, ligado a fenómenos densidad-dependiente. Según este modelo, una población de parásito puede no resultar muy perjudicial para la especie hospedadora mientras se mantenga en abundancia moderada (May & Anderson 1983). Por otra parte, la virulencia o el efecto negativo de un parásito puede cambiar con la edad o la distribución espacial del hospedador, creándose un mosaico espacio-temporal en el efecto del parásito sobre el huésped (Burdon & Jarosz 1991, Jarosz & Burdon 1991). Poblaciones de plantas de diferentes sitios a menudo exhiben marcadas diferencias en el nivel de resistencia a determinadas especies de hongos patógenos (Burdon 1985). Este tipo de situaciones heterogéneas se denominan pleiotrópicas, y actualmente empieza a pensarse que son relativamente abundantes en la naturaleza (Thompson 1988, Michalakis et al 1992). Como corolario a la idea de la ventaja evolutiva de la inofensividad de parásito, aquellas especies con una larga historia de parasitismo por parte de un parásito determinado supuestamente sufrirán menos el parasitismo que aquellas otras recientemente parasitadas (Burdon 1985). La mayor evidencia que se posee acerca de la idea de ventaja evolutiva de reducir la virulencia está relacionada con el origen de la célula eucariótica con mitocondria, plastidios y undulipodios. Actualmente se piensa que estos tres orgánulos derivan de tres tipos de bacterias originariamente parásitas que llegaron a establecer con su huésped una relación simbiótica de interdependencia obligada (Margulis 1985).

Derivado de que las especies y los individuos normalmente no viven aisladas en la naturaleza, los parásitos pueden provocar el surgimiento de efectos indirectos entre su hospedador y otras especies de la misma comunidad que interactúan con él (Price et al 1986, Hochberg et al 1990). Un ejemplo clásico en parasitología se ha centrado en la capacidad que tiene un parásito de ciclo de desarrollo multiespecífico de alterar el comportamiento de un hospedador intermedio para que sea fácilmente predado por su hospedador definitivo (Combes 1991). Análogamente, los parásitos también pueden provocar efectos indirectos en los regímenes de competencia que mantiene su hospedador con otras especies u otros individuos de la misma especie no afectados por el parásito (Price et al 1986, Hochberg 1991, Minchella & Scott 1991). El parasitismo también puede afectar a interacciones de carácter mutualistas. De hecho, Gehring & Whitman (1992) encontraron una correlación negativa entre la abundancia de un muérdago parásito de Juniperus monosperma y la abundancia de hongos que se asocian mutualísticamente con este enebro. Por lo tanto, el parasitismo como interacción posee importancia desde un punto de vista ecológico, no sólo por su

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

propia existencia, sino también por las alteraciones que puede producir en el resultado de las restantes interacciones ecológicas.

Evolutivamente, algunos de los caracteres morfológicos o ecológicos exhibido por determinadas especies pueden ser realmente exaptaciones producidas por la presencia de patógenos o parásitos que mediatizan el resultado de interacciones ecológicas intra- o interespecíficas. Por ejemplo, Hamilton & Zuk (1982) propusieron una hipótesis en la que se pretende explicar el desarrollo de caracteres sexuales secundarios extravagantes y aparentemente inservible para el macho portador como fruto de un genotipo que adicionalmente confiere a dicho macho gran resistencia a los parásitos. Mediante un mecanismo de selección sexual en el que las hembras eligen a los machos más resistentes a los patógenos, el parasitismo mantiene de forma indirecta la existencia de estos caracteres sexuales (Folstad & Karter 1992). En las interacciones que mantiene las plantas con los animales también pueden aparecer caracteres exaptados con respecto a la función que cumplen actualmente y que fueron originalmente "pensados" para interactuar con los parásitos. Por ejemplo, algunos autores han sugerido que los compuestos secundarios de las plantas se originaron como respuestas a los patógenos, a pesar de que actualmente sirvan también para limitar el ataque de los herbívoros (Krischik et al 1991). De forma similar, la defensa frente a hongos ha sido considerada por Beattie et al (1984, 1985) la verdadera función y la posible causa del origen de las glándulas metapleurales en las hormigas, aunque indirectamente inhiban la germinación de los granos de polen, alterándose radicalmente el resultado de la interacción mantenida por las especies de hormigas florícolas y las plantas visitadas por ellas (Peakall et al 1991).

Como resultado de las dos ideas anteriormente desarrolladas, la ventaja evolutiva de la inofensividad del parásito y el surgimiento de interacciones indirectas, podemos suponer que el efecto que tiene un parásito sobre la adecuación de su hospedador puede depender del tiempo que lleve establecido el sistema hospedador-parásito y del conjunto de interacciones interespecíficas que soporte dicho hospedador.

En este capítulo analizo la interacción que surge entre H. spinosa, una planta parásita del género Cuscuta que interactúa con ella y el resto de especies que afectan de forma directa a la adecuación de la planta hospedadora. Los principales objetivos son: 1) cuantificar la magnitud de infección por cuscuta que padece H. spinosa, así como la variabilidad espacio-temporal de la

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

interacción; 2) analizar los efectos directos que ejerce la presencia de cuscuta en el éxito reproductivo de la planta hospedadora; 3) estudiar el surgimiento de posibles efectos indirectos entre la presencia de cuscuta y el éxito reproductivo de la planta hospedadora; y 4) integrando los efectos directos e indirectos, analizar el papel que juega la presencia de cuscuta en la adecuación de H. spinosa.

Historia natural y biología floral de Cuscuta epithymun.

Las especies del género Cuscuta son por lo general hierbas trepadoras filiformes que crecen sobre plantas vasculares (Heywood 1985). Son parásitos parciales pues, aunque dependen exclusivamente del huésped para la obtención de agua y carecen completamente de hojas, sus tallos contienen clorofila y pueden realizar la fotosíntesis (Daubenmire 1979). Cuscuta epithymun (Cuscutaceae, Cuscuta en lo sucesivo) es una especie parásita de origen europeo que actualmente se encuentra distribuida en casi todo el mundo (Kuijt 1969). En Sierra Nevada puede distribuirse hasta los 2600 m s.n.m., llegando incluso a colonizar esporádicamente zonas situadas a más de 3000 metros de altitud. Esta especie ha sido observada parasitando a individuos de Genista baetica, Eryngium glaciale, Campanula hermenii, Carduus carlinoides, Thymus serpyllifolius y Hormathophylla spinosa. Las semillas germinan aproximadamente al principio de la primavera, a finales de Mayo a una altitud de 2600 m, cuando aún no hay ninguna planta huésped en flor. Al principio estas plantas llevan una vida no parásita, alimentándose probablemente de los recursos acumulados tanto en el endospermo como en el embrión de las semillas (Lyshede 1992). Sin embargo, empiezan pronto a desarrollar haustoria sobre los huéspedes que encuentra, absorbiendo los nutrientes del tejido vascular de aquél (Kuijt 1969). Aparentemente las especies de cuscutas son capaces de elegir los huéspedes de mejor calidad, basándose en determinados compuestos químicos, como algunos flavonoides (Kelly 1990, 1992). Sobre H. spinosa, el crecimiento de la cuscuta se hace muy lentamente, cubriendo al huésped casi completamente sólo al final de su período de floración. En este momento, la cuscuta empieza a florecer, resultando en un desplazamiento temporal entre la floración del huésped y la del parásito. Cada planta puede tener cientos de flores abiertas a la vez. Las flores de esta especie de cuscuta son pequeñas, de 2.29 ± 0.26 mm de diámetros ($n=76$), y contiene normalmente cuatro óvulos (Kuijt 1969). Debido a la morfología de la planta huésped, la totalidad de los haustoria que crea la cuscuta sobre H. spinosa lo hace directamente sobre inflorescencias del individuo parasitado.

MATERIAL Y METODOS

1) Descripción del gremio de polinizadores de la cuscuta

El gremio de polinizadores de Cuscuta fue cuantificado en seis ejemplares que crecían sobre otros tantos ejemplares marcados de H. spinosa situados junto al río San Juan, a 2500 m altitud, mediante la realización de 30 censos de cinco minutos de duración en cada uno de ellos a lo largo del período de floración de la planta parásita (del 7-VIII hasta el 13-VIII). En total, realizamos 900 minutos (15 horas) de observación neta repartidos homogéneamente entre cada cuscuta marcada. El hecho de que la cuscuta crezca sobre otras plantas entomófilas puede originar que sean censados insectos sobre cuscuta que realmente venían a las flores de la planta huésped. Sin embargo, en nuestro caso particular, esto no ocurrió debido a que la cuscuta empieza a florecer en la zona de estudio justo después de que H. spinosa, su huésped, haya terminado el período de floración. De todas formas, sólo fueron censadas las especies de insectos cuyos individuos eran observados alimentándose en las flores de la planta parásita. La abundancia de polinizadores se expresa como número de insectos por cinco minutos (o censo) y planta. Esta variable fue logarítmicamente transformada previamente a los análisis estadísticos (Sokal & Rohlf 1981). Las medias entre planta en abundancia de insectos fue contrastada mediante un análisis de varianza paramétrico. Sin embargo, debido a los problemas derivados de usar el estadístico F de Snedecor para estudiar la variabilidad entre muestras (Van Valen 1978), utilizamos también el test de Levene para variación relativa, que contrasta específicamente los coeficientes de variación de cada muestra.

2) Patrón y magnitud de la infección de cuscuta sobre H. spinosa.

Durante los cuatro años que duró el estudio (1988-1991), hemos observado el patrón espacial y la magnitud de infección de Cuscuta sobre H. spinosa, usando las plantas de esta última especie marcadas (ver primer capítulo para el diseño de muestreo). Cada año realizábamos numerosas visitas periódicas a estos individuos, debido a que estábamos realizando investigaciones paralelas sobre ellos, y anotábamos la presencia o ausencia de cuscuta en cada uno de ellos, así como el porcentaje de superficie cubierta por la cuscuta, en caso de que existiera. En 1991, para adquirir una visión más amplia del patrón espacial de infección de la cuscuta, muestreamos 694 plantas a 2500 m s.n.m., en

tres poblaciones adyacentes a la población B, así como todos los individuos localizados en la zona de la población C, (1000 plantas).

Para analizar el patrón espacio-temporal de infección de la cuscuta hemos realizado una prueba de contingencia multivariante con interacción, en el que consideramos como variable dependiente, la presencia o ausencia de cuscuta, y como efectos principales el año de muestreo (4 niveles) y la población de plantas huéspedes (3 niveles, utilizando sólo las plantas huéspedes marcadas). En primer lugar, contrastamos la bondad del modelo multivariante observado realizando el ajuste de los datos mediante un proceso de estimación iterativo. Con este proceso hallamos el estadístico (o prueba de bondad) denominado razón logarítmica de verosimilitud (G^2), cuya significación cuantificamos mediante una chi cuadrado (LogLikelihood-ratio C^2 , Sokal & Rohlf 1983). Esta prueba considera como hipótesis nula la independiencia de los dos efectos tomados en conjunto sobre la variable dependiente (Dixon 1990). La proporción de incertidumbre explicada por el modelo (R^2) se halla dividiendo G^2 por el valor logarítmico de verosimilitud del coeficiente de contingencias (C), que es el valor de verosimilitud hallado sin iteración y suponiendo que no existen efectos en el modelo construido (procedimiento JMP, SAS Inc., 1985). A continuación contrastamos la significación de cada efecto (año y población), así como de la interacción entre ellos, mediante una chi cuadrado de Wald (procedimiento JMP, SAS Inc., 1985), que considera la hipótesis nula=0 cuando existe independiencia de cada factor con la variable dependiente.

3) Características ecológicas de la interacción.

El 21 de Agosto de 1991, marcamos 7 individuos de H. spinosa parasitados por cuscuta, en una población situada a 500 metros de la población B. Estos individuos fueron caracterizados usando el mismo diseño de muestreo que en los individuos no parasitados. Para ello, determinamos el tamaño de la planta (eje mayor y eje menor), la densidad de inflorescencias, el número de flores por inflorescencia, el diametro, color floral y el número de estambres en cada flor de la misma forma que en las plantas sanas de la población adyacente (ver Gómez [1991] para una detallada descripción de las técnicas de muestreo). La caracterización del gremio de polinizadores que visitaron las flores de estas plantas parasitadas se realizó también usando el mismo protocolo de muestro que en las plantas sanas. De esta forma, realizamos un total de 112 censos de un minuto de duración a las 7 plantas con

cuscutas (16 censos por individuo) a lo largo de toda su floración. Sólo fueron anotados los insectos que inequívocamente visitaban las flores de H. spinosa.

4) Reducción del éxito reproductivo de las inflorescencias de H. spinosa debido a la presencia de cuscuta.

Para ver como afecta la presencia de Cuscuta al éxito reproductivo de los frutos de H. spinosa, recogimos en 1990 inflorescencias de la planta huésped de la siguiente manera: 10 inflorescencias en contacto directo con cuscuta y pertenecientes a dos individuos con un 10% de su superficie cubierta con cuscuta (5 inflorescencias por individuo), y 10 inflorescencias más sin contactar directamente con cuscuta. El protocolo se repitió con dos individuos cubiertos el 30% de su superficie, dos cubierto el 60% y dos cubiertos el 100%. El diseño de muestreo, conllevó en total la recogida de 80 inflorescencias de la siguiente forma: 40 en contacto directo con cuscuta y 40 sin contactar, o bien, 20 pertenecientes a individuos cubiertos por cuscuta un 10% de su superficie, 20 a individuos cubierto un 30%, 20 a individuos cubierto un 60% y 20 pertenecientes a individuos cubierto un 100% (Figura 1). Esto nos permitió ver el efecto de la cuscuta, aislando parcialmente el efecto del resto de los organismos interactuante, sobre el éxito reproductivo de los frutos de H. spinosa, así como desarrollar una estrategia de muestreo para 1991.

Como observamos en la figura 1, el muestreo tiene un diseño complejo que origina que sea perfectamente plausible utilizar diversos tipos de análisis de varianza para el estudio del efecto de la cuscuta en el éxito reproductivo de los frutos de H. spinosa. Los dos principales factores que interesan controlar con respecto a la producción de semillas son la magnitud de parasitismo de cada planta y el contacto de cada inflorescencia con los haustoria de la planta parásita. El muestreo posibilita la ejecución de un análisis factorial de varianza de dos vías. Sin embargo, existen dos hechos que debilitan la posible solución ofrecida por este tipo de prueba estadística. En primer lugar, las inflorescencias están cogidas en los mismo individuos, lo que puede conllevar la no independencia de las muestras, y el surgimiento de fenómenos de pseudoreplicación (Hurlbert 1984, Hairston 1989). En segundo lugar, la propia identidad de las plantas puede afectar a la producción de semillas por fruto, independientemente de la presencia o ausencia de cuscuta (ver capítulos anteriores). Por estos motivos, decidimos introducir en los análisis estadísticos la planta de la

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

que se habían recogido las inflorescencias. Debido al tipo de muestreo y al carácter secundario de esta nueva variable, utilizamos un análisis de varianza encajado en el que la planta se consideraba encajada dentro de los distintos niveles de "magnitud de parasitismo", manteniendo las dos primeras fuentes de variación con carácter factorial (Sokal & Rohlf 1981, Zar 1984, Dowdy & Wearden 1985). En capítulos anteriores hemos visto que el tamaño de los frutos de la planta huésped, que puede depender de bastantes factores externos a la planta parásita, afecta al número de semillas producidas por fruto. Por este motivo, en el análisis anterior introducimos esta nueva variable regresora como covariante. Consecuentemente, para cada variable dependiente estudiada en este apartado, ejecuté un análisis de covarianza encajado de tres vías. Sin embargo, en algunos casos, el empleo de este nuevo análisis estadístico no aumentó el porcentaje de variabilidad explicada de cada variable dependiente ni alteró las relaciones de cada efecto principal con ella. En estos casos particulares decidí mostrar exclusivamente el análisis factorial de dos vías. Transformamos todas las variables como $\log(x+1)$ (Zar 1984).

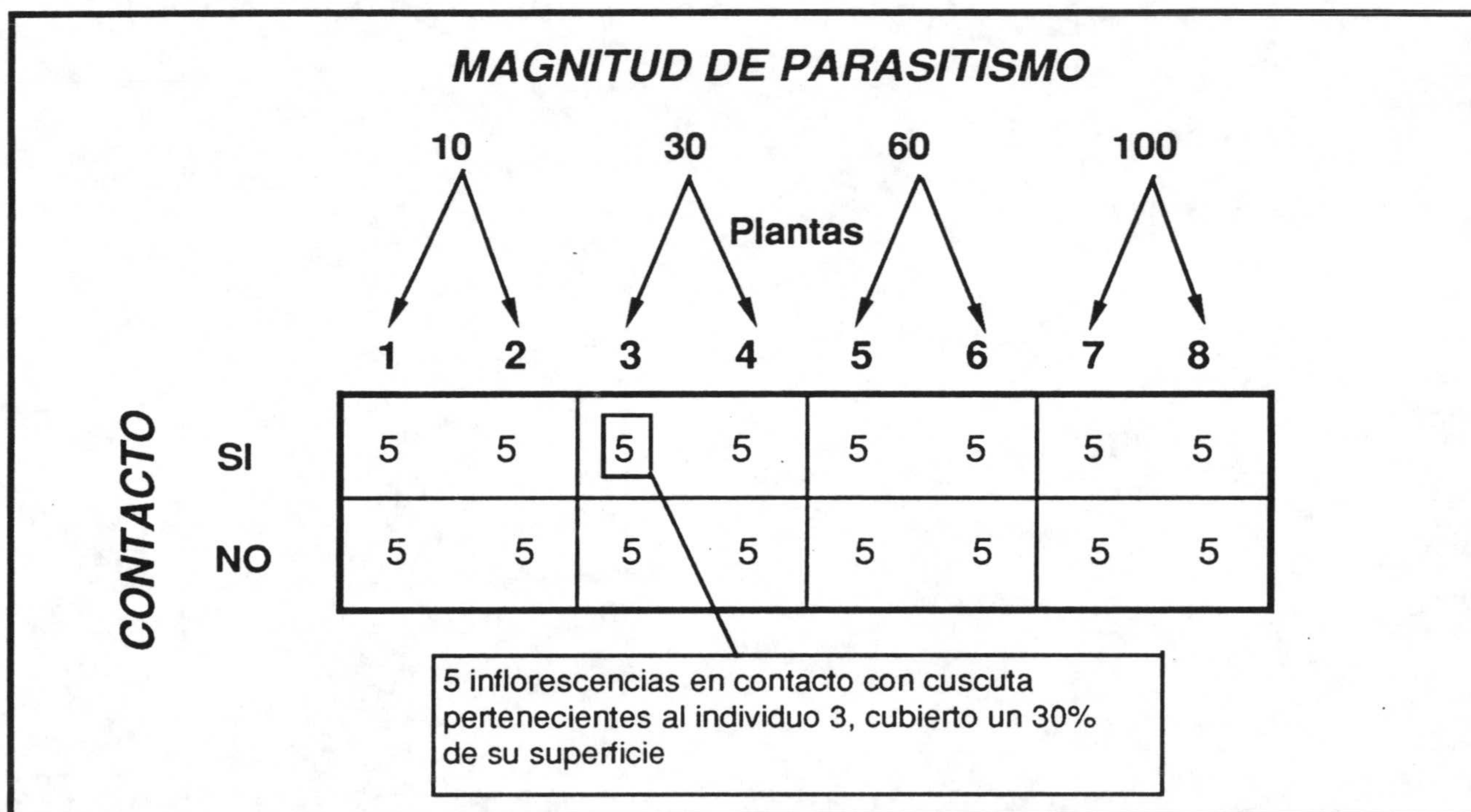


Figura 1. Diagrama esquemático del protocolo de muestreo utilizado para hallar la relación entre el éxito reproductivo de los frutos y la presencia de cuscuta. Los dos factores principales son la magnitud de parasitismo, medida como porcentaje de cada planta cubierta por cuscuta, y el contacto de cada inflorescencia con un haustorium de la planta parásita. En total se muestrearon 8 plantas, dos pertenecientes a cada categoría de magnitud de parasitismo. En cada planta fueron recogidas 10 inflorescencias.

5) Influencia de las cuscutas en el éxito reproductivo global de H. spinosa: efectos indirectos.

En este apartado pretendemos ver como afecta la presencia de cuscuta a la fertilidad femenina de H. spinosa, y que interacciones surgen entre la cuscuta, la planta y el resto de organismos interactuantes con ella. Para esto, utilizamos los siete individuos parasitados descritos en el apartado "Características ecológicas de la interacción". Todos estos individuos estaban cubierto más de un 60% de su superficie por cuscuta, nivel de parasitismo que comprobamos durante 1990 como aconsejable para apreciar el efecto de la cuscuta (ver apartado anterior). Al principio de la floración, marcamos diez inflorescencias en cada uno de ellos, contando el número de capullos florales iniciales. Estas inflorescencias fueron marcadas independientemente de que estuvieran en contacto directo con la planta parásita o no, debido a que el estudio preliminar realizado en 1990 demostró que este factor no es importante en determinar el éxito reproductivo de las mismas (ver apartado anterior). Mediante muestreos periódicos, determinábamos el número de capullos, flores o frutos perdidos, dependiendo de la fenofase en la que estuviese el individuo, anotando además el agente causal de dicha pérdida. En total, pudimos diferenciar el efecto de los herbívoros florales, de los pardillos, de la cabra montes, y los efectos "intrínsecos", principalmente aborto de flores y aborto de frutos.

Al final del período de fructificación, recogimos una muestra de frutos de cada uno de estos individuos marcados, registrando el número de semillas maduras por cada uno y la incidencia de los curculiónidos predadores de semillas. En total fueron examinados 174 frutos pertenecientes a éstos siete individuos.

Este mismo diseño de muestreo fué empleado en 5 individuos de H. spinosa sanos adyacentes a los siete anteriores, que fueron utilizados como control. En total, marcamos en este segundo grupo de plantas 50 inflorescencias con el objeto de ver la proporción de flores produciendo frutos y examinamos en el laboratorio 414 frutos para estudiar el número de semillas promedio.

Para asegurar la independencia de las observaciones hemos utilizado cada planta como unidad de muestreo en todos los análisis (Hairston 1988). Por esta razón, la comparación entre estos dos grupos de plantas en las diversas estimas del éxito reproductivo y en los factores que provocaron su disminución se llevo a cabo mediante estadísticos no paramétricos (test de Mann-Whitney, Siegel 1959).

6) Efecto retardado de la cuscuta sobre H. spinosa

Para poder analizar el posible efecto que tiene la cuscuta sobre el éxito reproductivo de H. spinosa, en 1992 marcamos seis de los individuos parasitados por cuscuta estudiados en 1991. En cada uno de ellos marcamos 5 inflorescencias al principio de floración y registramos el número de frutos producidos al final del período de floración. Con el mismo protocolo, marcamos 3 de los individuos control utilizados el año anterior. En total teníamos en 1992 marcadas 30 inflorescencias de individuos cuscutados en 1991 y 15 inflorescencias control. Tan sólo uno de los cuscutados en 1991 tuvo cuscuta en 1992, y sólo el 10% de su superficie, por lo que puede ser considerado sin importancia.

Los parámetros medidos entre grupos son básicamente la producción de frutos y la intensidad de herbivoría por cabra padecida por cada planta, los dos factores más importantes en 1991. Debido al reducido tamaño de muestra, en este apartado se utilizan las inflorescencias como unidades estadísticas.

RESULTADOS

1) Gremio de polinizadores de Cuscuta epithymun.

Las flores de cuscuta fueron visitadas durante 1991 sólo por cuatro especies de insectos pertenecientes a los órdenes Diptera e Hymenoptera, representando Proformica longiseta el 96.5% del total de visitas (Tabla 1). Todas las especies de polinizadores de cuscuta han sido observadas visitando flores de su planta huésped, Hormathophylla spinosa.

ESPECIES DE INSECTOS	NºIndiv/10 min/planta	Porcentaje
<u>Proformica longiseta</u> (Formicidae)	1.511	96.47
<u>Andrena niveata</u> m. (Andrenidae)	0.011	0.77
Eumenidae sp2	0.033	2.13
<u>Protocalliphora azurea</u> (Calliphoridae)	0.011	0.77
Total	1.566	100.00

Tabla 1. Abundancia de los distintas especies de insectos que visitaron las flores de Cuscuta epithymun durante 1991. Se expresa la abundancia en número de insectos por 10 minutos y por planta, y el porcentaje que cada especie representa frente al total.

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

La abundancia media de insectos por censo y planta fué de 0.789 ± 0.78 , oscilando entre plantas con 0.100 insectos por censo y plantas con 2.133 (Tabla 2). Como consecuencia, aparece una diferencia entre plantas estadísticamente significativa en la abundancia de polinizadores ($F=34.205$, $gl=5,174$, $p=0.0001$, Análisis de varianza de una vía). Por el contrario, no existió diferencias entre plantas en la variabilidad de polinizadores censados por censo ($F=1.552$, $gl=5,174$, $p=0.176$, Análisis de variación relativa de Levene). Las distribuciones de abundancia de insectos están sesgadas a la derecha (sesgo > 0) para todas las plantas. Sin embargo, sólo en dos de ellas, las distribuciones son leptocúrticas (curtosis < 0). Como se observa en los valores máximos de los rangos, en ningún censo se contaron más de 5 insectos sobre la misma cuscuta.

Cuscuta	N	Media	SD	SE	Rango	Curtosis	Sesgo
1	30	1.167 ^a	0.791	0.145	0-3	-0.567	0.126
2	30	2.133 ^b	1.167	0.213	0-5	0.168	0.136
3	30	0.900 ^a	0.803	0.147	0-2	-1.376	0.179
4	30	0.100 ^c	0.305	0.056	0-1	5.111	2.667
5	30	0.300 ^c	0.596	0.109	0-2	2.116	1.809
6	30	0.133 ^c	0.434	0.079	0-2	10.330	3.318

Tabla 2. Estadística de la abundancia de insectos por cinco minutos en cada cuscuta marcada. "N" indica el número de censos efectuados, "SD" y "SE" son la desviación típica y el error típico de cada media. Se expresan también los valores del rango, curtosis y sesgo de las distribuciones de insectos por censo para cada planta. Las medias seguidas por diferentes letras son distintas entre sí a $p < 0.05$ mediante un test a posteriori de la F de Scheffe.

2) Patrón y magnitud de la infección de cuscuta.

Cuscuta epithymun parasitó a las plantas huéspedes marcadas a partir de 1990, apareciendo sólo en las poblaciones A y B (Fig 1). El máximo porcentaje de infección ocurrió en 1990, infectando a un 20% de las plantas marcadas en la población B y a un 15% en la población A (Tabla 3). En 1991 este porcentaje se redujo a un 3-5% de infección. Para poder obtener una apreciación más exacta de la magnitud de infección de cuscuta, estudiamos plantas de H. spinosa no marcadas, tanto en la

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

población B como en la población C. En total el 6% de las plantas de la población B (n=694) estaban infectadas por cuscuta. En la población C, de las 1000 plantas visitadas, ninguna estaba parasitada.

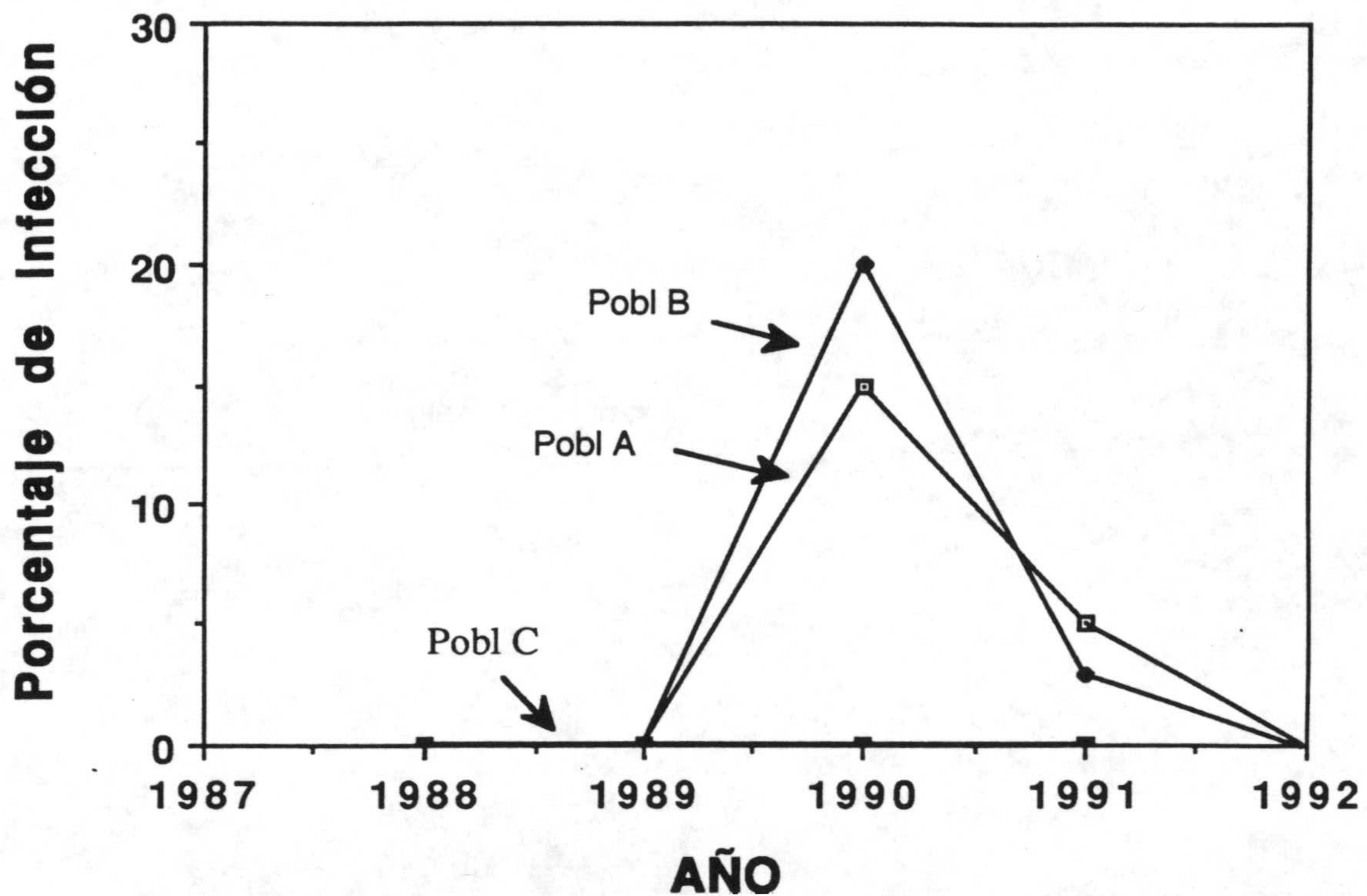


Figura 2. Porcentaje del total de los individuos de H. spinosa marcados a lo largo del período de estudio que estaban parasitados por cuscutas. N= 40 plantas en la población A y 30 plantas en la población B.

	Población A		Población B		Población C	
	Nº Plant.	Par. (%)	Nº Plant.	Par. (%)	Nº Plant.	Par. (%)
1988	40	0	30	0	30	0
1989	40	0	30	0	30	0
1990	40	6 (15)	30	6 (20)	30	0
1991	40	2 (5)	30	1 (3.33)	30	0
			70	19 (2.14)		
			246	12 (4.88)		
			378	10 (2.64)		
			694	41 (5.91)		

Tabla 3. Magnitud de la infección de Cuscuta epythimun sobre Hormathophylla spinosa. Nº Plant.: Número de plantas de H. spinosa muestreado por año y población. Par.: Número de plantas de H. spinosa parasitadas por cuscuta cada año. Entre paréntesis se muestra el porcentaje que representan las plantas infectadas con respecto del total del plantas muestreadas.

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

El modelo construido utilizando la presencia-ausencia de cuscuta como variable dependiente y la población o el año como efectos independientes se separa significativamente de los valores esperados ($G^2= 19.72$, $C^2= 39.44$, $p<<0.0001$, $n=400$, chi cuadrado de la razón de verosimilitud), explicando mas de un 30% de la variabilidad de la variable dependiente ($R^2=0.308$). La probabilidad de que una planta de H. spinosa esté parasitada por cuscuta no es independiente ni de la población de planta ni del año, existiendo interacción significativa entre ambos efectos (Tabla 4).

Efectos	gl	Chi ² Wald	Probabilidad
Población	2	11.04181	0.004002
Año	3	27.59906	0.000400
Población * Año	6	20.44719	0.002305

Tabla 4. Resultado del análisis de contingencia múltiple en el que se muestra la relación entre la presencia o ausencia de cuscuta y cada efecto principal. Para aumentar la eficacia del método estadístico utilizado, hallamos la chi cuadrado de Wald para cada efecto despues de fijar los restantes efectos y reajustar iterativamente el modelo para hallar cada razón de verosimilitud particular (procedimiento JMP, SAS Inc., 1985).

3) Características ecológicas de la interacción.

Las plantas parasitadas por cuscuta no se diferenciaban de las plantas sanas en el tamaño, densidad de flores, diámetro de éstas ó número de estambres por flor (todos los valores de $p>0.3$, test de Mann Whitney; Tabla 5). Tampoco se diferencian en el color floral ($C^2=1.474$, $p=0.4786$). Tan sólo existe diferencia entre los dos tipos de plantas en el número de flores que abrían por inflorescencias ($p=0.02$, Test de Mann Whitney, Tabla 5).

	Parasit.	No Parasit.	Mann-Whitney	Prob.
Talla	39.28±15.46	39.05±19.97	62	0.7944
Densidad fl.	23.91±3.260	28.82±9.967	47	0.3328
Nº fl x Inflo	14.67±4.950	14.67±4.950	25	0.0210
Diámetro fl	5.461±1.383	5.578±0.897	58	0.7622
Nº estambr	3.790±2.410	4.629±1.710	48.5	0.3800

Tabla 5. Diferencia entre individuos de H. spinosa parasitados por Cuscuta epithymun y sanos en rasgos reproductivos. Se indican los valores de la U de Mann-Whitney así como su nivel de significación. N= 7 plantas parasitadas y 18 plantas sanas. la talla se expresa en centímetros, el diámetro floral en milímetros y la densidad floral en número de flores por 100 cm².

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

Las plantas infectadas por cuscuta fueron visitadas por un menor número de polinizadores (11.32±10.06 insectos/10 min) que las no infectadas (45.78±30.17 insectos/10 min; U=13, Z=-3.027, p=0.0025). Además, la diversidad del gremio de polinizadores también varió. Mientras en 1991, las plantas no parasitadas fueron visitadas por 21 especies de polinizadores, las plantas parasitadas sólo lo fueron por cuatro especies, una hormiga y tres especies de dipteros (Tabla 6). Todas las especies de insectos registradas en las flores de plantas parasitadas han sido previamente observadas en flores de plantas sanas. Sin embargo, en ambos grupos de plantas la especie dominante fué la misma, Proformica longiseta, que supuso el 95.17% de las visitas a flores de plantas parasitadas y el 87.0% a plantas no parasitadas.

Especies	PLANTAS	
	Sanas	Parasitad.
<u>HYMENOPTERA</u>	39.82	6.98
<u>Proformica longiseta</u> (Formicidae)		
<u>Tapinoma nigericum</u> (Formicidae)	0.18	
<u>Andrena niveata</u> (Andrenidae)	0.09	
<u>Andrena ovatula</u> (Andrenidae)	0.09	
<u>Lassioglossum</u> sp ^a (Halictidae)	0.21	
<u>DIPTERA</u>		
<u>Eristalis tenax</u> (Syrphidae)	0.03	
<u>Scaeva albumaculatas</u> (Syrphidae)	0.03	
<u>Sphaerophoria scripta</u> (Syrphidae)	0.03	
<u>Merodon aeneus</u> (Syrphidae)	0.03	
M. negra ~E. tenax (Bombylidae)	0.03	
M. negra abd ray (Bombylidae)	0.03	
<u>Bombylius major</u> (Bombylidae)	0.06	
<u>Rhamphomyia tenuirostris</u> (Empididae)	0.59	0.10
<u>Fannia scalaris</u> (Muscidae)	0.29	0.42
<u>Muscinia assimilis</u> (Muscidae)		0.31
<u>Chrysomia albiceps</u> (Calliphoridae)	0.03	
M. abd. iris. (Calliphoridae)	0.03	
<u>LEPIDOPTERA</u>		
Pyralidae gen sp1	0.06	
Pyralidae gen sp 2	0.03	
<u>COLEOPTERA</u>		
<u>Axinotarsus varius</u> (Malachidae)	0.03	
<u>Aplocnemus andalusiacus</u> (Dasytidae)	0.03	
<u>Timarcha lugens</u> (Chrysomelidae)	0.06	

Tabla 6. Abundancia (Nº individuos por 10 min y por planta) de las especies de insectos que visitaron las flores H. spinosa parasitadas por cuscuta o sanas.

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

4) Efecto directo entre la cuscuta y la planta huésped: reducción del éxito reproductivo de las inflorescencias de H. spinosa.

De los dos factores analizados (porcentaje de la planta cubierta por cuscuta y contacto de ésta con la inflorescencia estudiada), sólo el primero afectó al tamaño de los frutos producidos por cada planta, disminuyendo significativamente cuando aumenta el grado de parasitismo que sufre el matorral, sin importar que la inflorescencia esté en contacto con algún haustorium (Tabla 7).

A) Source	df	SC	MC	F-test	probab.
% Parasitismo	3	0.039	0.013	<u>3.022</u>	0.0303
Contacto-Cusc	1	0.006	0.006	1.380	0.2412
Interacción	3	0.013	0.004	0.987	0.3992
Error	260	1.128	0.004		

B) %PARASIT	N	Media	SD	Std Error
0-10%	88	3.768 ^a	0.480	0.051
10-30%	73	3.857 ^b	0.561	0.066
30-60%	49	3.420 ^a	0.647	0.096
60-100%	58	3.590 ^a	0.465	0.061

Tabla 7. A) Resultado del análisis de varianza de dos vías realizado sobre la variable tamaño de los frutos. Se han subrayado los valores de F significativos. B) Tamaño del fruto (en milímetro) dependiendo del porcentaje de la superficie del matorral cubierto por cuscuta. Las medias seguidas por distintas letras son estadísticamente diferentes a $p < 0.05$ según la prueba de comparación múltiple de la F de Scheffe.

El número de óvulos fecundado por fruto maduro no fué significativamente distinto entre las inflorescencias en contacto con cuscuta y las inflorescencias libres de ella ($F=0.079$, $p=0.78$, ANOVA de una vía). Sin embargo, si apareció diferencia entre plantas con distinto porcentaje de su superficie cubierta por cuscuta en el número de óvulos que fueron fecundados por fruto ($F=10.424$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía), existiendo diferencia significativa entre las plantas cubiertas más del 30% de la superficie y las plantas cubiertas menos del 30% (Tabla 8).

PARASITISMO	N	Media	SD	Std Error
0-10%	88	1.420 ^a	0.738	0.079
10-30%	73	1.378 ^a	0.716	0.083
30-60%	49	0.796 ^b	0.707	0.101
60-100%	58	1.121 ^{a,b}	0.532	0.070

Tabla 8. Número de óvulos fecundados por fruto maduro dependiendo del porcentaje de parasitismo del matorral. Las medias seguidas por diferentes letras son significativamente distintas a $p < 0.05$ según la prueba de comparación múltiple de la F de Scheffe.

Interacción entre la cuscuta y *H. spinosa*

Sin embargo, cuando se tiene en cuenta tanto el tamaño de los frutos como la identidad de las plantas muestreadas, los factores considerados anteriormente pierden la significación estadística. El modelo global construido con estas cuatro fuentes de variación es estadísticamente significativo ($F_{19,248}=13.55$, $p=0.0001$, ANCOVA encajado de tres vías), explicando en total el 41% de la variabilidad de la variable dependiente ($R^2=0.409$). Sin embargo, las únicas variables que se relacionan significativamente con el número de óvulos fecundados por fruto es el tamaño de fruto y la identidad de la planta (Tabla 9). Como observamos en la Tabla 9, el término de interacción entre tamaño de fruto y porcentaje de parasitismo es significativo, lo que puede explicar la relación que aparece entre esta última fuente de variación y la variable dependiente.

Fuente de variación	gl	SC	F-test	probab.
Contacto-Cusc (A)	1	0.9266	2.8544	0.0924
% Parasitismo (B)	3	1.9673	2.0202	0.1116
A * B	3	0.3139	0.3224	0.8092
Planta [Parasit] (C)	4	11.9587	9.2101	0.0001
A * C	3	1.1962	1.2200	0.3030
Tamaño fruto (D)	2	35.4594	54.6187	0.0001
A * D	1	0.6174	0.1889	0.6642
B * D	3	3.2532	3.3179	0.0205

Tabla 9. Resumen del análisis de covarianza encajado de tres vías para el porcentaje de óvulos fecundados por fruto. Los efectos de bloque completo son el contacto con cuscuta (A) y el porcentaje de parasitismo de cada planta (B). La identidad del individuo (C) se ha introducido en el modelo como factor encajado dentro del porcentaje de parasitismo (ver métodos). La covariante es el tamaño de los frutos, en milímetros (D).

No hubo diferencia entre inflorescencias en contacto directo con cuscuta o inflorescencias sin contacto con ella en el número de los óvulos fertilizados que maduraron a semilla ($F=0.079$, $p=0.779$, ANOVA de una vía). Sin embargo, sí hubo diferencia en esta variable dependiendo del porcentaje de la planta que estaba cubierta por cuscuta ($F=10.424$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía), siendo significativamente menor en plantas cubiertas más del 60% de su superficie (Tabla 10). Cuando introducimos el tamaño de los frutos y la identidad de la planta en el análisis estadístico como variables independientes adicionales, el modelo construido sigue siendo significativo ($F_{19,248}= 9.469$, $p=0.0001$, ANCOVA encajado de tres vías), explicando más del 40% de la variabilidad de la producción de semillas maduras por fruto ($R^2=0.424$). De nuevo, las variables que más explicaron la variabilidad de la variable dependiente fueron el tamaño de los frutos y la identidad de la planta. Sin embargo, el porcentaje de planta cubierta por cuscuta siguió relacionándose significativamente con la producción de semillas maduras por fruto (Tabla 10).

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

A) Fuente de variación	df	S Squar	F-test	probab.
Contacto (A)	1	0.0968	0.2968	0.5864
% Parasitismo (B)	3	2.6593	2.7161	0.0453
A * B	3	1.1227	1.1467	0.3308
Planta [% Parasit]	4	14.0322	10.7488	0.0000
Tamaño fruto (C)	1	5.5979	17.1152	0.0000
A* C	1	0.1811	0.5549	0.4570
B * C	3	2.8357	2.8963	0.0358
A * B * C	3	1.3175	1.3457	0.2601

B) %PARASIT	N	Media	SD	Std Error
0-10%	88	1.420 ^a	0.738	0.079
10-30%	73	1.378 ^a	0.716	0.083
30-60%	49	0.796 ^b	0.707	0.101
60-100%	58	1.121 ^b	0.532	0.070

Tabla 10. A) Resultado del análisis de covarianza encajado de tres vías sobre el número de semillas maduras por fruto. Ver Tabla 9 para una explicación de cada efecto; B) Número de semillas viables por fruto maduro dependiendo del porcentaje de parasitismo del matorral. Las medias seguidas de distintas letras son significativamente diferentes a $p < 0.05$ según la prueba de la F de Scheffe.

El número de estas semillas maduras que fueron predadas por Ceuthorynchus dependió también del porcentaje de parasitismo ($F=6.16$, $p=0.0001$, ANOVA de una vía), siendo mayor en las plantas menos parasitadas, y disminuyendo con el porcentaje de parasitismo (Figura 3). De nuevo, no encontramos una relación bivalente significativa entre intensidad de predación por gorgojos y contacto directo de la inflorescencia con cuscuta ($F=0.138$, $p=0.7104$, ANOVA de una vía). Por esta razón, en un análisis factorial considerando los dos factores anteriores sólo se relaciona significativamente con la intensidad de predación por gorgojo el porcentaje de planta cubierta por cuscuta (Tabla 11).

A) Fuentes de variación	df	SC	MC	F-test	probab.
% Parasitismo	3	0.355	0.118	5.479	0.0012
Contacto-Cusc	1	0.022	0.022	1.036	0.3097
Interacción	3	0.042	0.014	0.650	0.5834
Error	261	5.638	0.022		

B) %PARASIT	N	Media	SD	Std Error
0-10%	88	0.489 ^a	0.816	0.087
10-30%	74	0.162 ^b	0.469	0.055
30-60%	49	0.184 ^b	0.486	0.069
60-100%	58	0.138 ^b	0.348	0.046

Tabla 11. A) Resultado del análisis factorial de varianza de dos vías sobre el número de semillas predadas por Ceuthorynchus en cada fruto maduro. B) Número de semillas predadas por fruto maduro dependiendo del porcentaje de parasitismo del matorral. Las medias seguidas de distintas letras son significativamente diferentes a $p < 0.05$ según la prueba de la F de Scheffe.

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

El número de semillas viables potencialmente dispersables, que corresponden a la proporción de semillas maduras que no fueron predadas por los gorgojos, producidas por frutos varía significativamente con el porcentaje de superficie de la planta cubierta por cuscuta ($F=6.734$, $p=0.0002$, ANOVA de una vía), efecto que está exclusivamente provocado por la diferencia en los valores promedios entre las plantas cubiertas un 30% de su superficie y aquellas cubiertas el 60% (Tabla 12). El contacto directo de la inflorescencia con algún haustorium no explicó nada de la diferencia en producción de semillas viables por fruto ($F=0.700$, $p=0.24$, ANOVA de una vía). El modelo global construido añadiendo a las anteriores fuentes de variación el tamaño de cada fruto como covariante y la identidad de cada planta como factor encajado es estadísticamente significativo ($F_{19,248}=26.362$, $p=0.0001$, ANCOVA encajado de tres vías), explicando el 54% de la variabilidad de la variable dependiente. Los únicos factores que se asociaron significativamente con la variable dependiente fueron el tamaño de fruto y la identidad de las plantas. El efecto entre porcentaje de parasitismo y número de semillas viables por fruto puede ser consecuencia de la interacción significativa que aparece entre estos dos factores (Tabla 12).

A) Source	df	S Squar	F-test	probab.
Contacto (A)	1	0.2018	0.7409	0.3899
% Parasitismo (B)	3	1.5003	1.8359	0.1399
A * B	3	0.9381	1.1479	0.3294
Planta [% Parasit]	4	5.8447	5.3639	0.0003
Tamaño fruto (C)	1	52.3571	192.1985	0.0000
A * C	1	0.2580	0.9472	0.3310
B * C	3	2.7980	3.4238	0.0173
A * B * C	3	2.0743	2.5382	0.0561

B) %PARASIT	N	Media	SD	Std Error
0-10%	88	0.932 ^{a,b}	0.724	0.077
10-30%	73	1.216 ^a	0.832	0.097
30-60%	49	0.612 ^b	0.702	0.100
60-100%	58	0.983 ^{a,b}	0.635	0.083

Tabla 12. A) Resultado del análisis de covarianza encajado de tres vías sobre el número de semillas viables por fruto. Los efectos de bloque completo son el contacto con cuscuta (A) y el porcentaje de parasitismo de cada planta (B). La identidad del individuo (C) se ha introducido en el modelo como factor encajado dentro del porcentaje de parasitismo (ver métodos). La covariante es el tamaño de los frutos, en milímetros (D); B) Número de semillas viables por fruto maduro dependiendo del porcentaje de parasitismo del matorral. Las medias seguidas de distintas letras son significativamente diferentes a $p<0.05$ según la prueba de comparación múltiple de la F de Scheffe.

Interacción entre la cuscuta y *H. spinosa*

Como vemos en la Figura 3, las plantas infectadas entre un 30% y un 60% de su superficie producen frutos con más semillas viables que las plantas menos parasitadas. Esto se debe a la acción indirecta de los gorgojos predadores de semillas, que atacan con más intensidad a las plantas menos parasitadas por cuscuta (Tabla 11 y Figura 3).

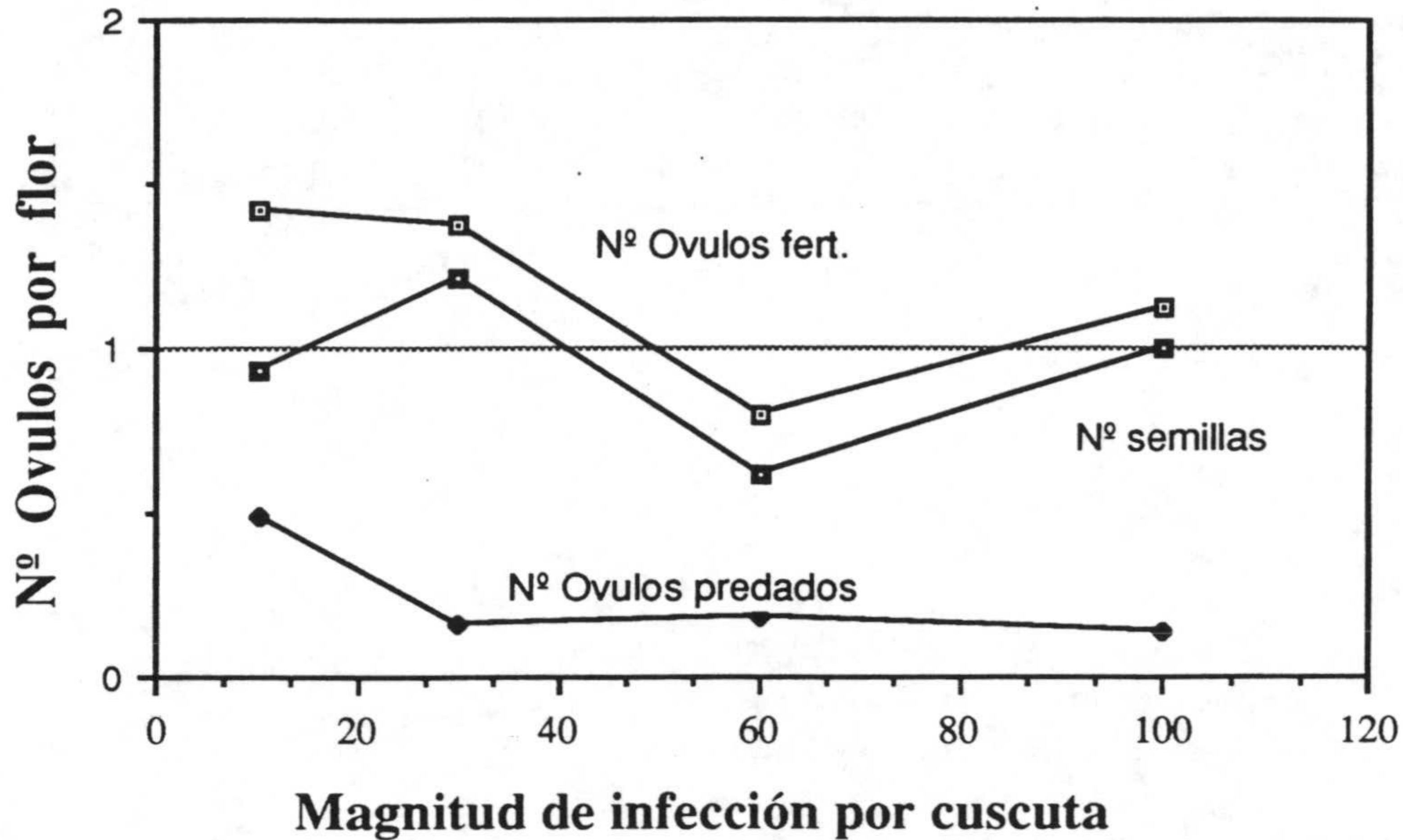


Figura 3. Número de óvulos fertilizados, predados por gorgojos y madurados a semillas, dependiendo del nivel de infección por cuscuta (en porcentaje de superficie de la planta huésped cubierta).

El análisis de varianza encajado utilizado para cuantificar el efecto de la cuscuta sobre el tamaño de las semillas producidas por cada plantas fué significativo ($F_{11,162} = 4.0822$, $p=0.001$), explicando el 22% de la variabilidad de esta variable dependiente. Como observamos en la Tabla 13, sólo la presencia de cuscuta, ya sea sobre la planta madre (magnitud de parasitismo) o sobre la inflorescencia (contacto directo con haustoria), afectó significativamente al tamaño de las semillas producidas. Por el contrario, la planta individual no se relacionó estadísticamente con esta variable (Tabla 13).

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

A) Fuentes de variación	gl	SC	F-test	probab.
% Parasitismo	3	158.317	4.328	0.0058
Contacto-Cusc	1	164.318	13.476	0.0003
Interacción.	3	28.993	0.793	0.4997
Planta [Parasitismo]	4	62.094	1.283	0.2827

B) Magnitud de parasitismo	n	media	SD	SE
Diez	55	1.74 ^{a,b}	0.22	0.03
Treinta	57	1.65 ^{a,b}	0.24	0.03
Sesenta	21	1.81 ^a	0.25	0.05
Cien	41	1.61 ^b	0.22	0.03

C) Contacto con cuscuta	n	Media	SD	SE
Sí	39	1.57 ^a	0.23	0.04
No	135	1.72 ^b	0.23	0.02

Tabla 13. A) Análisis de varianza encajado sobre el tamaño de las semillas. "gl" son los grados de libertad de cada fuente de variación, "SC" es la suma de cuadrados. B) Diferencia entre plantas con distinto grado de parasitismo en el tamaño de las semillas en milímetro. Se expresa la media del tamaño, la desviación típica (SD) y el error típico (SE). C) Diferencia en el tamaño de las semillas en milímetro entre inflorescencia en contacto directo con cuscuta y inflorescencias sin conexiones haustoriales. Las abreviaturas igual que en B.

5) Efectos indirectos entre la cuscuta y H. spinosa mediatizados por polinizadores y herbívoros.

En 1991, el grupo de plantas cubiertas por cuscuta tuvieron un porcentaje de flores no polinizadas (abscididas, 66.5%) significativamente mayor que las plantas control (28.9%). De todos los restantes factores que influyen en la pérdida de frutos, sólo la herbivoría por cabra fué significativamente diferente entre grupos de plantas, siendo mayor en las plantas sanas (45.2% de los frutos producidos) que en las plantas parasitadas (6.0% de los frutos). Durante el período de estudio, sólo observamos a ejemplares de cabra montés alimentarse en las plantas utilizadas para este estudio. Por el contrario, las pérdidas de frutos atribuibles a los pardillos o a los insectos devoradores de flores fueron en general insignificante, no existiendo diferencia estadística entre las plantas parasitadas y las plantas sanas.

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

Variables	Cuscutadas	Sanas	Prueba de la U	Prob.
Abscisión	0.665±0.205	0.289±0.283	5	0.0495
Florícola	0.020±0.044	0.015±0.020	13	0.4353
Cabra	0.060±0.086	0.452±0.290	2	0.0104
Pardillo	0.107±0.149	0.004±0.006	7	0.0773
Prod neta frutos	0.223±0.186	0.234±0.046	16	0.8074
Semillas mad/fruto	0.314±0.093	0.308±0.014	13	0.4353
Gorgojos	0.108±0.082	0.000±0.000	0	0.0000
Prod neta de semillas	0.206±0.082	0.305±0.014	2	0.0118
Fertilidad femenina	0.054±0.044	0.072±0.016	15	0.6069

Tabla 14. Diferencia entre plantas parasitadas por cuscuta (n=7) y plantas sanas (n=5) en la producción neta de semillas (fertilidad femenina), en los dos componentes de la fertilidad femenina (producción neta de frutos y % de semillas maduras por fruto) y en los diversos factores que determinan la magnitud de estos componentes de la fecundidad. Los datos se expresan en porcentaje. Se muestran los valores de la U de Mann-Whitney y su nivel de significación.

Debido al efecto de la abscisión de flores, para la que fueron beneficiadas las plantas sanas, y de la herbivoría por cabra montés, en la que fueron beneficiadas las plantas parasitadas por cuscuta, la proporción de flores inicial que lograron madurar los frutos hasta su fase final de fructificación fue bastante similar entre ambos grupos de plantas. Análogamente, la proporción de óvulos que maduraron a semillas fue similar entre grupos de plantas. Sin embargo, la abundancia de gorgojos por fruto y la proporción de semillas potencialmente dispersables en cada uno de los frutos anteriores fue mayor en las plantas sanas que en las parasitadas (Tabla 14), a pesar de lo cual los valores de fertilidad femenina fueron casi idénticos en los dos grupos de plantas. En total, las plantas sanas maduraron a semillas 7.2% de los óvulos iniciales disponibles mientras que las plantas parasitadas maduraron 5.4% de los óvulos (Tabla 14).

En resumen, como observamos en la figura 4, las plantas parasitadas y las plantas control lograron producir una proporción de semillas similar. Sin embargo, las plantas parasitadas perdieron mayor proporción de ellas debido a la abscisión de flores. Las plantas parasitadas compensaron esta pérdida sufriendo una menor pérdida de frutos por herbivoría de la cabra.

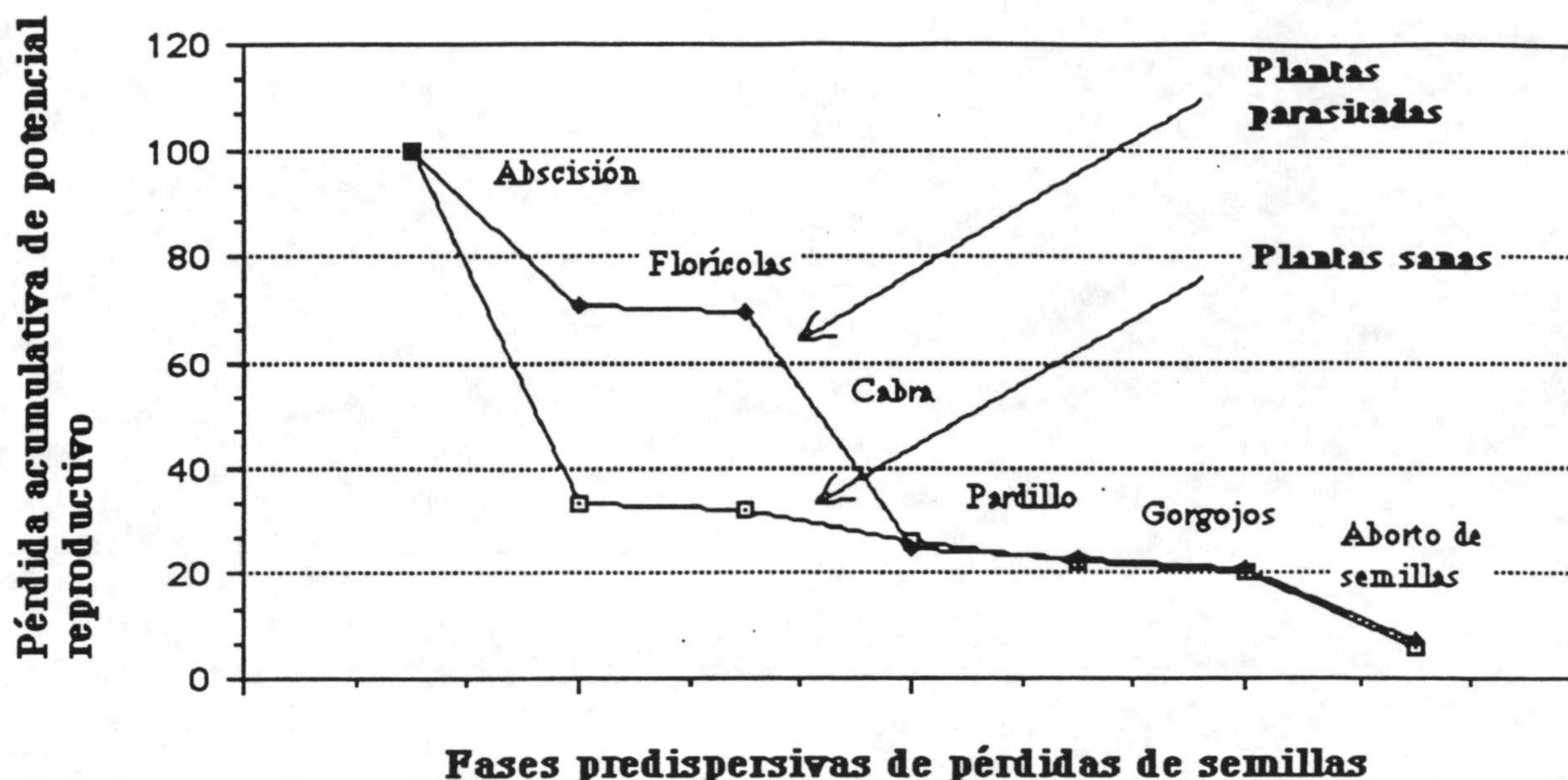


Figura 4. Pérdida acumulativa de potencial reproductivo en *H. spinosa* debido a los distintos eventos que acontecen a lo largo del período reproductivo de las plantas

6) Efecto retardado de la cuscuta sobre *H. spinosa*.

Las plantas cuscutadas en 1991 tuvieron en 1992 una producción de frutos ($17.5 \pm 31.0\%$, $n=30$, $\text{media} \pm \text{SD}$) parecida a las plantas sanas ambos años ($11.1 \pm 28.8\%$ $n=15$, $\text{media} \pm \text{SD}$), no apareciendo diferencia entre grupos ni con análisis paramétricos ($F=0.457$, $gl=1,43$, $p=0.503$, ANOVA de una vía), ni con análisis no paramétricos ($U=209$, $Z=-0.511$, $p=0.6095$, Prueba de Mann-Whitney). Además, la presión de herbivoría por cabra fue similar en ambos grupos ($G=0.246$, $p=0.9024$). Estos ungulados se comieron en total el 80.0% de las inflorescencias marcadas en las plantas sanas y el 73.33% de las inflorescencias marcadas en las plantas parasitadas.

DISCUSION

1) Biología de la polinización de la cuscuta

Las semillas de las plantas parásitas pasan largos períodos de dormición antes de germinar y originar una nueva planta adulta (Harper 1977, Fitter 1986). Este caracter origina que los ciclos de vida de las plantas parásitas anuales, como las cuscutas, se caracterizan por años de ausencia seguidos por algun(os) año(s) de abundancia de plantas. En el caso concreto de *Cuscuta epithymun*, de los cuatro

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

años muestreados sólo aparecieron plantas en abundancia considerable en 1990. Suponemos que las plantas que aparecieron en 1991 representan la cola poblacional del pico de abundancia que tuvo lugar el año anterior. De hecho, durante 1991 realizamos muestreos de semillas de cuscuta en el suelo de las poblaciones de la planta huésped, encontrando gran cantidad de ellas sin germinar y en aparente estado de dormición. Curiosamente, a finales de mayo de 1992 encontramos muchas semillas de cuscuta germinadas, la mayoría de las cuales sin embargo no lograron producir individuos adultos.

El gremio de polinizadores de la cuscuta estuvo compuesto exclusivamente por especies de insectos que de forma usual actuaron como polinizadores de su planta huésped (Gómez 1991). Es destacable el hecho de que Proformica longiseta (Formicidae), el polinizador más abundante de H. spinosa (Gómez 1991, Gómez & Zamora 1992), fuese también el insecto que más frecuentemente visitó a la planta parásita. Debido a esto, pueden surgir fenómenos de competencia entre ambas plantas por los mismos polinizadores (Pleasant 1983, Ratchke 1983, Kochmer & Handel 1986), que en este caso particular se acentúan por el supuesto efecto negativo que tiene la cuscuta como parásito en el desarrollo normal de H. spinosa.

Finalmente, podemos especular que si la producción de semillas de la cuscuta está limitada por la abundancia de polinizadores, y si el patrón descrito anteriormente es consistente entre las diversas especies de plantas que son usualmente parasitadas por la cuscutas, el éxito reproductivo de esta última puede depender de forma intensa de la identidad específica de la planta huésped. En el caso extremo, si la cuscuta parasita a alguna especie de planta anemófila o de planta con un sistema de polinización altamente especializado, podemos esperar que su gremio de polinizadores se restrinja ya que no puede utilizar ninguno de los insectos que visitan a su planta huésped. Por el contrario, si la cuscuta parasita alguna planta bastante visitada por insectos relativamente generalistas, como por ejemplo la especie estudiada, Arenaria tetraqueta o Arenaria pogens, la probabilidad de que los polinizadores habituales de la planta huésped actúan también como polinizador de la planta parásita aumentaría considerablemente. Un caso análogo ocurre con las plantas parásitas que dispersan sus frutos mediante endozoocoria y que parasitan a otras especies endozoócoras. En este caso, la planta parásita se beneficia de los dispersantes de su hospedador para dispersar sus propios frutos (Herrera 1988a), pudiendo aparecer interacciones de orden superior entre las plantas, además

de las derivadas exclusivamente del parasitismo. En general, el éxito reproductivo de una planta parásita o hemiparásita puede depender de la calidad del huésped al que parasite (Dieringer 1992).

Efecto de la cuscuta sobre la adecuación de H. spinosa: importancia de los efectos directo e indirectos.

La virulencia de un parásito se mide normalmente como la capacidad que tiene de matar a su huésped (May & Anderson 1983, Toft & Karter 1990). Sin embargo, derivado del patrón de crecimiento modular característico de las plantas (Gill 1986, Schmid 1990), el parasitismo sobre Angiosperma sólo ocasionalmente conlleva la muerte del hospedador (Kuijt 1969). A pesar de esta limitación, las plantas parásitas pueden provocar una fuerte reducción del éxito reproductivo de sus hospedadores, al utilizar parte de los recursos destinados a la maduración de frutos y semillas. En el sistema estudiado, Cuscuta epithymun redujo significativamente el porcentaje de flores de H. spinosa que cuajaron a frutos en las plantas parasitadas, lo que puede ser consecuencia del efecto directo de secuestro de nutrientes debido a la presencia de la planta parásita. Sin embargo, además de este efecto directo sobre el éxito reproductivo de las plantas infectadas, la presencia de cuscuta alteró la interacción que mantiene la planta huésped con algunas especies animales que influyen en la producción de frutos de la planta huésped. Esto origina el surgimiento de efectos indirectos entre la planta huésped y la planta parásita. El primer efecto apreciable que tiene la presencia de cuscuta sobre H. spinosa es una disminución en la abundancia y diversidad de su gremio de visitantes florales. Efectivamente, la abundancia global de insectos visitando las flores de la planta huésped parasitada por cuscuta se redujo a casi un cuarto del total visitando las flores de las plantas no parasitadas. La riqueza específica del gremio también disminuyó bastante debido a la presencia de la planta parásita. Curiosamente, la frecuencia relativa del polinizador más abundante de H. spinosa, Proformica longiseta (Gómez 1991, Gómez & Zamora 1992), se mantuvo en las plantas parasitadas aunque su abundancia absoluta disminuyera dramáticamente. Un caso similar ocurre en Viscaria vulgaris (Caryophyllaceae), una planta que es parasitada por un hongo del género Ustilago. Las plantas parasitadas son mucho menos frecuentemente visitadas por los polinizadores (Jennersten 1988), pero la frecuencia relativa de cada especie de polinizador se mantiene aproximadamente igual que en las plantas sanas (Jennersten &

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

Kwack 1991). Sin embargo, sólo si la reproducción de la planta huésped está limitada por los insectos polinizadores podría la cuscuta tener un efecto negativo mediatizado por el gremio de insectos visitantes florales. La producción de frutos en H. spinosa está limitada por la disponibilidad de granos de polen transportados tanto por los insectos polinizadores como por el viento (Gómez & Zamora 1992, Zamora & Gómez en prep.). Adicionalmente las plantas cubiertas por cuscuta tuvieron una proporción significativamente mayor de flores abscidiadas debido a una falta de polinización. Como hemos visto, este fenómeno puede ser debido principalmente al efecto directo del secuestro de nutrientes por parte de la planta parásita, acompañado de forma secundaria por un efecto sinérgico indirecto originado por una reducción en la abundancia de vectores polínicos animales.

La cuscuta también afectó de forma indirecta a la proporción de frutos madurados por las plantas huéspedes mediante su efecto sobre el comportamiento de alimentación de la cabra montés, el herbívoro que más reduce el éxito reproductivo de H. spinosa. En este caso, el efecto indirecto tuvo consecuencias positivas para la planta, ya que las plantas parasitadas fueron bastante menos herbivorizadas por cabra montés. Aparentemente, debido a que los dos grupos de plantas estaban localizados muy cerca uno de otro (menos de 1 metro), la cabra evitó de forma selectiva consumir plantas cubiertas por cuscuta. Weis (1982) ha mostrado un caso conceptualmente similar en el que un cecidómido es atacado por una especie de calcidoideo de la familia Torymidae y parasitado a la vez por una especie de hongo, de tal forma que la presencia de este hongo pasa a ser beneficiosos para el diptero agallífero ya que evita la predación por parte del calcídido.

Al integrar todos estos efectos directos e indirecto que surgen durante la fenofase de cuajado y maduración de frutos entre la cuscuta y su hospedador, observamos que la influencia global de la cuscuta sobre la producción de frutos de la planta es nula. Las plantas sanas produjeron la misma proporción de frutos que las plantas parasitadas.

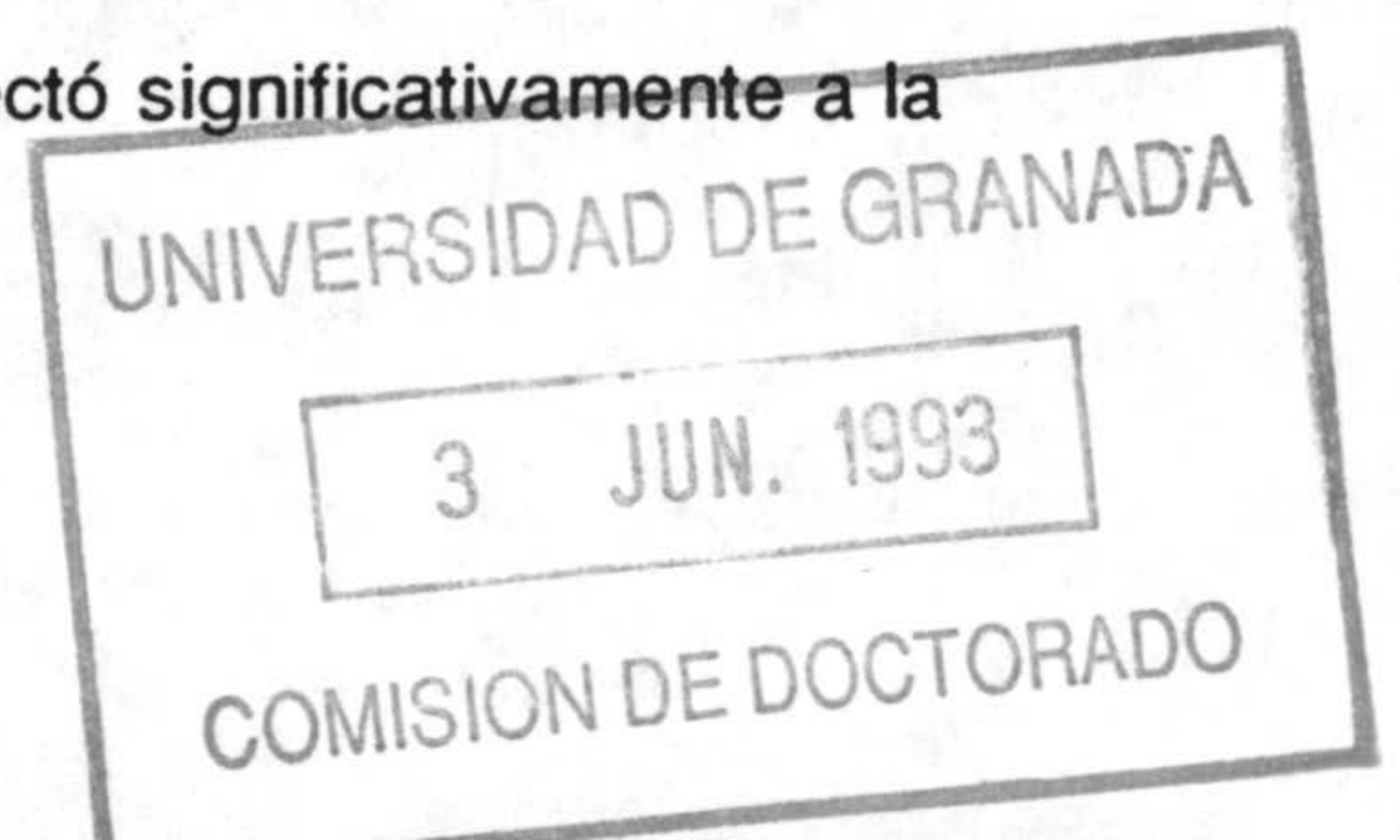
En la siguiente fase reproductiva que hemos considerado para H. spinosa, esta es, la maduración de semillas dentro de fruto, vemos una situación analoga a la anterior. En primer lugar, las plantas parasitadas por cuscuta, debido al propio secuestro de nutrientes efectuados por este parásito, es capaz de madurar una menor proporción de óvulos fertilizados que las plantas sanas. El diseño del muestreo que llevamos a cabo en 1990 nos ha permitido discernir entre cual de los siguientes factores, porcentaje global de la planta cubierta por cuscuta y contacto entre una

Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

inflorescencia y un haustoria, afecta más a la producción de semillas en los frutos de dicha inflorescencia. Curiosamente, de forma consistente observamos que la presencia de conexiones haustoriales no disminuye el éxito reproductivo de las inflorescencias con la misma intensidad con lo que lo hace la magnitud de parasitismo que soporta la planta. Posiblemente la planta envíe a cada inflorescencia nutrientes suficientes para la maduración de los frutos, aunque parte de dichos nutrientes sean absorbidos por la cuscuta. Por el contrario, la magnitud global de parasitismo que padece cada planta infectada puede ser un factor que limite más severamente la suma total de nutrientes producidos por esa planta y, por lo tanto, la cantidad total de recursos recibidos por cada inflorescencia. Estos datos sugieren que, al contrario de lo que han mostrado otros autores para otras especies de plantas (p. ej. Marquis 1991), H. spinosa posee una integración fisiológica bien desarrollada por la que puede elaborar mecanismos de respuestas frente a ataques localizados en determinadas inflorescencias.

Sin embargo, el surgimiento de este efecto directo negativo se ve de nuevo neutralizado por el surgimiento de un efecto indirecto contrario al anterior. Efectivamente, la predación de semillas por Ceutorhynchus disminuyó de forma drástica con la intensidad de parasitismo. Diversos autores piensan que el estado de salud aparente que posee ^{una planta determinada} afecta al comportamiento ovopositor de los insectos herbívoros (Gould 1991, Reznik 1991). ^D por ejemplo, Reznik (1991) ha mostrado que las hembras de una crisomélido, Zygogramma suturalis F. (Chrysomelidae), cuyas larvas se alimentan de Ambrosia artimisiifolia D.C. (Asteraceae) evitan ovopositar en plantas que hayan sufrido previamente una fuerte herbivoría por individuos conespecíficos. En el caso estudiado, quizás las hembras de Ceutorhynchus evite también las plantas con aspecto global extraño, como pueden ser aquellas cubiertas en gran parte por cuscuta. Como resultado, la proporción de óvulos en cada fruto que son ^{intactos} potencialmente dispersables al final de la fase de fructificación (lo que denominamos semillas viables) no es diferente entre plantas con cuscuta y plantas sin ellas.

Cuando integramos los dos componentes anteriores del éxito reproductivo, la producción de frutos y la producción de semillas por fruto, obtenemos un buen predictor del fitness de la planta que se denomina fertilidad femenina (Charlesworth 1989). Debido a la serie de efectos directo, indirectos positivos e indirectos negativos que surgieron en la interacción entre Cuscuta y H. spinosa durante las sucesivas fases del ciclo reproductivo de esta última, la cuscuta no afectó significativamente a la



Interacción entre la cuscuta y H. spinosa

fertilidad femenina de su planta hospedadora, en la zona estudiada y durante el año elegido. A estos resultados hay que unir el hecho de que la cuscuta parece no poseer la capacidad de reducir el éxito reproductivo de la planta huésped, medido como la producción de frutos, en años sucesivos a la infección, por lo que los resultados obtenidos durante 1991 pueden ser una estima fiable del resultado global de la interacción entre la cuscuta y H. spinosa. De esta forma, la cuscuta actuó más como un comensalista que como un parásito en sentido estricto.

En conclusión, observamos que C. epithymun mantiene con H. spinosa una relación comensalista, apoyando estos resultados la idea de la benevolencia del parásito (May & Anderson 1983, Bull et al 1991). En capítulos anteriores hemos observado como diversos organismos que interactúan con H. spinosa, como por ejemplo los herbívoros florales, mantienen con esta planta una interacción aparentemente no muy destructiva, lo que posibilita la existencia de dicha interacción. El mecanismo que desencadena esa neutralidad es sobre todo de carácter densidad-dependiente, de tal forma que, por ejemplo, los herbívoros florales son poco dañinos para H. spinosa debido a que son muy poco abundante. En el caso de C. epithymun, incluso la interacción individuo-individuo tiene resultado neutral, debido en este caso particular al conjunto de interacciones que mantiene la planta huésped con otros herbívoros y al surgimiento de efectos indirectos mediatizados por la presencia de la planta parásita.

*SELECCION FENOTIPICA EN H. spinosa:
INFLUENCIA DE LA HERBIVORIA*

INTRODUCCION

La selección natural, aunque propuesta como proceso evolutivo en el siglo pasado por Darwin (1859), aún no ha perdido su carácter polémico (Williams 1966, 1992, Ghiselin 1969, Ruse 1973, Stanley 1979, Mayo 1983, Eldredge 1985, Endler 1986, Castrodeza 1988, Harvey and Pagel 1991), y, quizás debido a su amplia aplicabilidad y su difícil abstracción o visualización, son numerosas las definiciones que se han dado sobre este proceso. En general, la selección natural clásica o darwiniana se define hoy como "el éxito reproductivo diferencial" de unos determinados fenotipos dentro de una población (Mayo 1983). Sin embargo, la definición más exacta sobre la selección natural la ha dado Endler (1986), que la define como un proceso en el cual si una población cumple las siguientes tres condiciones: a) existe variación entre los individuos de esa población en algún atributo o rasgo; b) existe una relación entre el valor del rasgo y algún aspecto relacionado con la reproducción o supervivencia; y c) existe herencia del rasgo fenotípico en cuestión, entonces ocurre que la distribución de frecuencias del rasgo diferirá entre clases de edad o estados ontogenéticos más de lo esperado por la ontogenia o, si la población no está en equilibrio, la distribución de rasgos de las clases de edad inferiores será diferente de las clases de edad superiores. Sin embargo, cuando estudiamos la selección natural en poblaciones naturales aparece un problema debido a que, normalmente, la condición c (herencia) para el rasgo estudiado no suele conocerse. Por esta razón, generalmente sólo se determinan las dos primeras condiciones, estudiándose lo que se denomina "selección fenotípica". A pesar de esto, el estudio de la selección fenotípica es importante ya que cambios en las distribuciones fenotípicas del rasgo podría reflejar la actuación de la selección natural, aunque no se pueda probar el cambio en la frecuencia de genes (Hartl & Clark 1989).

Las medidas de selección fenotípicas pueden ser utilizadas para cuatro propósitos específicos: Estimar la superficie de selección entre el éxito reproductivo de una determinada especie y cualquier rasgo fenotípico estudiado (Schluter 1988); predecir respuestas evolutivas a procesos de selección (Lande 1979*), testar hipótesis ecológicas (Schluter & Smith 1986) y desarrollar coeficientes encaminados a cuantificar la intensidad de selección sobre rasgos cuantitativos, diferenciando entre efectos directos e indirectos. Para que un rasgo ecológico esté moldeado por la selección natural, es necesario, aunque no suficiente, que exista variación en el valor de dicho rasgo para distintos individuos, y que dicha variación se correlacione con la variación en el fitness de los

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

individuos (condiciones a y b para la selección natural; Schmitt 1983, Zimmerman and Gross 1984, Endler 1986, Campbell et al. 1991). Así definida, podemos estimar la selección que ocurre sobre un rasgo determinando la covarianza entre dicho rasgo y los valores de algún estimador del fitness individual (Crespi & Brokstein 1989). Este método ha sido utilizado con asiduidad, denominando diferencial de selección a la medida de covarianza obtenida de esta forma (Schulter 1988, Galen 1989).

La gran mayoría de las especies vegetales interactúan con más de una especie vegetal o animal a la vez. Inmersa en competencia por el sustrato y los nutrientes frente a otras plantas, cada especie vegetal puede a la vez ser comida por muchas especies de herbívoros y/o polinizadas por muchas especies de visitantes florales (Aarssen 1991, Herms & Mattson 1992). Como consecuencia, una especie vegetal tiene que responder a la presión selectiva originada por un sistema multiespecífico (Simms & Rausher 1989, Swank & Oechel 1991). En estos sistemas, normalmente no todos los componentes, bióticos o abióticos, actúan sobre la planta con la misma intensidad, estableciéndose una jerarquía de factores según la importancia que cada uno de ellos tiene para la adecuación de la especie vegetal (Goldberg 1985, Campbell 1991). La planta debe decidir frente a qué factores debe responder con mayor intensidad para poder maximizar su adecuación (Aarssen 1991). Adicionalmente, muchos de los factores que determinan la producción de semillas de una especie determinada de planta interactúan a la vez entre sí de forma a menudo muy compleja (Craig 1989). El efecto de un tercer organismo o factor a veces no sólo se manifiesta directamente sobre la especie vegetal, sino también sobre la interacción que ésta mantiene con cualquier otro organismo, lo que origina la aparición de efectos indirectos que dificultan el análisis de las interacciones binarias (Jordano 1987, Farris & Lechowicz 1990). El conjunto de presiones selectivas a las que está sometida una determinada especie vegetal, por lo tanto, pueden ser contradictorias entre sí, incrementando la varianza global en los efectos selectivos (Jordano 1987). Bajo estos presupuestos, la construcción de escenarios en los que sólo interactúan dos o tres especies generalmente ofrecen una visión demasiado simplista e inapropiada de lo que ocurre en la Naturaleza (Augspurger 1984, Lechowicz & Blais 1988, Schemske & Horvitz 1988, Craig 1989, Farris & Lechowicz 1990, Swank & Oechel 1991). Específicamente, Handel & Mishkin (1984) han señalado lo peligroso que es considerar factores causales aislados en la secuencia de eventos que ocurren desde la llegada del polen hasta la

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

dispersión de las semillas en especies vegetales. Según estos presupuestos, la utilización de los diferenciales de selección anteriormente descritos para estudiar fenómenos de selección no es aconsejable debido a que no separan el efecto directo de la selección sobre el carácter y el efecto indirecto de los rasgos correlacionados con dicho carácter (Campbell 1991).

Un problema adicional a la hora de aplicar conceptos evolutivos a estudios ecológicos se deriva del hecho de que pocas investigaciones han tenido en cuenta que desde un punto de vista evolutivo, lo que realmente es importante es la diferencia entre individuos en el éxito reproductivo global (Herrera 1991). La mayoría de los estudios realizados en ecología vegetal han analizado la relación de determinados factores ecológicos, bióticos o abióticos, con algunas estimas relativas del éxito reproductivo de las plantas, como por ejemplo la fertilidad femenina (veanse todos los capítulos anteriores). Sin embargo, si dicha estima está sólo ligeramente correlacionada, o incluso no correlacionada, con el rango que dicho individuo tiene dentro de su población atendiendo a la producción total de semillas, la importancia evolutiva de los factores ecológicos estudiados es, al menos, cuestionable. Por ejemplo, supongamos que el carácter espina en H. spinosa es heredable, defiende óptimamente al individuo de la herbivoría por cabra y su presencia se correlaciona negativamente con el tamaño de las plantas. En este escenario hipotético, pero perfectamente plausible, las plantas más herbivorizadas pueden llegar a producir más semillas que las mejores defendidas, amparándose en la diferencia de tamaños existentes entre ellas. El resultado evolutivo es que la cabra no actúa como presión selectiva ya que su acción no se manifiesta en generaciones de plantas futuras, las cuales provendrán posiblemente de las plantas mayores no defendidas por espinas.

Con motivo de poder acometer el estudio de la interrelación y actuación conjunta de determinadas variables sobre un componente del fitness, utilizando una medida no relativa del éxito reproductivo (p. ej. la fecundidad), se han desarrollado recientemente dos métodos estadísticos multivariantes de fácil aplicación: el método de regresión múltiple (Lande & Arnold 1983) y el método de análisis de vía (Li 1981). A lo largo de los capítulos anteriores, hemos estudiado las interacciones binarias que mantiene H. spinosa con cada uno de los miembros del gremio de herbívoros que la utilizan como recurso. Sin embargo, como ha sido apuntado anteriormente, en un sistema multiespecífico, la existencia de una interacción concreta no se entiende sin analizar el resto de las

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

interacciones existentes. En este capítulo estudio el efecto integrado que todo el conjunto de herbívoros tiene sobre el éxito reproductivo de H. spinosa, utilizando primordialmente las técnicas multivariantes de regresión y análisis de vía. El fitness de un genotipo puede ser definido como su contribución demográfica relativa a la población reproductora (Endler 1986). Por lo tanto, para hallar este parámetro, sería necesario no sólo averiguar el éxito reproductivo de cada planta a lo largo de toda su vida, sino también la adecuación de sus descendientes. Por esta razón, fitness puede ser considerado un factor inmedible, correlacionado con algún componente perfectamente cuantificable (Crespi 1990). A lo largo de este capítulo, de forma heurística, considero el fitness de cada planta de H. spinosa marcada como el número de semillas que dispersa en cada episodio reproductivo.

MATERIAL Y METODOS

Análisis de factores claves.

Durante la fase predispersiva de H. spinosa han aparecido un número de posibles factores de mortalidad que van desde el fracaso en la polinización hasta la herbivoría por ganado. Para poder ver la importancia relativa de cada uno de ellos, hemos llevado a cabo un análisis de factores claves propuestos por Podoler & Rogers (1975) como técnica demográfica general y aplicado por Heithaus et al (1982) y Jordano (1989) específicamente al análisis de las causas de mortalidad que actúan durante el período predispersivo en especies vegetales. Para aplicar esta técnica, primeramente debemos determinar cual es la magnitud total de pérdida de potencial reproductivo de H. spinosa durante todo el período de predispersión, es decir, cuantos óvulos producidos originariamente no pasan a semillas. A continuación hallamos cada uno de los factores que ayudan a la pérdida de óvulos, que se denominan factores de submortalidad (Podoler & Rogers 1975), y estimamos que proporción de la pérdida total es debida a cada uno de dichos factores. Por último, regresionamos cada factor de submortalidad frente a la magnitud total de pérdida, previa transformación logarítmica, y consideramos por definición el factor clave aquel que presente el valor de la pendiente de regresión más alto (Podoler & Rogers 1975).

En el caso particular de H. spinosa, consideramos 8 factores de mortalidad que actuaban de forma sucesiva, y que por orden de actuación son la herbivoría floral, el fracaso en la polinización de las

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

flores remanentes, la acción de los insectos agallícolas, la acción de la cuscuta, la herbivoría por ganado y/o cabra montés, la granivoría por pardillo, el aborto de semillas y la predación predispersiva de semillas llevada a cabo por Ceutorhynchus. Además de determinar la importancia relativa de cada factor de mortalidad, estudiamos adicionalmente si la identidad de los factores claves variaba espacio-temporalmente. Para ver la variación espacial, comparabamos los modelos de factores claves entre poblaciones, considerando conjuntamente los tres años de estudio para cada población. De esta forma, la variación obtenida era debida exclusivamente al componente espacial. Para ver la variación temporal realizamos el mismo protocolo pero variando el año y mezclando las poblaciones.

Análisis de selección fenotípica. I. Método de Lande & Arnold (1983).

a) Bases teóricas.

Ha sido el primer método estadístico utilizado en estudios de selección natural que introduce la acción conjunta de varios rasgos fenotípicos correlacionados entre sí sobre algún componente del fitness (Pearson 1903, Lande and Arnold 1983, Arnold and Wade 1984). El objetivo primordial de este método es descubrir la intensidad de selección sobre un determinado rasgo fenotípico cuantitativo, mientras el resto de los rasgos medidos permanecen constante (Schluter 1988). Por lo tanto, tiene la ventaja de no analizar sobre el fitness sólo el efecto de un carácter, que podría estar influenciado por otros caracteres ignorados en el modelo bivariante. Este método es retrospectivo, basado en cambios observados en la distribución multivariante dentro de una generación, no en la respuesta evolutiva de la selección. Otras ventajas importantes del método son su fácil aplicabilidad a poblaciones naturales y su capacidad de ofrecer una estima directa de la selección (Mitchell-Olds and Shaw 1987, Johnston 1991). Debido a esto, este método ofrece indicaciones de la importancia de los rasgos morfológicos, ecológicos y conductuales que determinan el éxito en la reproducción y supervivencia, por lo que puede ser usado para verificar determinadas hipótesis ecológicas (Wiggins 1991), permitiendo además la comparación interpoblacional de las estimas de selección obtenidas (Johnston 1991).

Para utilizar el método de Lande and Arnold (1983), se debe construir una regresión lineal múltiple cuya variable dependiente es el fitness relativo de cada individuo muestreado de la población y las variables independientes son los valores de los rasgos fenotípicos medidos en cada individuo (Endler 1986). Normalmente el fitness relativo se obtiene dividiendo cada fitness absoluto por la

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

media de los fitness absoluto de toda la población (Futuyma 1986, Maynard Smith 1989, Widén 1991). Este método de análisis de selección interpreta cada coeficiente de regresión parcial del indicador del fitness sobre el conjunto de caracteres como el efecto directo de la selección sobre esos caracteres, después del ajuste provocado por el efecto indirecto del resto de los caracteres en el modelo (Crespi 1990). De esta forma, ofrece un método de testar estadísticamente el componente direccional de la selección sobre el fenotipo, ya que se supone que la selección sólo actuará sobre los caracteres cuyos coeficientes sean significativos. En la terminología de Lande and Arnold (1983), cada coeficiente de regresión es un "gradiente de selección direccional".

El análisis anteriormente descrito, al asumir que la relación entre variables es lineal, sólo puede analizar el componente direccional de la selección (Simms 1990). Sin embargo, para poder analizar el componente estabilizador o disruptivo de la selección, Lande and Arnold (1983) proponen una regresión cuadrática utilizando las mismas variables independientes, es decir, crear otro modelo multivariante pero introduciendo como variable independiente los cuadrados de las variables originales. Cuando el coeficiente de regresión es positivo se supone que actúa la selección estabilizadora, y cuando el coeficiente es negativo, la selección disruptiva. Endler (1986) propone que se introduzca en la regresión, en vez del término cuadrático, las desviaciones cuadráticas de cada rasgo fenotípico alrededor de su media (Jordan 1991). Estos coeficientes de regresión, tanto el original como el propuesto por Endler (1986), se denominan "gradiente de selección estabilizador/disruptivo". Este componente selectivo es delicado de cuantificar debido a que necesita un tamaño de muestra superior a 100 para que no genere errores grandes (Endler 1986, Wittzell 1991).

Recientemente ha surgido una fuerte oposición al empleo del método de Lande and Arnold (1983) en el estudio de la selección natural o fenotípica en poblaciones naturales (Schluter and Smith 1986, Mitchell-Olds and Shaw 1987, Schluter 1988, Crespi and Bookstein 1989, Crespi 1990). Al ser un modelo paramétrico, el modelo de regresión múltiple asume que la relación entre las variables es lineal, que no hay correlación entre los residuales, que las variables observadas son medidas sin error, que se distribuyen normalmente y que no hay causalidad recíproca entre las variables (Sokal and Rohlf 1981, Zar 1984, James and McCulloch 1990). Estos problemas puramente estadísticos se pueden evitar parcialmente transformando las variables para que cumplan los requisitos de normalidad y homocedasticidad, y eligiendo un modelo de regresión con error de tipo II para evitar el sesgo en la

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

cuantificación de dichas variables (Sokal & Rohlf 1981, pero ver Herrera 1992b). Sin embargo, la utilización del modelo de regresión en estudios de selección natural acarrea problemas de carácter biológico más difíciles de evitar. En primer lugar, se asume que los rasgos fenotípicos introducidos en el modelo describen completamente la relación entre el fenotipo y el fitness. Suponemos a priori que, según nuestro modelo, no existen variables desconocidas que expliquen cierta variabilidad en el fitness. En segundo lugar, también se asume que la selección ocurre independientemente sobre los caracteres, esto es, que dichos caracteres no interactúan en sus efectos sobre el fitness (Mitchell-Olds and Shaw 1987, Crespi & Bookstein 1989, Crespi 1990). Esto es complicado, porque cuando se trabaja con poblaciones naturales existen por una parte caracteres no analizados que inflan la importancia de los caracteres incluidos en el modelo, y por otra hay presencia de multicolinealidad entre las variables independientes (Mitchell-Olds & Shaw 1987, Edwards 1985). El problema de la existencia de caracteres ocultos o no medidos puede parcialmente evitarse mediante una selección cuidadosa de los caracteres a estudiar (Lande & Arnold 1983), lo cual es muy difícil cuando se trata de estudios exclusivamente observacionales (Mitchell-Olds & Shaw 1987). Para evitar la alta correlación entre variables independientes, Lande & Arnold (1983) sugirieron que se usaran exclusivamente los componentes principales más significativos de la matriz de correlación construidas con todas las variables predictoras originales (Simms 1990, Anholt 1991). Sin embargo, sólo el primer componente principal, y pocas veces también el segundo, corresponden a un factor legítimamente biológico. El resto de los componentes principales son sólo artefactos matemáticos sin significado biológico alguno (Crespi 1990). Además, esto interfiere con uno de los principales objetivos de un análisis multivariante de selección, que es determinar como la selección actúa sobre un complejo e integrado fenotipo expresado en los caracteres medidos originalmente.

Finalmente, como apuntan James and McCulloch (1990), sólo cuando se trabaja experimentalmente pueden ser interpretados los coeficientes de regresión como el efecto de cada variable independiente sobre la variable dependiente. Por esta razón, la utilización del modelo descrito debe complementarse con cuidadosas manipulaciones experimentales (Schluter 1988).

A pesar de todos estos inconvenientes, el método de Lande & Arnold (1983) puede ser utilizado para avanzar hipótesis sobre la fuerza de selección que serán verificadas experimentalmente (Mitchell-Olds and Shaw 1987, Jordano 1989).

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

b) Aplicación al estudio de H. spinosa.

El método anteriormente descrito fué aplicado al estudio de H. spinosa durante los años 1989, 1990 y 1991. El fitness relativo de cada plantas fué hallado dividiendo el número total de semillas producidas por dicha planta entre el valor medio de ese parámetro. El número de semillas de cada planta fué estimado a su vez multiplicando el número de flores iniciales (en el capítulo 1 he explicado como obtuve a su vez el número total de flores por planta) por cuatro (nº de óvulos que hay en cada flor de H. spinosa) para obtener el número total de óvulos por planta, y la cantidad resultante fué posteriormente multiplicada por el valor de la fertilidad femenina de cada planta (definida como la fracción de óvulos que pasaron a semillas). Los rasgos fenotípicos introducidos como variables independientes en el modelo de Lande & Arnold (1983) han sido los siguientes:

Tipo de carácter	Caracteres estudiados
Rasgos fenológicos	Sincronía de floración Duración de la floración Fecha de floración
Rasgos morfológicos	Densidad de flores Tamaño de la planta
Rasgos interactivos	Abundancia de polinizadores Fracaso de polinización Aborto de semillas en cada fruto Defensa frente a cuscuta Defensa frente herbívoros florales Defensa frente a las agallas Defensa frente a ungulados Defensa frente a los pardillos Defensa frente a los gorgojos

La resistencia defensiva frente a cada tipo de herbívoros fué definida de forma operacional ("bioassay approach", sensu Simms 1992), como la inversa de la proporción de tejido vegetal de cada planta dañado por cada tipo de herbívoro (Rausher & Simms 1989, Simms 1990, 1992). Según la propuesta de Crespi (1990), introdujimos en los modelo de regresión resultantes los rasgos fenotípicos originales, en vez de los componentes principales resultantes.

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

El método de LA trabaja a nivel de población durante una generación. Sin embargo, debido al diseño de marcaje que llevamos a cabo, el número promedio de plantas por población y año en las que pudo ser estimada el número de semillas total producidas fué muy pequeño (20, 10 y 10 por año en las poblaciones A, B y C, respectivamente). Sin embargo, si la relación estadística existente entre dos parámetros no varía espacio-temporalmente, dicha relación se mantiene constante aunque en el modelo introduzcamos los datos de diferentes poblaciones o años (Dowdy & Werden 1985). Por esta razón, para aumentar el tamaño de muestra y la robustez de las conclusiones obtenidas en el método de LA, exploramos si la relación existente entre el fitness relativo de cada planta y cada rasgo fenotípico variaba entre años o poblaciones. Para ello, llevamos a cabo sendos análisis de covarianza múltiple con término de interacción, en el que la variable dependiente fué el fitness relativo de las plantas, y las variables independientes fueron cada rasgo fenotípico. A continuación, en un modelo introdujimos como covariante la población de las plantas, y en el otro el año de estudio. Consideramos que la relación entre cada rasgo fenotípico y el fitness de las plantas variaba entre años o entre población cuando el término de interacción correspondiente fuese significativo (Campbell et al 1991, Herrera 1992a, Kelly 1992). Con estos análisis exploratorios comprobamos que la variabilidad espacial en los regímenes selectivos era muy fuerte mientras que la temporal era casi nula. Por esta razón, realizamos un modelo de LA para cada población de plantas por separado, considerando en conjunto los tres años de estudio.

Para que la selección ocurra es necesario que exista variación en el carácter (Grant & Grant 1989). Por este motivo, para cada población calculé adicionalmente la oportunidad de selección, medida como la varianza entre plantas en fitness relativo (Arnold & Wade 1984). Según estos autores, cuando no hay varianza en el fitness, no puede haber selección. Por este motivo es interesante el cálculo de este parámetro.

Método de selección fenotípica: II. Método de "via".

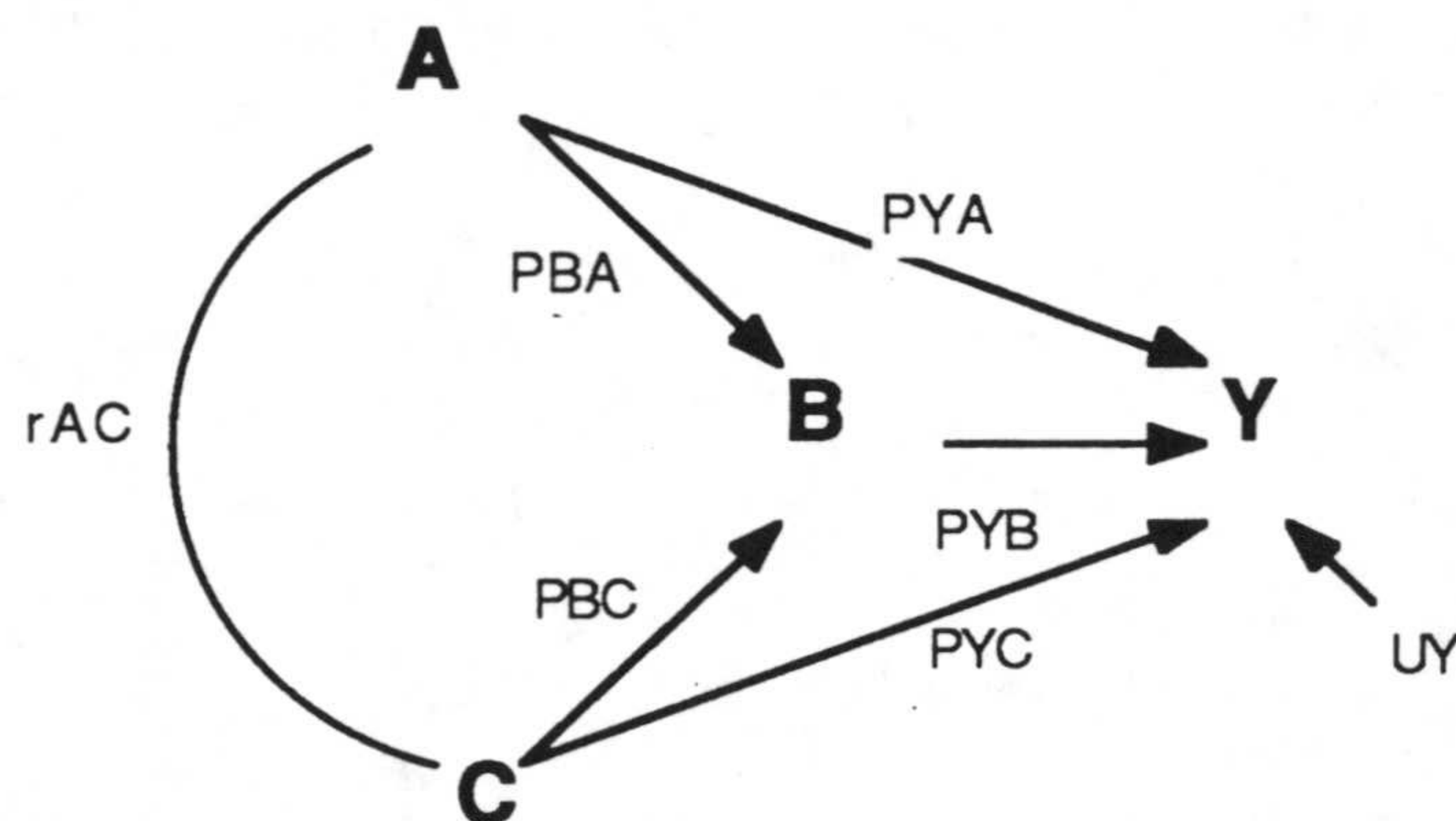
a) Bases teóricas

Este método fue desarrollado por Wright (1934) como alternativo al método descrito anteriormente en sistemas biológicos interactivos. Wright (1934) distinguió dos situaciones distintas de especial relevancia para el análisis de la selección, los sistemas ordenados en el tiempo en los que hay una

Selección fenotípica en *H. spinosa*: influencia de la herbivoría

relación causa-efecto entre las primeras variables y las últimas, y los sistemas con factores comunes no medidos (Li 1981, Kingsolver and Schemske 1991). El análisis de vía, en un sentido general, es la descomposición de las correlaciones observadas entre fitness y rasgos fenotípicos en un esquema causal múltiple actuando simultáneamente (Crespi and Bookstein 1989). Ha sido principalmente desarrollado por los genéticos de poblaciones, aunque su aplicación al estudio fenotípico de las poblaciones naturales se está extendiendo mucho.

El análisis de vía comienza con la construcción de un esquema de vía mostrando la relación entre todas las variables en el sistema, basado en un conocimiento a priori de dichas relaciones (Kingsolver and Schemske 1991). Cada grupo de variables dentro del modelo que estén directamente unidas constituyen un diagrama. Una línea con una única flecha en un extremo uniendo dos variables refleja una relación causal entre estas dos variables. Por ejemplo, en el diagrama de vía detallado a continuación, la variable B depende de la variable A en alguna medida. Una curva con una flecha en cada extremo refleja una relación de tipo no causal, una mera correlación entre variables como la que ocurre en el ejemplo entre A y C.



El análisis de vía permite descomponer la correlación total entre variables dependientes e independientes en cuatro componentes: dos causales, llamados efectos directos e indirectos, y dos no causales, denominados contribuciones falsas y no analizadas (Schemske and Horvitz 1988). Para las variables medidas, los coeficientes vía son los coeficientes de regresión parcial estandarizados, obtenidos a partir de una regresión múltiple sobre las variables estandarizadas para cada variable dependiente en el vía (Kingsolver and Schemske 1991). Una variable estandarizada es aquella que

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

tiene como media 0 y como desviación estandar 1 (Edwards 1985). En nuestro caso particular, hay dos posibles variables dependientes, B e Y, que son denominadas variables criterio (Sokal and Rohlf 1981), y tres variables independientes, A, C y de nuevo B, que son denominadas variables predictores (Sokal and Rohlf 1981). Algunas veces, aquellas variables que son independientes en un determinado diagrama del modelo y dependientes en otro se denominan variables resultados (Stanton et al 1991). La correlación total entre las variable predictores y la variable criterio (Y) viene dado por:

$$r_{AY} = P_{YA} + r_{AC}P_{YC} + P_{BA}P_{YB} \quad (1)$$

$$r_{CY} = P_{YC} + r_{AC}P_{YA} + P_{BC}P_{YB}$$

$$r_{BY} = P_{YB} + P_{BA}P_{YA} + P_{BA}P_{YC}$$

donde P_{YA} , P_{YB} y P_{YC} representan los efectos directos de cada variable independiente sobre Y, y son los coeficientes de regresión parcial estandarizados. Los términos $r_{AC}P_{YC}$ y $r_{AC}P_{YA}$ corresponden al componente no analizado de las variables A y C sobre Y, respectivamente. Se observa que la relación existente entre A y C es correlativa no causal, hecho que recogen estos términos con la incorporación del coeficiente de correlación r_{AC} . Los términos $P_{BA}P_{YB}$ y $P_{BC}P_{YB}$ son los efectos indirectos de A y C, respectivamente, sobre Y mediatizado por la variable B. Se halla simplemente multiplicando los coeficientes vía que aparecen a lo largo de la secuencia causal entre una variable predictor y una variable criterio. Por último, los términos $P_{BA}P_{YA}$ y $P_{BA}P_{YC}$ corresponde al componente falso de la correlación entre B e Y, debido al efecto de B sobre A y al efecto de B sobre C, respectivamente. Se considera imposible de cuantificar debido a que se origina según causas comunes (Schemske and Horvitz 1988, Stanton et al 1991). De los cuatro componente de la correlación analizados, sólo los directos e indirectos pueden ser medidos en una desarrollo empírico, y la suma de cada uno de ellos para cada variable es el coeficiente efecto de esa variable sobre la variable criterio considerada (Kingsolver and Schemske 1991). Este efecto representa el cambio esperado en la variable dependiente debido al cambio en cualquiera de las variables predictores.

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

El método de vía también considera las variables no medidas, bien porque no exista relación causal (variables no analizadas), bien porque exista una causa común entre ellas (variable falsa). En nuestro ejemplo viene representado por la relación causal nominada como $U\gamma$ y se calcula como la $\sqrt{(1-R^2)}$, donde R es la proporción de variación en la variable criterio que es explicado por el modelo de regresión que apliquemos.

El análisis de vía resuelve los dos problemas biológicos que surgen cuando utilizamos la regresión múltiple, esto es, el de la alta correlación entre caracteres fenotípicos y la acción de caracteres no medidos. En primer lugar, todos los investigadores partidarios del modelo de vía proponen que exista una elección no arbitraria de los caracteres medidos, y que el valor de los coeficientes vía se combinen con un robusto conocimiento de la biología del sistema para la interpretación sobre selección natural (Crespi and Bookstein 1989). De esta forma se evita la incorporación de caracteres que sean expresiones lineales de otros. En segundo lugar, evita el problema de los caracteres no analizados debido a que asume que los caracteres analizados sólo explican parcialmente la variabilidad del estimador del fitness (Crespi and Bookstein 1989).

Sin embargo, el análisis de vía, al usar regresiones paramétricas, asume de nuevo que la relación entre las variables es lineal, por lo que sólo puede ser utilizado para estimar el componente direccional de la selección. Además, este método también asume que las variables se distribuyen normal y homocedásticamente, que no existe correlación entre los residuales, que las variables observadas son medidas sin error y que no hay causación recíproca entre las variables. Como vimos para el método de Lande and Arnold (1983), estas condiciones se pueden resolver transformando adecuadamente las variables antes de introducirlas en el modelo, y escogiendo bien las variables a utilizar (Sokal and Rohlf 1981, Zar 1984). Otra limitación de este método es que al incorporar variables no medidas, los coeficientes de selección estimados (coeficientes vía) no pueden ser incorporados directamente en cualquier modelo de evolución fenotípica. Esto es debido a que, a diferencia del método anterior, no existe un aparato estadístico robusto que asocie cada carácter con una magnitud de acción sobre el fitness que pueda ser testada para averiguar su significación, ya que dichas estimas de selección no tienen asociada estimas de varianza. La importancia de esta última limitación depende de si el propósito del estudio es una predicción estadísticamente óptima de la respuesta de la selección en varios caracteres elegidos arbitrariamente o si es la explicación de la covarianza entre los

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

caracteres, variables no medidas y estimadores del fitness para determinar las causas y objetos de selección (Crespi and Bookstein 1989).

Por último, todos los autores que actualmente se inclinan sobre las ventajas de utilizar el análisis de vía observan una limitación metodológica en la aplicación de este o cualquier otro método exclusivamente observacional al estudio de la selección natural (Schemske and Horvitz 1988, Crespi 1990, Wade & Kalisz 1990, Kingsolver and Schemske 1991, Stanton et al 1991). De esta forma, Kingsolver and Schemske (1991) concluyen que el análisis de vía "no puede desplazar a métodos más directos de identificar los mecanismos de selección utilizando manipulaciones experimentales de fenotipos o de ambientes selectivos". Dichos autores sugieren que este método "puede desempeñar dos posibles papeles: el primero, utilizado de una manera exploratoria, puede servir para sugerir que rasgos están bajo selección. Sólo se puede testificar dichas hipótesis de manera experimental. El segundo, consiste en ver cual de los rasgos fenotípicos están más consistentemente relacionados con la variación en el fitness". Es decir, el método descrito, aunque robusto, tiene las limitaciones propias de un modelo observacional, que pueden incrementarse si no es utilizado de forma crítica y con un intenso conocimiento de la biología del organismo estudiado (Crespi and Bookstein 1989). Todos los autores coinciden en que es necesario un análisis experimental posterior al desarrollo del modelo de vía para poder concluir de forma precisa con que magnitud y de que forma actúa la selección natural.

b) Aplicación al estudio de H. spinosa

Al igual que el método de Lande & Arnold (1983), el método de vía ha sido aplicado al estudio de H. spinosa durante los años 1989, 1990 y 1991. Para cada población hemos contruido un diagrama de vía, basado en la información acumulada sobre la biología de esta planta desde 1988. Para ver que los modelos generados para cada población son diferentes entre sí, llevamos a cabo un contraste multivariante entre poblaciones utilizando como variables dependientes aquellos rasgos fenotípicos que aparecieron en todas las poblaciones. Los análisis estadísticos utilizados en este contraste han sido la Lambda de Wilks, la prueba de Pillai's Trace, la prueba de Hotelling-Lawley y la prueba de Roy's Max Rot ((JMP Inc. 1985). Aquellas variables que no cumplían los requisitos de normalidad, fueron transformadas previamente. Debido a que los análisis de covarianza realizados nos sugieren

Selección fenotípica en *H. spinosa*: influencia de la herbivoría

que la relación entre todas las variables estudiadas, predictoras o respuestas, no varía entre años, hemos mezclados en todos estos análisis los datos de todos los años para incrementar el tamaño de muestra..

Las variables predictoras utilizadas en la construcción de estos modelos han sido básicamente las mismas que las utilizadas en el método de Lande & Arnold (1983). Sin embargo, adscritos a la filosofía de este tipo de análisis (ver Crespi 1990), hemos utilizado la información biológica acumulada durante el período de estudio así como la información resultante de analisis estadísticos exploratorios para reducir las variables independientes menos importantes. Por ejemplo, las tres variables de caracter fenológico utilizadas como predictoras en el análisis de regressión múltiple (fecha de floración, duración de la floración y fenología de la floración) han sido reducida a una combinación lineal de ellas que hemos denominado "Fenología". Para ello, llevamos a cabo un análisis de componente principales con dichas variables y extrajimos los dos componentes principales que explicaban el 90% de la variabilidad (Tabla 1). A continuación, en todos los modelos de vía contruidos hemos introducidos ambos componentes denominados Fenología I y II. Debido a que la relación entre estas variables predictoras y la variable dependiente ha sido en todos los casos de magnitud similar y de igual sentido, dichas variables han sido resumida en una sola.

	FACTOR 1	FACTOR 2	FACTOR 3
AutoValor	1.5976	1.0950	0.3074
Porcentaje de varianza explicado	53.2531	36.5009	10.2459
Porcentaje acumulado	53.2531	89.7541	100.0000
Vectores			
Sincronía de floración	-0.2111	0.8980	0.3861
Duración de floración	0.7267	-0.1200	0.6764
Fecha de floración	0.6537	0.4234	-0.6272

Tabla 1. Resumen del análisis de componente principales realizado con las tres variables fenológicas especificadas.

Estudio experimental de la herbivoría por cabra montés

Despues de los resultados obtenidos durante los cuatro años de estudio observacional, diseñamos en 1992 una experiencia para comprobar el efecto de la cabra montés sobre el éxito reproductivo de la

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

planta en una población fuertemente herbivorizada, la población C, y en otra levemente herbivorizada, la población B. Al principio del período de fructificación marcamos 10 inflorescencias de 30 plantas elegidas al azar de la población B. 10 plantas fueron cubiertas con un malla para impedir el acceso de las cabras, formando el tratamiento Exclusión de Cabras. En otras 10 plantas pelamos todos las espinas que crecían rodeando a las inflorescencias marcadas en un radio de 5 cms, formando el tratamiento Facilitación de Cabras, y las restantes 10 plantas se dejaron como Control para apreciar la magnitud de herbivoría natural por cabra. En la población C repetimos el protocolo anterior. Al final del período de fructificación, justo antes de la dispersión de semillas, recogimos las infrutescencias que quedaban. En el laboratorio abrimos cada fruto según hemos explicado en capítulos anteriores y contamos el número de semillas intactas.

La comparación entre tratamientos de la intensidad de herbivoría, definida como la proporción de inflorescencias marcadas que fueron consumidas por cabra montés, se hizo mediante análisis de contingencia, debido a la naturaleza categórica de la variable dependiente. El efecto que tiene la cabra sobre el éxito reproductivo de las plantas, estimado como la fertilidad femenina, mediante análisis de varianza, por tratarse de una variable continua. Los datos fueron transformados según el arcoseno de la raíz cuadrada. En esta análisis contrastamos la proporción de óvulos que pasaron a semillas en las plantas control frente a la proporción obtenida para las plantas excluidas de cabra. Para ver si la identidad de las plantas afectó a la fertilidad femenina, absorbiendo parte de la supuesta variabilidad explicada por los tratamiento, llevamos a cabo un análisis de varianza encajado, en el que consideramos como factor principal el tratamiento y como factor encajado la planta

Experiencias de adición de polen

Derivado también del estudio observacional previo, llevamos a cabo en 1991 una experiencia de adición experimental de polen. Para ello, en una planta elegida arbitrariamente en la población B marcamos 20 inflorescencias antes del comienzo de la floración. Cuando los capullos empezaron a abrir, depositábamos mediante un pincel granos de polen provenientes de otras plantas distintas en las flores recién abiertas de 10 de las 20 inflorescencias. Las polinizaciones se hicieron con una periodicidad de 1-2 días, durante todo el período de floración de la planta. Cada flor recibió granos de

Selección fenotípica en *H. spinosa*: influencia de la herbivoría

polen al menos durante dos días consecutivos, y provenientes de varios padres, aumentando así la eficacia de las polinizaciones artificiales. Estas inflorescencias constituyen el Grupo Experimental. Las restantes 10 inflorescencias se dejaron bajo polinización natural (Grupo Control). En total, polinizamos 134 flores, dejando como control 121.

RESULTADOS

Análisis de factores claves.

El análisis de factores claves no muestra grandes discrepancias entre años. De hecho, como se observa en la figura 1, las curvas de pérdida acumulada de potencial reproductivo en cada fase predispersiva fueron prácticamente iguales para los tres años de estudio. Los tres años en que fué aplicado, la herbivoría por cabra fué el principal factor de mortalidad de óvulos de *H. spinosa* (Tabla 1), oscilando el porcentaje de óvulos muertos por este factor entre el 36.4 y el 42.3%. Por esta razón, las pendientes de regresión entre dicho factor y la pérdida total de óvulos fueron siempre las mayores, oscilando entre 1.4 y 1.8. Ningún otro factor alcanzó valores de pendiente de regresión comparables a los de la cabra montés.

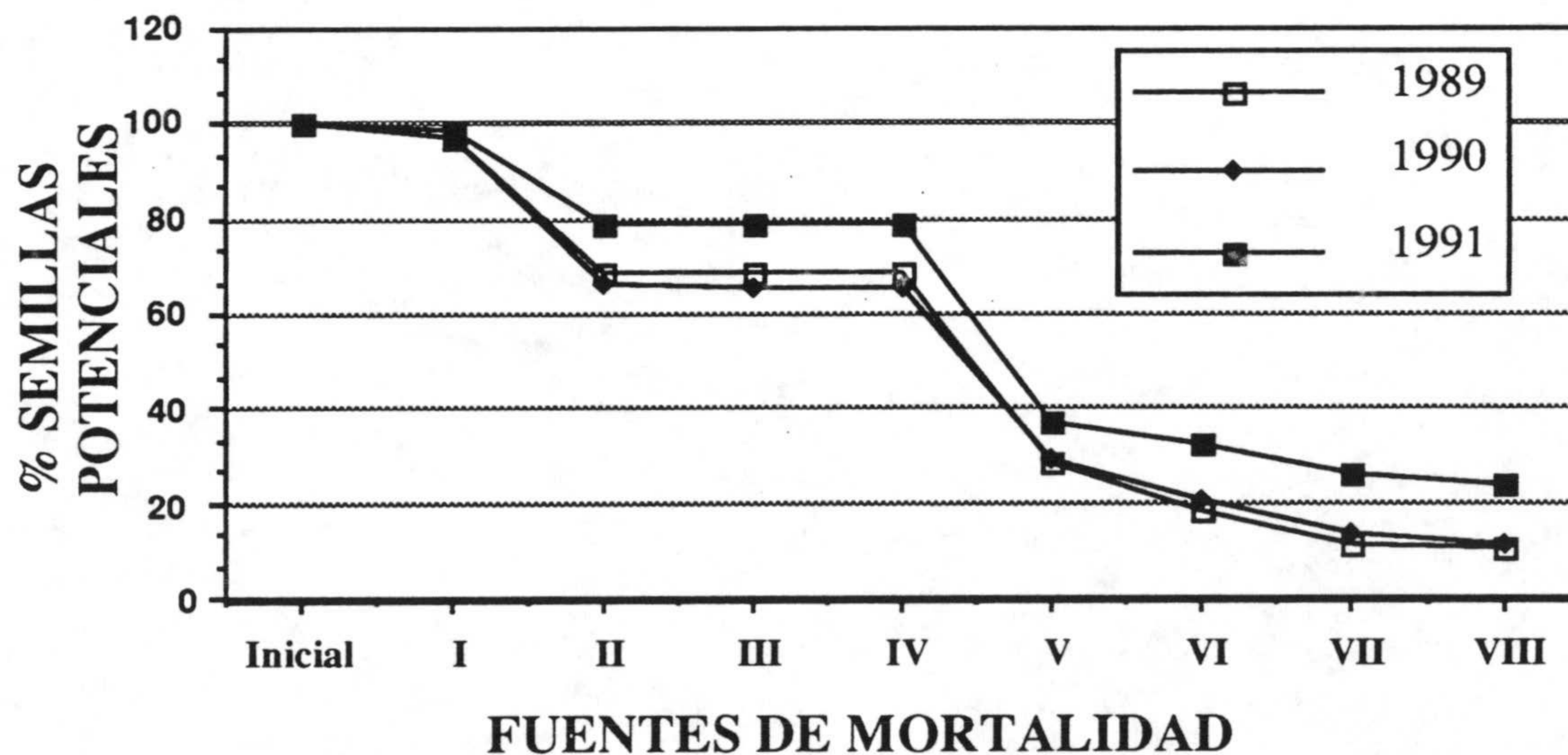


Figura 1. Curvas de pérdida acumulada de potencial reproductivo, expresado como el porcentaje de óvulos que fracasan en pasar a semillas, en *H. spinosa* para cada año. Los factores de pérdida parciales se explican en la Tabla 1.

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

1989

					FACTORES CLAVES		
	Factor de mortalidad	Media	SE	CV	Pendien.	r	Sign.
I	Herbivoría floral	0.032	0.012	238.53	0.367	0.169	0.010
II	Fracaso poliniz.	0.285	0.029	64.91	-0.364	0.032	0.279
III	Agallas	0.000	-	-	-	-	-
IV	Cuscuta	0.000	-	-	-	-	-
V	Cabra	0.396	0.047	74.31	1.487	0.244	0.001
VI	Pardillo	0.103	0.015	93.24	-0.291	0.057	0.151
VII	Aborto de sem.	0.070	0.012	80.32	0.043	0.003	0.757
VIII	Gorgojos	0.011	0.003	147.43	-0.038	0.028	0.317

1990

					FACTORES CLAVES		
	Factor de mortalidad	Media	SE	CV	Pendien.	r	Sign.
I	Herbivoría floral	0.032	0.007	129.37	0.059	0.009	0.562
II	Fracaso poliniz.	0.308	0.032	65.86	0.173	0.006	0.645
III	Agallas	0.0002	0.0001	540.00	-0.001	0.011	0.539
IV	Cuscuta	0.0001	0.0001	632.46	0.002	0.027	0.328
V	Cabra	0.364	0.042	72.75	1.423	0.217	0.003
VI	Pardillo	0.088	0.015	108.45	0.115	0.007	0.602
VII	Aborto de sem.	0.073	0.010	85.10	-0.479	0.286	0.001
VIII	Gorgojos	0.020	0.006	177.73	-0.041	0.006	0.631

1991

					FACTORES CLAVES		
	Factor de mortalidad	Media	SE	CV	Pendien.	r	Sign.
I	Herbivoría floral	0.016	0.001	195.49	-0.062	0.084	0.074
II	Fracaso poliniz.	0.193	0.040	104.00	-0.432	0.129	0.024
III	Agallas	0.0004	0.0001	143.35	0.001	0.001	0.938
IV	Cuscuta	0.0001	0.0001	624.50	-0.002	0.072	0.098
V	Cabra	0.423	0.066	97.48	1.843	0.724	0.001
VI	Pardillo	0.045	0.004	133.72	-0.283	0.469	0.001
VII	Aborto de sem.	0.062	0.020	83.10	0.086	0.040	0.228
VIII	Gorgojos	0.024	0.001	151.60	-0.118	0.233	0.002

Tabla 1. Magnitud de pérdida de potencial reproductivo para cada año, expresado en tanto por uno, y la pendiente de regresión, así como su significación estadística, entre cada factor de mortalidad y la proporción global de pérdida de potencial reproductivo en H. spinosa.

Selección fenotípica en *H. spinosa*: influencia de la herbivoría

A diferencia de lo que ocurre a nivel temporal, a nivel espacial (entre poblaciones) si existe variabilidad en la importancia de los diferentes factores de mortalidad de óvulos de *H. spinosa*. De hecho, el factor clave en la población A fué la herbivoría por ungulados, seguido por herbivoría floral (Tabla 2). En las plantas de la población B el factor clave de mortalidad fué el fracaso en la polinización de flores, seguido por la herbivoría producida por vertebrados, por pardillo y el aborto de semillas dentro de fruto (Tabla 2). Finalmente, el factor de mortalidad clave en las plantas de la población C fué la herbivoría por vertebrado, que en esta caso particular se debe exclusivamente a la acción de la cabra montés, obteniéndose incluso para los restantes factores una pendiente de regresión negativa (Tabla 2). Por lo tanto, como se observa en la figura 2, la forma de las curvas de pérdida acumulativa del potencial reproductivo varía dependiendo de la población de plantas.

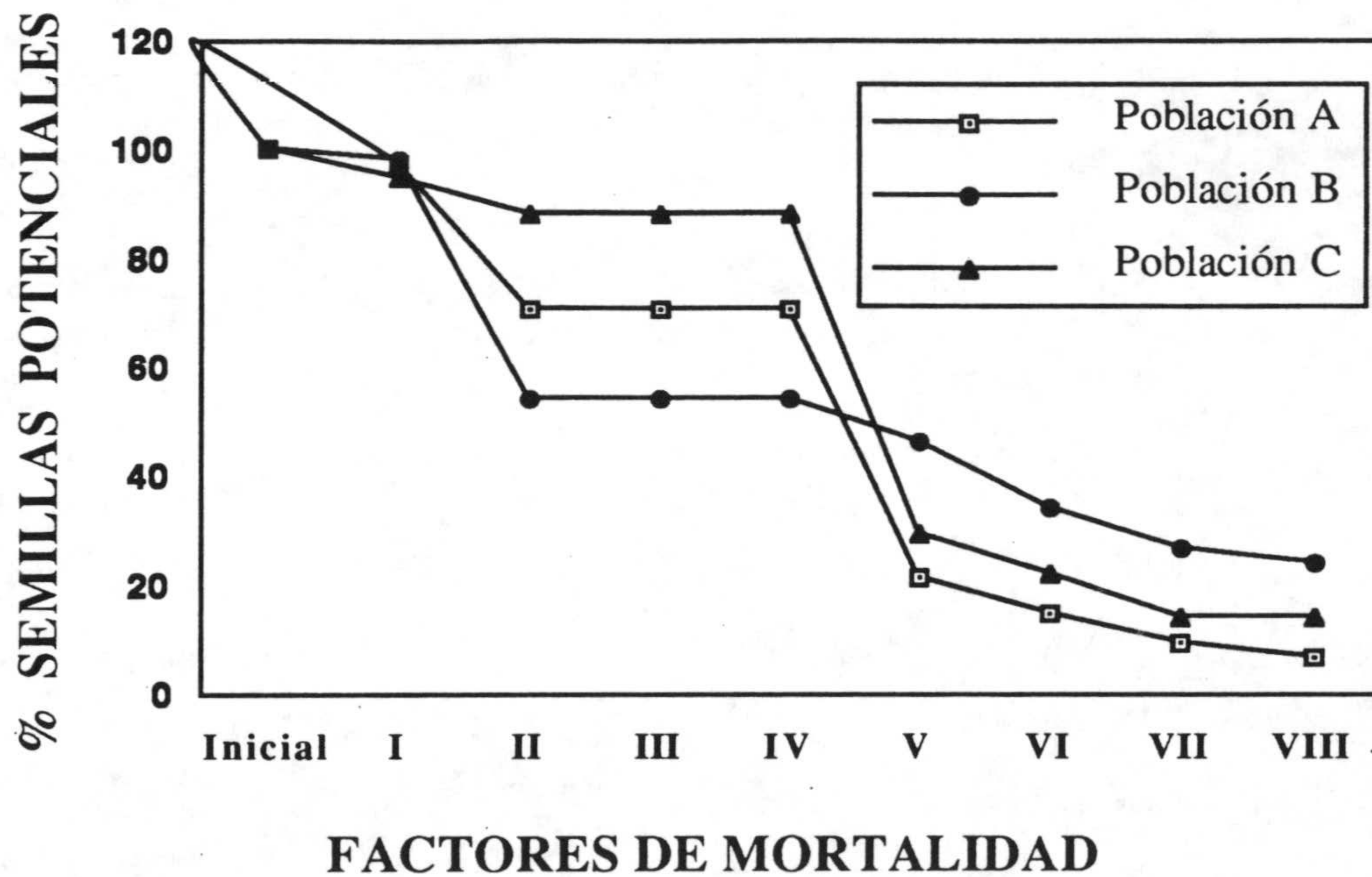


Figura 2. Curvas de pérdida acumulada de potencial reproductivo, expresado como el porcentaje de óvulos que fracasan en pasar a semillas, en *H. spinosa* para cada población. Los factores de pérdida parciales se explican en la Tabla 1.

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

Pobl. A					FACTORES CLAVES		
Factor de mortalidad	Media	SE	CV	Pendien.	r	Sign.	
I Herbivoría floral	0.034	0.012	220.62	0.364	0.152	0.012	
II Fracaso poliniz.	0.256	0.026	63.79	-0.371	0.039	0.220	
III Agallas	0.001	0.0001	134.01	-0.0003	0.001	0.843	
IV Cuscuta	0.0004	0.0001	429.96	-0.0002	0.001	0.914	
V Cabra	0.503	0.041	51.29	1.438	0.305	0.002	
VI Pardillo	0.053	0.011	134.11	-0.053	0.003	0.727	
VII Aborto de sem.	0.064	0.008	83.18	-0.082	0.013	0.487	
VIII Gorgojos	0.012	0.003	158.93	-0.103	0.151	0.013	

Pobl. B					FACTORES CLAVES		
Factor de mortalidad	Media	SE	CV	Pendien.	r	Sign.	
I Herbivoría floral	0.025	0.006	151.75	0.070	0.056	0.154	
II Fracaso poliniz.	0.434	0.026	37.92	0.723	0.588	0.001	
III Agallas	0.0004	0.0001	138.28	-0.0003	0.001	0.884	
IV Cuscuta	0.0001	0.0001	624.50	-0.002	0.099	0.054	
V Cabra	0.080	0.018	138.25	0.362	0.194	0.006	
VI Pardillo	0.122	0.015	76.88	0.140	0.041	0.224	
VII Aborto de sem.	0.070	0.010	84.05	0.123	0.073	0.107	
VIII Gorgojos	0.028	0.005	112.00	-0.122	0.222	0.003	

Pobl. C					FACTORES CLAVES		
Factor de mortalidad	Media	SE	CV	Pendien.	r	Sign.	
I Herbivoría floral	0.020	0.006	174.37	-0.120	0.132	0.025	
II Fracaso poliniz.	0.102	0.018	111.95	-0.201	0.043	0.211	
III Agallas	0.0003	0.0006	141.08	-0.0002	0.004	0.691	
IV Cuscuta	0	-	-	-	-	-	
V Cabra	0.592	0.049	52.00	1.480	0.504	0.001	
VI Pardillo	0.064	0.014	135.55	-0.086	0.011	0.527	
VII Aborto de sem.	0.085	0.011	83.43	-0.148	0.049	0.189	
VIII Gorgojos	0	-	-	-	-	-	

Tabla 2. Magnitud de pérdida de potencial reproductivo para cada población, expresado en tanto por uno, y la pendiente de regresión, así como su significación estadística, entre cada factor de mortalidad y la proporción global de pérdida de potencial reproductivo en H. spinosa.

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

Análisis de selección fenotípica. I. Método de Lande & Arnold (1983).

Los coeficientes de correlación de Pearson entre cada pareja de rasgo fenotípico no adquiere valores muy altos (Tabla 3). Por este motivo, introdujimos en cada modelo de LA construido el valor original de cada rasgo fenotípico. La relación existente entre cada rasgo fenotípico y la fecundidad realizada de cada planta no varía entre años, salvo para el caso del tamaño de planta (Tabla 4). Por el contrario, existe para bastante rasgos fenotípicos (tamaño de la planta, aborto de semillas, herbivoría por cabra y fracaso de polinización) una heterogeneidad significativa en las pendientes de regresión obtenidas para cada población frente a la fecundidad realizada de las plantas (Tabla 5). El caso extremo aparece en rasgos fenotípico como la herbivoría por gorgojo o el parasitismo por cuscuta, que sólo existe en las poblaciones A y B consideradas en el estudio. Todos estos hechos sugieren que los modelo de selección deben utilizarse por separado para cada población. Para aumentar el tamaño de muestra, después de haber testificado la homogeneidad de las pendientes de regresión entre años, en cada uno de los tres modelo de LA construidos usamos los datos de los tres años mezclados.

A	Pardillo floral	Herbiv. floral	Fracas poliniz.	Gorgoj	Cuscut	Agalla	Aborto semilla	Talla planta	Abund. poliniz.	Sincr. floral	Durac. floral	Fecha floral
Cabra	-0.48*	-0.20	-0.72**	-0.46*	-0.02	0.00	-0.04	0.03	-0.43*	0.26	0.19	0.22
Pardillo		0.05	0.23	0.08	-0.05	-0.07	0.01	-0.03	0.17	-0.26	-0.00	0.06
Herbiv. floral			0.16	0.11	-0.03	-0.03	-0.01	-0.00	0.07	-0.03	-0.09	-0.13
F. poliniz.				0.24	-0.03	-0.03	-0.07	0.03	0.42*	-0.38	-0.20	-0.34
Gorgojo					0.27	0.25	0.01	-0.11	0.30	-0.01	-0.26	-0.30
Cuscut.						-0.07	-0.19	0.10	-0.04	-0.07	0.10	-0.17
Agalla							0.12	-0.02	-0.10	0.11	-0.26	-0.20
A. semilla								0.11	0.00	0.08	0.08	0.10
Talla planta									0.00	-0.05	-0.06	-0.33
Ab. poliniz.										-0.23	-0.10	-0.31
Sincronía fl.											-0.31	0.12
Duración fl.												0.57*

B	Pardillo floral	Herbiv. floral	Fracas poliniz.	Gorgoj	Cuscut	Agalla	Aborto semilla	Talla planta	Abund. poliniz.	Sincr. floral	Durac. floral	Fecha floral
Cabra	-0.01	-0.00	-0.05	-0.00	-0.00	0.00	-0.00	31.43	-3.86	0.01	0.34	0.90
Pardillo		0.00	0.00	0.00	-0.00	-0.00	0.00	-10.62	0.42	-0.00	-0.00	0.06
Herbiv. floral			0.00	0.00	-0.00	-0.00	-0.00	-0.03	0.11	-0.00	-0.03	-0.03
F. poliniz.				0.00	-0.00	-0.00	-0.00	22.82	2.34	-0.01	-0.22	-0.88
Gorgojo					0.00	0.00	0.00	-9.46	0.20	-0.00	-0.03	-0.09
Cuscut.						-0.00	-0.0	0.25	-0.00	-0.00	0.00	-0.00
Agalla							0.000	-0.05	-0.00	0.00	-0.00	-0.00
Ab. semilla								24.52	0.00	0.00	0.03	0.08
Talla planta									377.40	-26.50	-1217	-15230
Ab. poliniz.										-0.86	-14.8	-110.0
Sincronía fl.											-0.24	0.21
Duración fl.												38.21

Tabla 3. Valores de correlación de Pearson (A) y covarianzas (B) entre todas las variables usadas en el modelo de regresión múltiple de Lande y Arnold (1983). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

Selección fenotípica en *H. spinosa*: influencia de la herbivoría

Fuentes de variación	gl	Suma de cuadrados	Media de cuadrados	Valor de F	Signif.
Sincronífl. x año	3	9.225	3.075	1.902	0.1377
Duración fl. x año	3	10.508	3.503	2.167	0.1002
Fecha fl. x año	3	2.114	0.705	0.436	0.7279
Densidad fl. x año	3	4.383	1.461	0.904	0.4441
Tamaño pl. x año	3	39.143	19.571	12.108	0.0001
Abund. pol. x año	3	8.645	2.882	1.783	0.1590
Cuscuta x año	3	1.921	0.640	0.396	0.7562
Agallas x año	3	1.688	0.563	0.348	0.7906
Aborto x año	3	10.430	3.477	2.151	0.1022
Cabra x año	3	6.030	2.010	1.243	0.3011
Pardillo x año	3	9.094	3.031	1.875	0.1423
Florícolas x año	3	1.392	0.464	0.287	0.8345
Frac. pol. x año	3	7.070	2.357	1.458	0.2341
Gorgojos x año	3	0.476	0.159	0.098	0.9608
Año	2	8.600	4.300	2.660	0.0774
Residuales	66	106.680	1.616		

Tabla 4. Resultado del análisis de covarianza para testar la homogeneidad de las pendientes de regresión entre años para cada variable fenotípica y el fitness relativo de las plantas. Sólo se muestran los términos de interacción y el efecto del covariante "año" (ver métodos).

Fuentes de variación	gl	Suma de cuadrados	Media de cuadrados	Valor de F	Signif.
Sincronífl. x poblac	3	7.199	2.400	1.098	0.3555
Duraciónfl. x poblac	3	3.781	1.260	0.577	0.6321
Fecha fl. x poblac	3	4.428	1.476	0.676	0.5698
Densidad fl. x poblac	3	1.172	0.391	0.179	0.9104
Tamaño pl. x poblac	3	31.462	10.487	4.801	0.0042
Abund. pol. x poblac	3	12.206	4.069	1.862	0.1436
Agallas x poblac	3	7.927	2.642	1.210	0.3125
Aborto x poblac	3	22.604	7.535	3.449	0.0210
Cabra x poblac	3	21.646	7.215	3.303	0.0250
Pardillo x poblac	3	2.705	0.902	0.413	0.7444
Florícolas x poblac	3	12.624	4.208	1.926	0.1333
Frac. pol. x poblac	3	60.367	20.122	9.211	0.0001
Población	2	7.688	3.844	1.759	0.795
Residuales	72	157.295	2.185		

Tabla 5. Resultado del análisis de covarianza para testar la homogeneidad de las pendientes de regresión entre poblaciones para cada variable fenotípica y el fitness relativo de las plantas. Sólo se muestran los términos de interacción y el efecto del covariante "población" (ver métodos).

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

Los modelos de selección fenotípica de LA realizados para cada población de plantas muestran resultados muy curiosos. En la población A, el modelo global se correlaciona estadísticamente con la variable dependiente, explicando el 80% de su variabilidad. En esta población, el factor más intensamente relacionado con el fitness de H. spinosa, y que por lo tanto presumiblemente estará más fuertemente influenciado por la selección natural, es el tamaño de las plantas. Así, las plantas más grandes dispersan proporcionalmente más semillas que las plantas más pequeñas. La resistencia a la herbivoría por ungulado, que en esta población la efectúa casi exclusivamente el ganado doméstico, es el siguiente factor en importancia que se relaciona funcionalmente con las plantas, presumiblemente siendo también objeto de selección natural. En este caso el signo del gradiente de selección es negativo, ya que las plantas que padecen más herbivoría por ganado doméstico (aquellas con menor defensa operacional frente a los ungulados, sensu Pimms 1990) son las que dispersan menos semillas. A continuación, el fracaso de polinización de flores fue el siguiente rasgo relacionado con el fitness de la planta. La granivoría por pardillo y la abundancia de polinizadores, con signos negativos y positivos en el gradiente de selección respectivamente, son los restantes rasgos fenotípicos significativamente correlacionados con la fecundidad realizada de las plantas. Por lo tanto, en la población A existen cinco rasgos de los analizados sobre los que presumiblemente puede actuar la selección natural.

En la población B el modelo global de selección fenotípica también es significativo, explicando el 78.1% de la variabilidad en la fecundidad realizada de las plantas. Sin embargo, en esta población sólo dos rasgos fenotípicos, el fracaso de polinización y el aborto de semillas, pueden estar influidas por la selección. Como observamos en la tabla 6, las plantas con una mayor abscisión de flores debido a no polinización son las que producen y dispersan un menor número de semillas. Curiosamente el gradiente de selección obtenidos para el aborto de semillas es positivo, lo que indica que aquellas plantas con mayor tas de aborto son las que tienen mayor fecundidad realizada.

Por último, el modelo hallado para la población C también es significativo, explicando un 55.3% de la variable dependiente (Tabla 6). En esta población, el rasgo más fuertemente correlacionado con la producción de semillas por planta es la herbivoría por cabra montés. El gradiente de selección obtenido indica que de forma bastante robusta las plantas más herbivorizadas por este

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

ungulado son las que producen una menor cantidad de semillas. También obtuvimos en esta población un gradiente de selección significativo para el rasgo fenotípico fracaso de polinización.

Globalmente, los rasgos fenotípicos que están funcionalmente relacionados con el fitness de cada planta de forma más intensa son el fracaso de polinización de las flores y el daño producido por la herbivoría de ungulados. Los resultados también sugieren que las presiones selectivas pueden actuar sobre diversos rasgos fenotípicos de las plantas dependiendo de la población estudiada. Existe, por tanto, variabilidad espacial en los regímenes de selección natural.

	POBLACION A			POBLACION B			POBLACION C		
	β	SE	t	β	SE	t	β	SE	t
Sincronía fl.	0.286	2.281	1.085	-0.172	2.995	0.994	0.171	4.258	0.661
Duración fl.	0.363	0.048	1.331	-0.143	0.101	0.880	0.153	0.087	0.673
Fecha fl.	0.240	0.026	1.571	-0.189	0.063	0.965	0.285	0.056	1.227
Densidad fl.	0.037	0.027	0.331	0.340	0.035	0.196	-0.013	0.044	0.083
Tamaño pl.	0.599	0.001	4.623****	0.312	0.001	1.586	0.358	0.001	1.710
Abund. pol.	0.329	0.006	2.534*	0.265	0.011	1.611	0.006	0.083	0.031
Cuscuta	-0.192	132.010	1.439	0.025	314.951	0.836	---		
Agallas	-0.021	160.080	0.176	-0.104	375.292	0.824	0.032	573.770	0.286
Aborto	0.118	2.634	0.897	0.335	5.538	2.102*	0.060	3.937	0.286
Cabra	-1.247	1.224	4.258****	-0.233	2.552	1.657	-1.133	1.297	3.922****
Pardillo	-0.358	1.765	2.979**	-0.101	3.594	0.665	-0.330	2.903	1.738
Florícolas	0.040	1.505	0.363	-0.186	6.867	1.444	-0.255	7.117	1.426
Frac. pol.	-0.943	1.648	3.713***	-0.456	1.893	3.112**	-0.553	3.110	2.208*
Gorgojos	0.159	10.007	0.890	-0.198	11.408	1.102	---		
MODELO GLOBAL	$R^2=0.800, F=6.550****$			$R^2=0.781, F=5.337****$			$R^2=0.553, F=2.471**$		

Tabla 6. Resultado de la diferencia entre poblaciones en los análisis de selección fenotípica de Lande & Arnold (1983) sobre los caracteres de H. spinosa listados a la izquierda de la tabla (ver texto para explicación). Se expresa el gradiente de selección estandarizado (β), su error estandar (SE) y la significación estadística según la t de Student (* $0.05 < p < 0.1$, ** $p < 0.05$, **** $p < 0.0001$).

Oportunidades para la selección

En la población B existe mayor variabilidad en el fitness relativo de las plantas, seguido de la población C y por último la población A (Tabla 7). Supuestamente, existe por tanto una mayor oportunidad para que la selección ocurra en las plantas de la población B.

	Oportunidad para selección				
	SD	SE	V	CV	rango
Población A	1.045	0.165	1.093	104.535	0-3.508
Población B	2.042	0.336	4.168	204.168	0-9.787
Población C	1.347	0.219	1.814	134.698	0-7.380

Tabla 7. Oportunidad para que ocurra la selección natural en cada población, medida como la desviación típica (SD), el error típico (SE), la varianza (V), el coeficiente de variación (CV) y el rango de los valores de fitness relativo para cada planta. La media es 1.

Metodo de selección fenotípica. II. Método de "vía".

Al igual que para el método de estudio de la selección anteriormente aplicado, este método se utilizará para cada población por separado, mezclando los datos de los tres años de estudio.

En la población A, después de los cuatro años de estudio, hemos construido un modelo causal, representado por el diagrama de vía que aparece en la figura 3, en el que dos componentes relativo –la producción de frutos y el número de semillas por fruto– afectan a la fecundidad de las plantas (variable criterio del modelo). Los rasgos fenotípicos de carácter fenológico, morfológico o interactivo que hemos considerado importante para la producción de semillas de las plantas de esta población se distribuyen afectando a cada uno de los dos componentes del fitness nombrados anteriormente como se observa en la figura 3. En la Tabla 9a aparecen los resultados de analizar el efecto que cada una de las variables predictoras del modelo provoca en cada uno de los tres componentes del fitness, que aparecen por tanto como variables resultados, mientras que en la Tabla 9b se muestra el coeficiente efecto de cada variable predictora sobre la variable criterio, así como los diversos efectos directos e indirectos.

Selección fenotípica en *H. spinosa*: influencia de la herbivoría

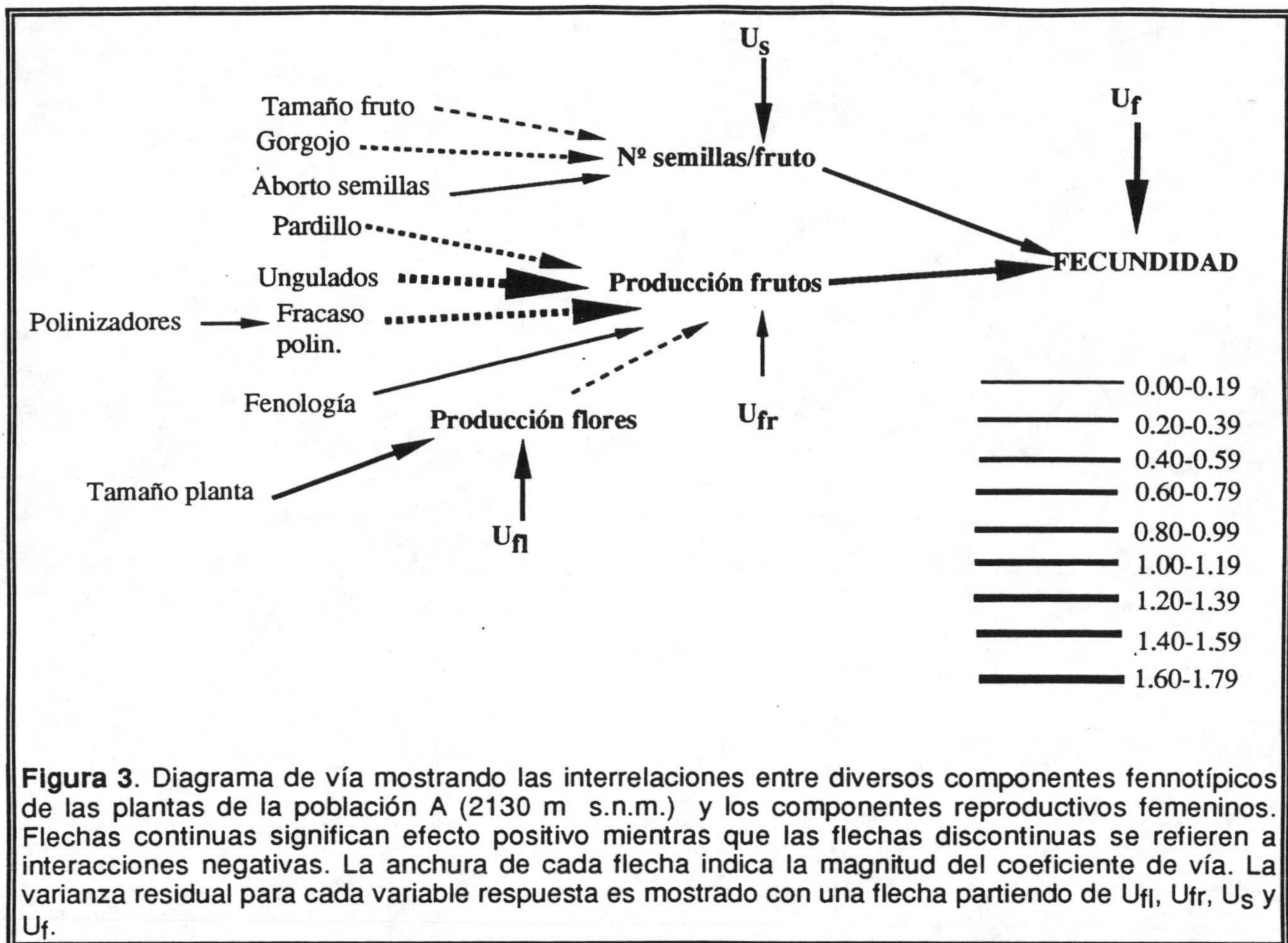


Figura 3. Diagrama de vía mostrando las interrelaciones entre diversos componentes fenotípicos de las plantas de la población A (2130 m s.n.m.) y los componentes reproductivos femeninos. Flechas continuas significan efecto positivo mientras que las flechas discontinuas se refieren a interacciones negativas. La anchura de cada flecha indica la magnitud del coeficiente de vía. La varianza residual para cada variable respuesta es mostrado con una flecha partiendo de U_{fl} , U_{fr} , U_s y U_f .

Como observamos en la Tabla 8a, el fracaso de polinización, la herbivoría por cabra y la granivoría por pardillo afectaron significativamente a la producción de frutos de forma negativa, mientras que la predación por gorgojos redujo significativamente el número de semillas maduras por fruto y el tamaño de la planta afectó de forma intensa al número de flores producidos por cada individuo. Salvo el diagrama de vía construido con la variable "Fracaso de polinización" como dependiente, los restantes diagramas de vía parciales fueron significativos. Las dos variables resultados –producción de frutos y número de semillas por fruto– afectaron significativamente a la fecundidad final de las plantas, explicando en conjunto un 70% de la variabilidad entre plantas en este rasgo. La producción de frutos fue el componente del fitnes que obtuvo un valor del coeficiente de vía mayor (0.800). Además, este parámetro fué también el que obtuvo un mayor valor de R^2 en el diagrama. Mientras que los rasgos fenotípicos no explicaron más del 20% de la variabilidad en las restantes variables resultados, el 85% de la variabilidad entre plantas en producción de frutos fué explicado por los rasgos fenotípicos considerados.

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

A) Variables criterios	Variables predictores	Coefic. de vía	SE	t de Student	R ²	F
Frac. de poliniz.	Abundanc. polin.	0.009	0.001	0.614	0.090	0.376
Producción flores	Tamaño planta	0.464	0.144	3.096**	0.199	9.424**
Producción frutos	Cabra	-1.721	0.061	13.532****	0.849	30.977****
	Pardillo	-0.425	0.132	5.452****		
	Frac. pol.	-1.262	0.095	9.835****		
	Producc. flores	-0.036	0.003	0.514		
	Fenología	0.048	0.011	0.572		
Nº semillas/fruto	Gorgojos	-0.388	0.910	2.215*	0.172	2.429*
	Tamaño fruto	-0.006	0.003	0.038		
	Aborto semillas	0.057	0.314	0.334		
Fecundidad	Nº semillas /fruto	0.359	562.6	3.884***	0.705	44.213****
	Producc. frutos	0.822	469.1	8.918****		

B) Variable criterio	Variables predictores	Efectos Directos	Efectos Indirectos	Coefficiente Efecto
Fecundidad	Producción fruto	0.800	0	0.800
	Nº semillas/fruto	0.349	0	0.349
	Producción flores	0	-0.029	-0.029
	Tamaño planta	0	-0.013	-0.013
	Aborto semillas	0	0.033	0.033
	Tamaño fruto	0	-0.003	-0.003
	Gorgojos	0	-0.146	-0.146
	Abundanc. polin.	0	-0.100	-0.100
	Fenología	0	0.039	0.039
	Frac. pol.	0	-1.010	-1.010
	Cabra	0	-1.420	-1.420
	Pardillo	0	-0.325	-0.325

Tabla 9. Resultado del análisis de vía para las plantas de la población A. A): Valores de los coeficiente de vía de cada variable predictora sobre cada variable criterio definida en el diagrama de la figura 3, así como su error típico (SE) y el test estadístico para averiguar su significación. B): Efecto global de cada variable predictora sobre la fecundidad de las plantas, medido como el coeficiente efecto (ver métodos).

Cuando integramos los efectos directos e indirecto de cada variable predictora sobre la fecundidad final, obtenemos los coeficientes efectos expuestos en la Tabla 8b. Debido principalmente a la correlación tan alta entre la fecundidad y la producción de frutos que ocurre en las plantas de la población A, las dos variables predictoras con coeficientes efecto mayores son la herbivoría por ungulados y el fracaso en la polinización. Como vemos en la figura 3, el efecto que ambas variables tienen sobre la fecundidad es exclusivamente indirecto y de carácter negativo. A continuación, también con signo negativo, la granivoría por pardillo obtuvo un coeficiente efecto considerable. Por el contrario, ningún rasgo no interactivo presentó un coeficiente efecto importante.

Para la población B hemos construido un modelo causal similar al construido para la población A, aunque existen algunas diferencias. En este diagrama hemos considerado a los parasitoides como una variable predictora que afecta de forma directa y negativamente al tamaño poblacional de los

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

gorgojos, interacción que ha sido experimentalmente comprobada (Gómez & Zamora, enviado). Posiblemente en la población A ocurran relaciones similares a las que acabo de describir, pero debido a que no tenemos constancia experimental de ello, he preferido obviarlas. En conclusión, el diagrama de vía resultante para las plantas de la población B se muestra en la Figura 4, y contiene de nuevo los dos componentes del fitness –producción de frutos y número de semillas por fruto–, así como el conjunto de variables predictoras de naturaleza morfológica, fenológica e interactiva.

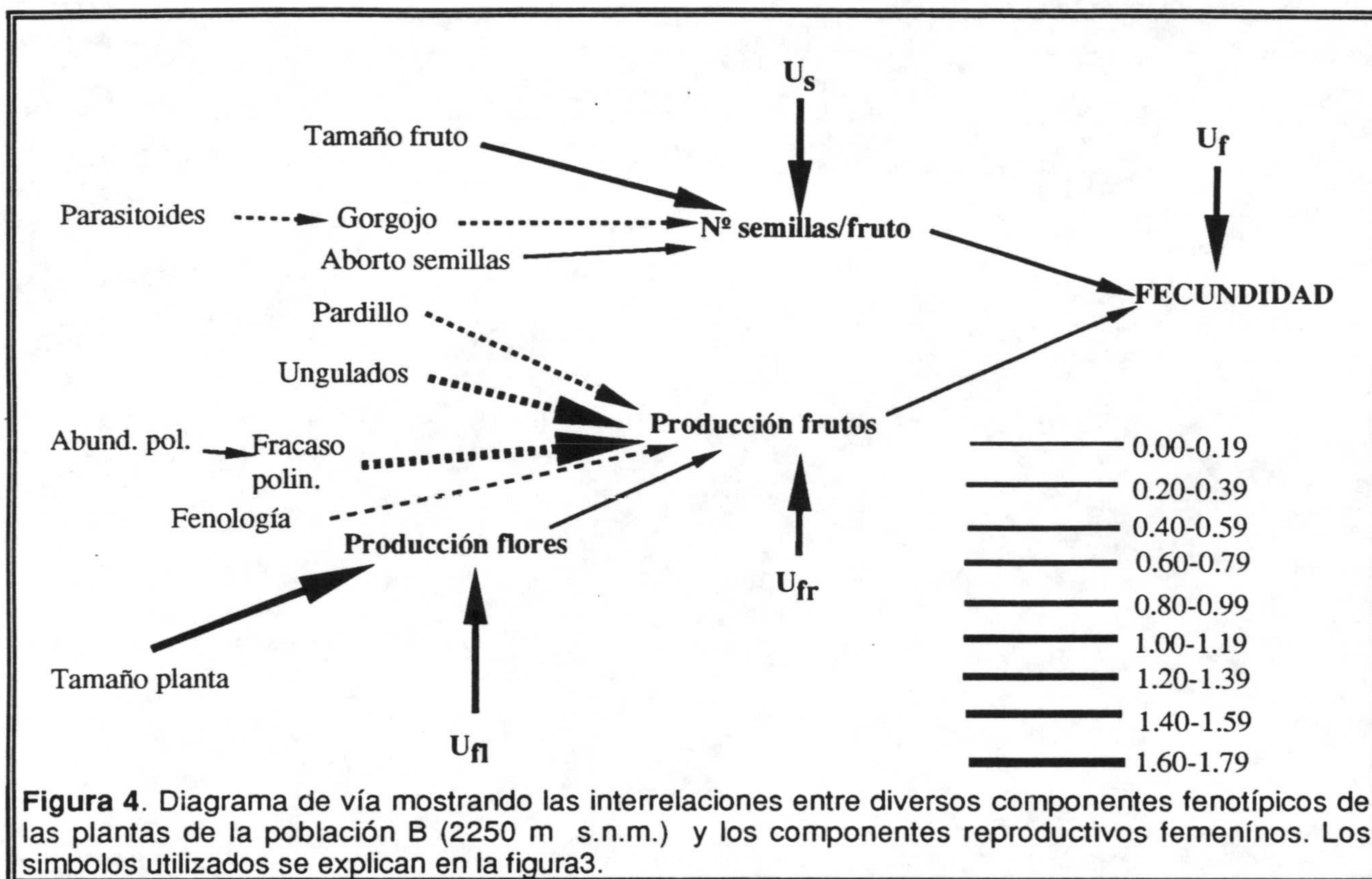


Figura 4. Diagrama de vía mostrando las interrelaciones entre diversos componentes fenotípicos de las plantas de la población B (2250 m s.n.m.) y los componentes reproductivos femeninos. Los símbolos utilizados se explican en la figura 3.

Como observamos en la Tabla 10a, tan solo el fracaso de polinización, la granivoría por pardillo y la herbivoría por cabra afectaron significativamente a la producción de frutos, mientras que el tamaño de los frutos se correlacionó significativamente con el número de semillas por fruto y el tamaño de las plantas lo hizo con el número de flores producidas inicialmente (Tabla 9). En esta población sólo la producción de fruto afectó significativamente a la fecundidad final, obteniendo un efecto más intenso que el del número de semillas por fruto. Esto origina que, de forma indirecta, las tres variables predictoras que obtienen los coeficientes efectos finales de mayor magnitud son, por este orden, el fracaso de polinización de flores, la herbivoría por cabra montés y la granivoría por pardillo (Tabla 9b).

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

A) Variables criterio	Variables predictores	Coefic. de vía	SE	t de Student	R ²	F
Frac. de poliniz.	Abundanc. polin.	-0.035	0.001	0.214	0.001	0.046
Producción flores	Tamaño planta	0.631	0.470	4.814****	0.398	23.174****
Gorgojos	Parasitoides	-0.126	0.032	0.563	0.016	0.750
Producción frutos	Cabra	-0.533	0.172	5.139****	0.724	16.264****
	Pardillo	-0.354	0.228	3.281**		
	Frac. de poliniz.	-0.677	0.115	6.508****		
	Fenología	-0.026	0.022	1.054		
	Produc. flores	0.103	0.001	1.234		
Nº semillas/fruto	Tamaño fruto	0.579	0.002	4.094***	0.357	6.302**
	Gorgojos	-0.113	0.332	0.811		
	Aborto semillas	0.115	0.181	0.830		
Fecundidad	Produc. frutos	0.409	-	2.538*	0.276	6.492**
	Nº semillas /fruto	0.199	-	1.235		

B) Variable criterio		Efectos Directos	Efectos Indirectos	Coefficiente Efecto
Fecundidad	Nº semillas/fruto	0.199	0	0.199
	Producción. frutos	0.409	0	0.409
	Producción flores	0	0.042	0.042
	Tamaño planta	0	0.026	0.026
	Aborto semillas	0	0.023	0.023
	Tamaño fruto	0	0.115	0.115
	Parasitoides	0	0.016	0.016
	Gorgojos	0	-0.013	-0.013
	Abundanc. polin.	0	-0.001	-0.001
	Frac. pol.	0	-0.277	-0.277
	Cabra	0	-0.218	-0.218
	Pardillo	0	-0.148	-0.148
	Fenología	0	-0.011	-0.011

Tabla 9. Resultado del análisis de vía para las plantas de la población B. A): Valores de los coeficiente de vía de cada variable predictora sobre cada variable criterio definida en el diagrama de la figura 3, así como su error típico (SE) y el test estadístico para averiguar su significación. B): Efecto global de cada variable predictora sobre la fecundidad de las plantas, medido como el coeficiente efecto (ver métodos).

Para las plantas de la población C hemos construido un diagrama de vía que aparece en la figura 5 y que básicamente es idéntico a los construidos para las poblaciones anteriores. En esta población, tanto la producción de frutos como el número de semillas por fruto afectaron significativamente a la fecundidad final, obteniendo ambos componentes valores de coeficiente de vía similares. De nuevo la herbivoría por cabra y el fracaso de polinización, además de la granivoría por pardillo y la fenología de floración de las plantas, afectaron significativamente a la producción de frutos (Tabla 10a). Ninguna de las variables predictoras introducidas en el modelo afectaron significativamente al número de semillas por fruto (Tabla 10a). En esta población de plantas, la herbivoría por cabra montés fué el rasgo que de forma más intensa se correlacionó con la producción de semillas global de las plantas, seguido del fracaso de polinización y la granivoría por pardillo (Tabla 10b).

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

Experiencias de exclusión de la cabra montés.

El porcentaje de inflorescencias marcadas en cada tratamiento que fueron comidas por la cabra montés varió significativamente dependiendo de las poblaciones (Tabla 11). En ambas poblaciones, lógicamente, no fue herbivorizada ninguna inflorescencia perteneciente al tratamiento Exclusión de Cabra soportó. Sin embargo, aunque en la población B el 48% de las inflorescencias Control fueron ingeridas por las cabras, en la población C este valor aumentó hasta el 87%. Sin embargo, el resultado más espectacular lo obtenemos en las inflorescencias del tratamiento Facilitación de Cabras; en la población B las cabras se comieron un mayor número de estas inflorescencias. Sin embargo, en la población C, donde la herbivoría es muy intensa, la facilitación no afectó al número de inflorescencias que fueron comidas (86%, Tabla 11)

Tratamiento	PORCENTAJE DE INFLORESCENCIAS HERBIVORIZADAS			
	Población B		Población C	
	Sí	No	Sí	No
Exclusión de cabras	0.00	100.00	0.00	100.00
Control	48.00	52.00	86.64	13.33
Facilitación de cabras	54.00	46.00	86.00	14.00
Chi cuadrado	35.796****		53.984****	

Tabla 11. Diferencia entre tratamiento en el porcentaje de inflorescencias inicialmente marcadas que fueron comidas (columnas Sí) o no (columnas No) por la cabra montés en los diferentes tratamientos. **** $p < 0.0001$.

Las experiencias de exclusión de cabra montés han demostrado que cuando excluimos a este herbívoro, la fertilidad femenina de las plantas aumenta de una forma considerable (Tabla 12). Por lo tanto, el efecto que la cabra montés tiene sobre el éxito reproductivo de las plantas no se contrarresta con la aparición de otros efectos menores y anulados normalmente por la acción de estos mamíferos (como la predación de semillas o la granivoría o pardillo). En ambas poblaciones, la identidad de cada planta también afectó a la fertilidad femenina, aunque como muestra la Tabla 13, cuando controlamos este factor, la herbivoría provocada por la cabra montés siguió significativamente

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

relacionada con la variable dependiente en ambas poblaciones. Como observamos en la Tabla 12, el efecto de excluir a la cabra montés fué ligeramente más intenso en la población C que en la B, que es a su vez la población que soporta mayor herbivoría.

	Población B			Población C		
	n	media	S E	n	media	S E
Control	562	0.028	0.004	644	0.017	0.003
Exclusión	498	0.105	0.007	159	0.134	0.018
Valor de F	85.4***			108.4***		

Tabla 12. Resultado de excluir a la cabra montés en plantas de la población B y C. Se expresa la fertilidad femenina promedio (± 1 error típico) de las plantas control y las plantas excluidas de cabra, así como el valor del análisis de varianza, ***p<0.01

Fuentes	gl	S. Cuadr.	Valor de F	Signif
Población B				
Planta [tratamiento]	39	1.521	4.99	0.0001
Tratamiento	1	1.375	81.21	0.0001
Residuos	1040	17.604		
Población C				
Planta [tratamiento]	35	0.115	8.32	0.0001
Tratamiento	1	1.671	121.00	0.0001
Residuos	766	0.014		

Tabla 13. Resultado del análisis de varianza encajado construido para cada población en el que introdujimos el tratamiento (presencia o ausencia de cabra) como factor principal y la identidad de cada planta como factor encajado en el anterior.

Experiencias de adición de polen

Como se observa en la Tabla 14, la adición de polen tuvo efecto sobre la fertilidad femenina de las plantas, de tal forma que las plantas aumentaron el porcentaje de óvulos que pasaron a semillas desde un 17% en las control a un 23% en las experimentales. Este aumento en la fertilidad femenina se debió exclusivamente al efecto que tiene la adición de polen sobre el porcentaje de flores que cuajan a fruto, quedando inalterado el porcentaje de óvulos pasado a semillas en cada fruto maduro (Tabla 14 y capítulo 5).

	Tratamientos		F-test
	Adición de polen	Control	
Producción frutos	84.3±7.8	66.8±19.3	7.06**
% semilla/fruto	27.2±3.8	25.8±3.4	0.69ns
Fertilidad femenina	22.8±3.1	16.9±4.2	12.85***

Tabla 14. Resultado de la experiencia de adición experimental de granos de polen. Las unidades de cada variable independiente han sido explicadas en capítulos anteriores. ns=no significativo, **p<0.01, ***p<0.001.

DISCUSION

¿Qué factores de mortalidad explicaron la mayor proporción de pérdida de potencial reproductivo durante la fase predispersiva en *Hormathophylla spinosa*?

El primer aspecto que sobresale al analizar en conjunto la biología reproductiva de *H. spinosa* es la gran proporción de potencial reproductivo perdido por la herbivoría durante la fase predispersiva. Como observamos en la Tabla 1, esta planta perdió cada año entre el 50 y el 55 % de los óvulos inicialmente producidos debido a la herbivoría por cabra, pardillos, insectos florícolas o gorgojos. Esta alta presión de herbivoría puede estar parcialmente justificada mediante la hipótesis de la apariencia (Hodkinson & Hughes 1982, Zangerl & Bazzaz 1992), según la cual la probabilidad de ataque a una planta por parte de los herbívoros depende de la apariencia de dicha planta en el conjunto de la comunidad vegetal. *H. spinosa* crece en Sierra Nevada formando poblaciones muy densas, generalmente sin entremezclarse con otras especies de leñosas, por lo que es una especie fácilmente localizable por cualquier tipo de herbívoro. Una evidencia que apoya indirectamente esta hipótesis la encontramos al analizar la diferencia en herbivoría global que aparece entre poblaciones. Dicha herbivoría es mucho mayor en las poblaciones A y C, donde *H. spinosa* es mucho más abundante y disponible, que en la población B, donde esta planta se entremezcla con ejemplares de *Juniperus communis*, *Thymus serpyllifolius* o *Arenaria tetraquetra*.

Cuando realizamos los análisis de factores de mortalidad clave diferenciando entre años, observamos que la herbivoría sobre los frutos de *H. spinosa* provocada por los ungulados fue el factor de mortalidad parcial que eliminó una mayor cantidad de semillas potenciales, así como el que explicó la mayor cantidad de variación entre plantas en el total de potencial reproductivo perdido, atendiendo a las pendientes de regresión obtenidas para este factor. De hecho, es el único factor de

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

mortalidad que obtiene importancia significativa durante los tres años de estudio. De forma análoga, cuando diferenciamos entre poblaciones, la herbivoría por cabra adquirió importancia en las tres poblaciones de plantas consideradas. Se puede concluir, por tanto, que, de forma general, la herbivoría por ungulados salvajes o domésticos es un factor clave de mortalidad en Sierra Nevada para H. spinosa (sensu Podoler & Rogers 1975, Heithaus et al 1982, Jordano 1987). Sin embargo los resultados reflejan que cuando diferenciamos entre poblaciones existen otros factores claves de mortalidad adicionales. Así, por ejemplo en la población A el segundo factor en importancia es la herbivoría producida por los insectos florícolas. Y esto ocurre a pesar de que la magnitud total de pérdida de semillas debido a este factor es muy baja (3.4% del número inicial de óvulos). Como apuntaron Heithaus et al (1982), la magnitud de pérdida predispersiva causada por un determinado factor no es un buen predictor de la influencia de dicho factor en la variabilidad entre plantas en la pérdida de potenciales semillas. Por el contrario, en la población B la abscisión de flores no polinizadas es el factor clave más importante, con una pendiente superior incluso a la de la herbivoría por cabra montés. En la población C de nuevo es la herbivoría por cabra montés el factor de mortalidad parcial más importante. En resumen, existe cierta variabilidad espacial en la naturaleza de los factores de mortalidad que adquieren mayor importancia.

Aparecen muchos factores parciales de mortalidad que poseen pendientes de regresión negativa. Esto puede parecer paradójico, ya que esto indicaría que una mayor incidencia de este factor particular supone una menor pérdida global de semillas. Este dato es interesante, ya que es indicativo de estructuras jerárquicas entre distintos factores de mortalidad que aparece en sistemas multiespecíficos. Si H. spinosa está bastante herbivorizada por las cabras, aquellas plantas en las que los ungulados no comen tendrán por una parte mayor producción de frutos y por otra mayor posibilidad de ser herbivorizada por organismos menos potentes. De esta forma, las plantas más herbivorizadas por estos herbívoros secundarios serían a la vez las que pierden una menor cantidad de semillas, obteniéndose la relación paradójica descrita anteriormente. Un factor de mortalidad puede perder su nocividad cuando actúa en concordancia con otro factor de mortalidad más severo (Crawley 1987). Por lo tanto, se observa que existe una red de interacciones cuyo núcleo común es H. spinosa y que adopta una estructura altamente jerarquizada, en el que una o dos especies afectan de forma

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

clara no sólo al éxito reproductivo de la planta, sino también a la interacción que ésta mantiene con otros herbívoros.

Clásicamente se ha considerado que los herbívoros no compiten entre sí, ya que el recurso planta no es limitante (Hairston et al 1960, Andrewartha & Birch 1984). Sin embargo, se han acumulado evidencias empíricas de que la competencia interespecífica existe al menos entre insectos herbívoros, aunque estas mismas evidencias sugieren que dicha competencia es altamente asimétrica (Lawton & Hassell 1981, Schoener 1983, Karban 1986). El gremio de herbívoros que se alimenta de H. spinosa comprende no sólo especies de insectos, sino también aves y mamíferos, por lo que cabría esperar una mayor asimetría en las relaciones establecidas entre ellos. De hecho, de nuestros resultados se infiere que, derivado de la estructura jerárquica descrita anteriormente, entre los ungulados mamíferos y algunas especies de herbívoros de la planta se establecen relaciones de competencia asimétricas, que pueden ser de naturaleza explotativa o incluso interferencias resultantes en depredación dentro de gremio (Zamora & Gómez 1993). Estas suposiciones pueden ser ciertas sobre todo para aquellas especies de insectos monófagos de H. spinosa que no pueden cambiar sus hábitos tróficos cuando entran en competencia con otras especies. De esta forma, dentro del gremio establecido para esta planta, la cabra podría afectar al tamaño poblacional (evidencia necesaria para inferir interacción competitiva) de especies tales como Ceutorhynchus o Timarcha lugens, siendo ineficaz con otras especies como por ejemplo el pardillo. Sin embargo, a pesar de que el gremio de herbívoros de H. spinosa está altamente estructurado, y los ungulados de hecho limitan diversos parámetros poblacionales de algunas otras especies de herbívoros (Zamora & Gómez 1993), realmente pienso que existen otros factores que limitan con más intensidad que la competencia el tamaño poblacional de estos herbívoros "secundarios". Por ejemplo, Ceutorhynchus está fuertemente controlado por el gremio de parasitoides que se alimentan de él (Gómez & Zamora enviado, Capítulo --). Como experimento natural que sugiere que no existe efecto competitivo fuerte de la cabra sobre las restantes especies de herbívoros, en las plantas de la población B la herbivoría por ungulado es negligible y sin embargo las restantes especies de herbívoros mantienen la intensidad de su daño a magnitudes similares a las de otras poblaciones de H. spinosa, mucho más herbivorizadas por cabra.

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

Interacción entre H. spinosa y el gremio de herbívoros: antagonismo o mutualismo.

Frente a la visión tradicional, que supone que el impacto que los herbívoros tienen sobre las plantas es siempre negativo, ha aparecido una hipótesis alternativa que supone que los herbívoros, sobre todo los herbívoros mamíferos, pueden beneficiar a las plantas sobre las que se alimentan (McNaughton 1986, Lindroth 1989, Whitham et al 1991). El mecanismo usualmente consiste en que los ungulados, al eliminar los meristemas apicales de las plantas que herbivorizan, provocan que los meristemas laterales despierten y se desarrollen (Paige 1992a, 1992b; Belsky 1986 y McNaughton 1986 analizan otras supuestas respuestas positivas en las plantas provocadas por los herbívoros). Esto conlleva que las plantas herbivorizadas producen más semillas, y tienen por tanto mayor fitness relativo, que las plantas no herbivorizadas. La existencia de estas dos hipótesis intentando explicar el resultado de la interacción planta-herbívoro, cuando menos, es controvertida (Crawley 1987). Sin analizar posibles efectos coevolutivos o filogenéticos, posiblemente tenga que ser aceptado que la acción de los herbívoros beneficia a tiempo ecológico a determinadas especies de plantas, como Ipomopsis aggregata (Paige 1992a, 1992b). En Hormathophylla spinosa, aunque el estudio llevado a cabo no ha sido específicamente diseñado para analizar el posible papel beneficiosos de los herbívoros, el impacto que tienen los herbívoros más importantes es siempre negativo. La herbivoría provoca una pérdida considerable de semillas. No existe aparentemente una respuesta de rebrote en las plantas más herbivorizadas, quizás debido en parte a una incapacidad fisiológica de la especie y en parte a que la herbivoría aparece en un estado muy avanzado del desarrollo de la planta, disminuyendo la labilidad de los tejidos vegetales (Whitham 1991). Todo esto se traduce en que las plantas más herbivorizadas tuvieron durante el tiempo que duró el estudio y en las poblaciones analizadas menor éxito reproductivo femenino que las plantas menos herbivorizadas.

Cuando el análisis lo llevamos a cabo diferenciando entre especies, los resultados son ligeramente diferentes. La acción de los herbívoros más abundantes, como la cabra montés, el ganado doméstico, o los pardillos fué siempre negativo. Sin embargo, la acción de los herbívoros menos abundantes o con una distribución más heterogénea, como la cuscuta, los insectos agallícolas, predadores de semillas o florícolas, fue negativo en algunas poblaciones pero positivo o neutral en otras, como se deduce de los análisis de selección natural efectuados (ver Tabla 7 y los apartados anteriores). En general, estos herbívoros no provocaron una pérdida apreciable de semillas

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

de H. spinosa, apareciendo una interacción más parecida a un comensalismo que a un antagonismo. El resultado de la interacción entre un determinado herbívoro y H. spinosa depende en parte de factores externos a dicha interacción, de tal forma que una especie animal puede provocar daño aparente a H. spinosa mientras otra especie perteneciente al mismo nivel trófico, o incluso al mismo gremio que la anterior, no aparece como perjudicial para la planta.

Los resultados anteriores apoyan la idea de no considerar las interacciones ecológicas de forma tipológica y estática. Por el contrario, las interacciones deben ser consideradas según un esquema poblacional, visualizándolas como el resultado dinámico de dos o más organismos que no están aislados y que por lo tanto puede cambiar dependiendo de factores ajenos a veces a los propios organismo interactuantes (Thompson 1988, Wilbur 1988, Abrahamson 1989).

Factores que limitan la producción de frutos; ¿Por qué H. spinosa florece masivamente todos los años?

Revisiones recientes acerca de las causas que generan que no todas las flores producidas por una planta produzcan frutos suelen diferenciar entre causas o hipótesis proximales y causas o hipótesis últimas (Ehrlén 1991, Walker & Whelan 1991). Las denominadas causas proximales son aquellas que actúan a corto plazo, normalmente a tiempo ecológico, y se trata realmente de los mecanismos que provocan que no todas las flores produzcan frutos. Dentro de este primer grupo, una flor puede abortarse o no generar un fruto maduro debido a varias causas no excluyentes: a una limitación de la polinización (Barret 1980, Bierzychudek 1981, Hogan 1983, Galen 1985, Hainsworth et al. 1985, Whelan & Goldingay 1989, Berry & Calvo 1991, Campbell 1991, Evans 1991), a que la fuente de donde provenga el polen no sea genéticamente la adecuada y provoque una polinización inefectiva (Bawa & Webb 1984), a un aborto selectivo de los frutos de menor calidad genética (Lee & Bazzaz 1982a), a que la flor, aunque sexualmente perfecta, sea funcionalmente masculina (Bawa & Webb 1984, Sutherland 1986a), a una limitación de recursos y un ajuste maternal (Stephenson 1981, 1992, Udovic & Aker 1981, Lee & Bazzaz 1982a, Herrera 1985a, Delph 1986, Nakamura 1986, Lyons & Antonovics 1991, Richardson & Stephenson 1991), o a la predación y/o herbivoría de las flores y frutos (Stephenson 1981).

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

Evolutivamente, existen varias hipótesis que pueden explicar por qué una planta produce consistentemente más flores de las que posteriormente cuajarán a frutos. Ehrlén (1991) ha diferenciado cinco hipótesis principales, la mayoría de las cuales analizan sólo los estadios del ciclo de vida de la planta anterior a la maduración de los frutos (Sutherland 1987, Walker & Whelan 1991,). Las hipótesis propuestas son: 1) La superproducción de flores beneficia a la planta ya que aumenta la atracción de los polinizadores y la probabilidad de fertilización (Faegri & van der Pijl 1979, Augspurger 1980); 2) Las flores suplementarias dan a la madre una capacidad de abortar los frutos de menor calidad (Stephenson 1981, Stephenson & Winsor 1986); 3) Si el número óptimo de flores masculinas es superior al de flores femeninas, las plantas hermafroditas produzcan muchas más flores que frutos para aumentar su eficacia ("fitness") masculina (Sutherland & Delph 1984, Sutherland, 1986a, 1986b, 1987). 4) La producción de flores suplementarias confiere a la planta la capacidad de explotar ambientes ecológicos altamente impredecibles y heterogéneos (Udovic & Aker 1981, Lee & Bazzaz 1982a, Bawa & Webb 1984); y 5) Las flores extras sirven como reservorio de óvulos para afrontar las pérdidas debidas a agentes externos de mortalidad, como la no fertilización o la predación de flores y frutos (Ehrlén 1991).

H. spinosa es una planta leñosa que en condiciones naturales no se autopoliniza espontáneamente (Zamora & Gómez, enviado), por lo que funcionalmente puede ser considerada una planta xenógama. En general, las especies de plantas que muestran estos dos caracteres, tipo de crecimiento leñoso y xenogamia, suelen tener una producción de frutos reducida (Sutherland 1986b). Como expusimos en el primer capítulo, sólo el 23% de las flores producen frutos que sobreviven durante toda la fase predisersiva. Esta producción de frutos por parte de H. spinosa puede ser considerada baja, sobre todo cuando la comparamos con otras especies de crucíferas (ver capítulo 1). Como hemos podido observar a lo largo de todo el estudio, la producción de frutos en H. spinosa está limitada a tiempo ecológico por la acción de varios factores. Así, observamos que en las tres poblaciones consideradas, la herbivoría por ungulado, ya sea domestico o salvaje, influyó considerablemente en la producción de frutos de las plantas, siendo el factor que obtiene mayor coeficiente efecto en los diagramas de vía parciales efectuados considerando la producción de frutos la variable dependiente. Además de este factor, la abscisión de flores debida al fracaso en su polinización también determinó la proporción de flores cuajadas a frutos. La importancia relativa de

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

ambos factores varió en cada población, de tal forma que en las poblaciones A y C tuvieron mayor importancia la herbivoría por mamíferos, y en la población B la abscisión de flores. Estos resultados observacionales concuerdan con los resultados de las experiencias de exclusión de cabra montés. En ambas poblaciones donde este herbívoro fue excluido, las plantas excluidas produjeron significativamente más frutos que las control, pero el efecto de la acción de la cabra fue mayor en la población C que en la B. Estos resultados también concuerdan con los obtenidos en las experiencias de polinización realizadas en la población B, en las cuales el 84% de las flores polinizadas a mano produjeron frutos mientras que sólo cuajaron a fruto el 67% de las flores control. Este valor tan elevado de producción de frutos incluso en el tratamiento control es debido exclusivamente a que en las experiencias de polinización aislamos a la planta de todas las especies de herbívoros. Como conclusión, podemos deducir de estas experiencias que la producción de frutos en H. spinosa esta al menos parcialmente limitada por una parte por la herbivoría de la cabra y por otra por la disponibilidad de polen. Este es un hecho aparentemente común entre las plantas de alta montaña (Galen 1985, Campbell 1991, Berry & Calvo 1991, Stenström & Molau 1992). Sin embargo, a pesar de que la planta está parcialmente limitada por la cantidad de polen que recibe, la abundancia de polinizadores no se correlacionó con la producción de semillas de cada planta. Por lo tanto, debe haber otro factor que juegue un papel importante en la producción de frutos, además de los polinizadores (Handel & Mishkin 1984). Esto está apoyado por el hecho de que, a pesar de que los polinizadores prefieren consistente las plantas más asincrónicas, no son capaces de constituirse en presión selectiva lo suficientemente fuerte como para evitar la alta sincronía de floración de esta planta (Gómez 1993). Un factor adicional que puede funcionar como vector polínico en la alta montaña es el viento (Whitehead 1983, Berry & Calvo 1989). De hecho, nosotros hemos demostrado que las plantas de esta misma población son parcialmente polinizadas por el viento (Zamora & Gómez enviado).

Es interesante señalar que, aparentemente, H. spinosa es incapaz de regular la inversión maternal de forma selectiva. Nunca hemos observado durante todo el período de estudio la existencia de mecanismos de aborto de frutos durante la primeras fases de maduración, como ocurre en otras especies de plantas (Stephenson 1981, Jordano 1988). Estas observaciones están apoyadas por la evidencia experimental resultante del riego de algunas plantas. Estos ejemplares, a los que se le

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

aumentó artificialmente la cantidad de recursos en forma de agua, fueron incapaces de cuajar a fruto una mayor proporción de flores que los individuos control (Gómez. inédito).

En conclusión, debido a las observaciones anteriores, podemos concluir que la hipótesis de aborto selectivo no parece adecuada para explicar la sobreproducción de flores en H. spinosa. Análogamente, aunque la producción masiva de flores puede servir para atraer el máximo número de polinizadores, algunos tan generalistas y heterodoxos como las hormigas (Gómez & Zamora 1992), el hecho de que H. spinosa esté frecuentemente polinizada por el viento y que los insectos polinizadores aparentemente no se constituyan como presión selectiva significativa para esta planta disminuye la importancia de la hipótesis de atracción de polinizadores como causa evolutiva de la sobreproducción de flores en esta especie. Sin embargo, si podría explicarse la producción de flores mediante la hipótesis 4. En esta línea, H. spinosa podría producir tantas flores para contrarrestar las no polinizadas debido a la heterogeneidad del gremio de polinizadores y a la impredecibilidad que conlleva el que este parcialmente polinizada mediante anemofilia. Por último, la sobreproducción de flores que realiza la planta también podría responder evolutivamente a la presión originada por los herbívoros granívoros, principalmente los ungulados (hipótesis 5). Por lo tanto, el supuesto valor adaptativo de una producción masiva de flores por parte de H. spinosa podría residir en que de esta forma se contrarresta la impredecibilidad a la polinización típica de hábitats de alta montaña (Berry & Calvo 1991) y la alta tasa de pérdida de frutos debido a todas las especies de herbívoros que se alimentan de ellos.

Qué factores generan mayor variabilidad individual en la fecundidad de las plantas.

Desde un punto de vista evolutivo, lo que realmente interesa es apreciar las diferencias entre individuos en el éxito reproductivo global, más que en la proporción de flores cuajadas a frutos y/o la proporción de óvulos produciendo semillas en esos frutos (Zimmerman 1984, Herrera 1988b, 1991). Las técnicas de regresión múltiple y la de análisis de vía que he utilizado en este capítulo precisamente analizan la diferencia entre individuos en fecundidad y los rasgos fenotípicos que propician una mayor variabilidad entre plantas en éxito reproductivo. Y mediante el uso de estas técnicas podemos inferir sobre qué factores actuará la selección natural con mayor probabilidad (Lande & Arnold 1983), sobre todos si suponemos que la selección natural es la asociación no

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

arbitraria entre la variación fenotípica en un rasgo y algún componente del fitness (Schluter & Smith 1986, Schluter 1988).

En primer lugar, los resultados han mostrado que no existe un sólo factor que se correlacione significativamente con la fecundidad realizada de las plantas, lo que ya ha sido mostrado por otros autores (Schemske & Horvitz 1988, Simms 1990, Farris & Lechowicz 1990, Swank & Oechel 1991). Este multicausalidad podría constreñir la actuación de la selección natural sobre H. spinosa, especialmente si los distintos agentes selectivos generan presiones de magnitud similar pero opuestas en signo (Herrera 1984c). Sin embargo, cuando la correlación entre los rasgos fenotípicos es laxa, la selección podría actuar de forma independiente sobre cada uno de ellos (Simms 1990). La Tabla 3 muestra que en H. spinosa se cumple este requisito, por lo que podemos suponer que, al menos parcialmente, algunos agentes selectivos pueden influir directamente, de forma aislada y significativa sobre la adecuación de la planta estudiada.

Del análisis de vía efectuado para cada población se deduce que de los dos componentes relativos del éxito reproductivo de las plantas, esto es, la producción de frutos y la producción de semillas dentro de cada fruto, sólo el primero se correlacionó consistentemente con la fecundidad de las plantas. Esto sugiere que dicho componente tendrá un peso mayor sobre el éxito reproductivo final de las plantas que la producción de semillas por fruto, que posiblemente esté regulado por factores internos a la planta y responda con menor intensidad a presiones ecológicas externas. Por lo tanto, las especies animales que afecten a la producción de frutos de H. spinosa tendrán más probabilidades de constituirse como agentes selectivos que los que afecten exclusivamente al número de semillas dentro de fruto. De forma similar, Campbell (1991) ha mostrado que efectos opuestos actuando sobre distintos componentes temporales del fitness de Ipomopsis aggregata limitan las respuestas evolutivas que las plantas ofrecen a la selección natural.

De los rasgos morfológicos o fenológicos estudiados, sólo el tamaño de las plantas adquirió cierta importancia a la hora de explicar el número global de semillas producidas por planta. Numerosos autores han encontrado una relación bastante fuerte entre la talla y la producción de semillas por flor (de Jong & Klinkhamer 1989, de Jong et al. 1992) e incluso por planta (Zimmerman 1984, Jordano 1988, Lechowicz & Blais 1988, Farris & Lechowicz 1990, Bell et al 1991, Herrera 1991, Stanton et al 1991, Van Tienderen & Van der Toorn 1991a, Andersson 1992, Klinkhamer et al 1992). Sin embargo,

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

derivado de los análisis de selección que hemos aplicado, este carácter sólo fue decisivo para H. spinosa en la población A según la técnica de regresión múltiple y en ninguna población según el análisis de vía. Esta incongruencia resultante de aplicar diferentes métodos, así como la diferencia espacial en la importancia de la talla sobre la producción global de semillas sugiere que este rasgo fenotípico, a diferencia de lo que ocurre en otras especies vegetales, no explica de forma tan decisiva el éxito reproductivo predispersivo en H. spinosa. En la mayoría de los estudios anteriores en los que ha aparecido una relación apreciable entre talla y producción de semillas por planta, sólo la limitación por polinización y la inadecuación de recursos han actuado limitando el éxito reproductivo de las plantas. En nuestro sistema, los herbívoros juegan un papel apreciable como factores de mortalidad predispersiva de semillas lo que podría diluir la relación entre talla y producción de semillas en H. spinosa, sobre todo si estos herbívoros comen preferentemente en las plantas más grandes.

Por el contrario, los rasgos denominados interactivos sí afectaron significativamente a la producción de semillas. A nivel global, los organismos antagónicos (herbívoros) influenciaron más intensamente la producción de semillas que los organismos mutualistas (polinizadores). De ellos, el rasgo que más consistentemente se ha correlacionado con la fecundidad de las plantas ha sido la herbivoría por cabra, tanto si utilizamos el método de Lande & Arnold (1983) como el análisis de vía. Las plantas más herbivorizadas fueron las que llegaron a dispersar una cantidad menor de semillas. El resto de los organismos interactuantes analizados en este estudio no provocaron de forma global una gran variabilidad en el éxito reproductivo femenino de los individuos marcados de H. spinosa, por lo que es improbable que se constituyan como presiones selectivas. De hecho, el daño potencial que algunas especies de herbívoros pudiera ejercer sobre H. spinosa es anulado por el daño más intenso que provoca la acción de los mamíferos ungulados. La abundancia tan baja de algunos de estos herbívoros (por ejemplo Systasis encyrtoides o Timarcha lugens) facilita que sean incapaces de generar efectos selectivos grandes. Para otros organismos, como por ejemplo Cuscuta epithymun o Ceutorhynchus, la heterogeneidad espacio-temporal en sus niveles de ataque es el factor que limita su acción como presiones selectivas. Por último, debido a que de los dos componentes analizados, la producción de frutos y el número de semillas por fruto, sólo el primero se correlacionó consistentemente con la fecundidad de las plantas, la acción sobre la fecundidad final de la planta ejercida por aquellos organismos que actúen limitando el número de semillas por fruto, como Ceutorhynchus, estará

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

posiblemente anulada por la acción de otros herbívoros actuando en otras fases del ciclo de vida de H. spinosa.

Derivado de los resultados de selección fenotípicas previamente comentados, la resistencia que posea una planta a la herbivoría provocada por ungulados es un rasgo aparentemente seleccionable, sobre todo en plantas de la población A y C. Sin embargo, la resistencia a los ungulados es una característica que puede ser adquirida por múltiples vías. En primer lugar, una planta puede estar menos herbivorizada que otra sólo por el hecho de crecer en microhábitats menos frecuentado por ese tipo de herbívoro. Esta explicación es válida para justificar la diferencia entre las poblaciones anteriores y la población B. Pero debido a que dentro de población todas las plantas crecían muy cerca unas de otras y en microhábitats similares, no sirve con tanta robustez para explicar la aparente variabilidad dentro de población. A este nivel, un mecanismo frecuentemente utilizado por las plantas leñosas para escapar a la herbivoría es la creación de una barrera mecánica (Lindhort 1989). H. spinosa posee un patrón de crecimiento que propicia que los tallos de las inflorescencias de años anteriores protejan a la planta (Zamora & Gómez 1993). En este sentido, las experiencias efectuadas durante 1992, aunque no ofrecieron datos contundentes, apuntan en esta dirección. Cuando eliminamos las espinas de las plantas, aumenta el número de inflorescencias comidas por las cabras. A nivel evolutivo, podemos por lo tanto suponer que una de las funciones de las espinas consistentemente producidas por H. spinosa es proteger a la planta de la herbivoría por ungulados. Este efecto quizás sea extrapolable a otras especies de plantas leñosas montana, que comparten junto con la especie estudiada el hecho de estar fuertemente protegidas mediante una barrera mecánica (por ejemplo Erinacea anthyllis, Equinospartium boissieri, Vella spinosa, Astragalus spp, ...). Es interesante observar que la diferencia entre tratamiento desaparece cuando la magnitud de herbivoría natural incrementa drásticamente. Así, en la población C, donde la cabra literalmente arrasa la planta estudiada, al eliminar las espinas, el número de inflorescencias comidas es casi el mismo que en las plantas control. Por el contrario, en la población B, donde la herbivoría es más débil, las plantas sin espinas fueron herbivorizadas con mayor intensidad que las plantas con espinas. Por lo tanto, parece que la eficacia de las espinas como barrera defensiva disminuye cuando la magnitud de herbivoría aumenta. Esto ya ha sido propuesto por Zangerl & Bazza (1992), quienes explícitamente

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

indicaron que el beneficio de una defensa depende del grado de herbivoría padecido por la planta que exhibe dicha defensa.

La adquisición de un determinado rasgo defensivo conlleva asociado la mayoría de las veces un coste metabólico para la planta (Herm & Mattson 1992, Simms 1992, Skogsmyr & Fagerström 1992, Zangerl & Bazzaz 1992). Adicionalmente, en comunidades de herbívoros fuertemente estructuradas por competencia, no siempre es beneficioso producir una defensa frente a uno de los herbívoros, ya que al disminuir la abundancia de éste podría incrementarse el efecto nocivo de los restantes herbívoros (Simms & Rausher 1987, Gould 1988). En el caso de H. spinosa concurren varias características que hacen plausible el desarrollo de una barrera mecánica frente a la herbivoría por cabra. En esta especie vegetal, el costo asociado a dicha defensa es mínimo, ya que la planta no invierte recursos en producir exclusivamente espinas. Por el contrario, éstas son consecuencia indirecta del éxito reproductivo de años anteriores, ya que son en realidad los tallos de las infrutescencias pasadas. Por último, aparentemente sólo la herbivoría por ungulado influye de forma extrema en el éxito reproductivo de las plantas, como ha sido explicado anteriormente. Estos hechos sugieren que la producción de una barrera mecánica supuestamente defensiva no es muy costosa en H. spinosa. Con todo esto, por lo tanto, pienso que debe ser bastante beneficioso para H. spinosa contar con un rasgo fenotípico, como dicha barrera de espinas, que limite la herbivoría por mamíferos ungulados.

Variabilidad espacial en las presiones selectivas que soporta H. spinosa en Sierra Nevada.

En el estudio que hemos realizado utilizando los métodos multivariantes, hemos encontrado una variabilidad espacial apreciable en las presiones selectivas que supuestamente soporta H. spinosa. El éxito reproductivo de las plantas de la población A (2130 m s.n.m) dependió básicamente de la acción de las cabras domésticas así como del tamaño de cada pie de planta. En esta población también fue significativa la acción ejercida por los pardillos, los herbívoros florales y el fracaso de polinización. En la población B, por el contrario, la limitación de polen, expresado como la incapacidad de las flores de cuajar a fruto fue el factor que determinó más intensamente el éxito reproductivo de las plantas, después de interpretar tanto los resultados del análisis de regresión múltiple y como los del análisis

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

de vía. Por último, en la población C la acción de la cabra montés y en mucho menor grado el fracaso de polinización y la granivoría por pardillo determinaron los niveles de producción de semillas de las plantas marcadas. Todo estos datos sugieren que distintas poblaciones de H. spinosa están sometidas a diferentes regímenes selectivos.

La variabilidad espacio-temporal en magnitud y dirección de la selección natural ha recibido tradicionalmente bastante atención teórica (Falconer 1989, Maynard Smith 1989), debido a que está universalmente asumido que la heterogeneidad ambiental puede ayudar a mantener variabilidad genética y plasticidad fenotípica en aquellos caracteres que se relacionan con el fitness (Lewontin 1974, Endler 1986). Como consecuencia, algunos estudios empíricos están empezando a mostrar que existe variabilidad espacial o temporal en los regímenes de selección que actúan sobre determinadas especies (Kalisz 1986, Stewart & Schoen 1987, Schmeske & Horvitz 1989, Campbell 1991, Van Tienderen & Van der Toorn 1991a, Arnqvist 1992, Coffin & Lauenroth 1992, Kelly 1992, Weis et al 1992). La mayoría de los investigadores piensan que la variabilidad temporal puede constreñir la magnitud de selección global que actúa sobre el organismo estudiado (Campbell 1991, Lloyd & Venable 1992) contribuyendo a retener la variabilidad genética en un determinado carácter (Andersson & Widén 1993), mientras que la variabilidad espacial jugaría un papel más importante actuando como causa de diferenciación interpoblacional y adaptación local a ambientes ecológicos concretos (Endler 1977, Kalisz 1986, Bell et al 1991, Van Tienderen & Van der Toorn 1991a). Sin embargo, esta diferenciación local sólo sería posible en un escenario puramente adaptativo, y en el que el flujo génico interpoblacional fuese negligible (Levin 1984). Por el contrario, cuando el intercambio génico entre poblaciones es abundante, una diferencia espacial en los regímenes selectivos soportado por una determinada especie vegetal serviría básicamente para provocar inconsistencia entre las presiones selectivas recibida por la planta y las respuestas evolutivas ofrecida por ésta. En este escenario, factores tales como la migración entre poblaciones homogenizan genotípica y fenotípicamente las plantas (Bradshaw 1984).

El factor que genera la variabilidad observada en las presiones selectivas es la heterogeneidad espacial en los niveles de abundancia de ungulados. Debido a que las cabras son uno de los factores claves de mortalidad de semillas en H. spinosa, la producción global de semillas por planta es mayor en aquellas poblaciones que soportan una menor herbivoría por este tipo de organismos. Esto puede

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

tener efecto demográficos, causando una variabilidad espacial en la intensidad de reclutamiento de plántulas. La capacidad de colonización de H. spinosa podrá ser mucho mayor en aquellas zonas de Sierra Nevada menos frecuentada por mamíferos herbívoros. Si la distribución espacial de las cabras en Sierra Nevada fuese consistente en el tiempo, posiblemente la variabilidad observada durante el período de estudio podría derivar en diferenciación local de las poblaciones de H. spinosa. Por el contrario, si la distribución espacial de las cabras oscila de forma impredecible entre años, lo cual es más plausible, no habrá oportunidad para dicha diferenciación. A una escala espacial más amplia, durante el período de estudio hemos obtenido información de dos poblaciones situadas en otras sierras del sudeste español, una en la Sierra de Baza con escasa herbivoría por mamífero durante el período de observación y otra en Sierra de Cazorla con unos niveles impresionantes de herbivoría producida por gamos (Dama dama) y muflones (Ovis musimon). En la primera de ellas la especie vegetal estudiada está incrementando su tamaño poblacional de forma apreciable, mientras que en Cazorla la estructura de edades está sesgada hacia los grupos de mayor edad.

Además de este efecto demográfico, la variabilidad entre poblaciones en presiones selectivas puede también conllevar diferenciación en atributos fenotípicos relacionados con dichas presiones. Sin embargo, algunos aspectos de la ecología reproductiva de H. spinosa sugieren que efectivamente no existe posibilidad para que ocurran diferenciaciones a escala local. Por ejemplo, los resultados observacionales nos muestran que en la población B existe una gran limitación de polen, mientras que en la población C este factor es negligible. Sin embargo, no encontramos un aumento de la autogamia o la anemofilia en las plantas de la población B, en respuesta a esta limitación de vectores polínicos. Para este rasgo concreto, pienso que la variabilidad espacial en los regímenes selectivos que soporta H. spinosa no es capaz de provocar respuestas microevolutivas en la planta, actuando básicamente como factor de dilución de presiones selectivas. Más importante, el atributo que limita la herbivoría por ungulado mamíferos es la barrera de espinas del matorral. A pesar de la diferencia entre poblaciones de Sierra Nevada en herbivoría, no existe diferencia en este rasgo fenotípico entre plantas pertenecientes a distintas poblaciones. Curiosamente las plantas de Cazorla, con una tradición de herbivoría mucho mayor en intensidad y tiempo, aparentemente poseen una barrera de espinas más elaborada (Zamora & Gómez, obser. per.). Posiblemente, factores que se manifiestan sólo a una escala espacial amplia, como la ruptura de flujo génico, pero que no aparecen a

Selección fenotípica en H. spinosa: influencia de la herbivoría

escala espacial reducida, actúan posibilitando esta diferenciación entre sierras y limitando la diferenciación dentro de sierra.

En resumen, los datos, tanto observacionales como experimentales, de los que disponemos hasta la actualidad sugieren que, efectivamente, la variabilidad espacial en los regímenes selectivos soportados por H. spinosa en Sierra Nevada contribuyen principalmente a diluir la presión selectiva global que esta especie soporta por parte de los herbívoros.

Conclusiones

CONCLUSIONES

Conclusiones

CONCLUSIONES

- 1) H. spinosa produce una gran cantidad de flores, más de 8000 por plantas. Esta inversión energética en tejido reproductivo es constante, tanto entre años como entre las diversas poblaciones de esta especie vegetal que hemos muestreado.
- 2) A pesar del potencial reproductivo previamente indicado, sólo una fracción ínfima, el 5%, de los óvulos totales producidos por planta maduraron a semillas durante el período de estudio. Esta pérdida en potencial reproductivo es debido al fracaso de una proporción de flores de cuajar a fruto y sobrevivir como tal, así como al fracaso de una proporción de los óvulos en los frutos supervivientes a madurar a semillas y sobrevivir durante todo el período predispersivo de la planta. Existe diferencia entre poblaciones en la cantidad de óvulos que cuajaron a semillas, de tal forma que la fertilidad femenina de las plantas de la población A, localizada a 2100 m sn.m., fué significativamente menor que la fertilidad femenina de las dos restantes poblaciones.
- 3) Existen varios factores de mortalidad predispersivos que podrían explicar la importante pérdida de potencial reproductivo en H. spinosa. Por orden aproximado de actuación, estos factores son la herbivoría floral provocada por cuatro especies de insectos (Timarcha lugens, Pimelia monticola, Oekitoides febretta y Baetica ustulata), la abscisión de flores no polinizadas, la herbivoría del insecto agallícola Systasis encyrtoides, la herbivoría por ungulados (principalmente cabras domésticas y Capra pyrenaica), la granivoría por Carduelis cannabina, el parasitismo de Cuscuta epithymun, la predación de semillas de Ceutorhynchus sp. y el aborto de semillas.
- 4) El factor de mortalidad que disminuye de forma más drástica el éxito reproductivo de H. spinosa es la herbivoría provocada por los ungulados, perdiéndose debido a este factor casi un 40% de los óvulos inicialmente producidos por la planta.
- 5) Algunas especies de herbívoros, como los herbívoros florales, Cuscuta epithymun o Systasis encyrtoides, mantienen con la planta una interacción que se acerca más al comensalismo que al antagonismo, ya que no obtenemos una correlación clara entre magnitud de ataque por estos herbívoros y éxito reproductivo de las plantas. Esto es debido principalmente a la reducida talla poblacional de los herbívoros, a la heterogeneidad espacio-temporal en los regímenes de abundancia de los mismos y sobre todo a la actuación más poderosa de los ungulados, que enmascara la acción de estos herbívoros menores.

Conclusiones

- 6) El patrón de ovoposición de Systasis encyrtoides en H. spinosa está en parte influenciado por el patrón de herbivoría de Capra pyrenaica. De hecho, las avispas ovopositan preferencialmente en las partes inferiores de la planta y de las inflorescencias, que son precisamente las menos herbivorizadas por la cabra montés.
- 7) Aparece una interacción tritrófica establecida entre H. spinosa, el predador de semillas Ceutorhynchus sp y un gremio de tres especies de parasitoides que se alimentan de él (Necremnus tidius, Necremnus folia y Aprostocetus sp). Los parasitoides controlan en parte la población del predador de semillas. Hemos comprobado experimentalmente que la acción de los parasitoides puede ser incluso beneficiosa para la planta, ya que la ausencia de éstos provoca una mayor tasa de predación de semillas y una probabilidad de que sobrevivan menos semillas por fruto. Se establece por tanto entre los parasitoides y la planta una interacción de tipo mutualismo indirecto.
- 8) Los análisis multivariantes de selección fenotípicas que hemos utilizado sugieren que la herbivoría provocada por ungulados es el factor ecológico que se puede constituir de forma más probable como presión selectiva de H. spinosa. A este respecto, existe congruencia entre los resultados que hemos obtenido usando tanto el método de análisis de selección fenotípica de Lande & Arnold (1983) como el método de análisis de vía.
- 9) Hemos observado variabilidad espacial (esto es, entre poblaciones) en los regímenes selectivos que supuestamente padecen las plantas durante la fase predispersiva. En la población situada a menor altitud (población A), el factor selectivo más intenso es la herbivoría provocada por ungulado. En la población B, situada a una altitud intermedia, el agente selectivo que obtiene mayor importancia es la abscisión de flores debido a la falta de polinización. En la población situada a mayor altitud (población C), la herbivoría por ungulado vuelve a ser el agente selectivo más potente. Sin embargo, los datos, tanto observacionales como experimentales, de los que disponemos hasta la actualidad sugieren que la variabilidad espacial en los regímenes selectivos soportados por H. spinosa en Sierra Nevada contribuyen principalmente a diluir la presión selectiva global que esta especie soporta por parte de los herbívoros.

BIBLIOGRAFIA

Bibliografía

- Aarssen, L.W. 1991. What selection: herbivory or competition? *Oikos* 60, 261-262.
- Abbott, I. & L.K. Abbott 1975. Seed selection and handling ability of four species of Darwin's finches. *The Condor* 77, 332-335.
- Abe, Y. 1992. The advantage of attending ants and gall aggregation for the gall wasp *Andricus symbioticus* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oecologia* (Berlín) 89, 166-167.
- Abrahamson, W.G. 1989. Plant-animal interactions: an overview, pp 1-22. In Abrahamson, W.G. (ed) *Plant-animal interactions*. McGraw-Hill Inc., New York, EEUU.
- Abrahamson, W.G., P.O. Ambruster & G.D. Maddox 1983. Numerical relationships of *Solidago altissima* stem gall insect-parasitoid guild food chain. *Oecologia* (Berlin) 58, 351-357.
- Abrams, P.A. 1987. On classifying interactions between populations. *Oecologia* (berlin) 73, 272-281.
- Acot, P. 1988. *Histoire de l'écologie*. Presses Universitaires de France, Paris [Edición en castellano: *Historia de la ecología*, 1990, Taurus Bolsillo, Madrid].
- Addicot, J.F. 1986. On the population consequences of mutualism, En Diamond, J. & T.J. Case (eds) *Community ecology*, pp 425-436. Harper & Row, Publishers, New York, EEUU.
- Agren, J. 1987. Intersexual differences in phenology and damage by herbivores and pathogens in dioecious *Rubus chamaemorus* L.. *Oecologia* (Berlin) 72, 161-169.
- Agren, J. & M.F. Willson 1992. Determinants of seed production in *Geranium maculatum*. *Oecologia* (Berlin) 92, 177-182.
- Allen, J.A. & R. Knill 1991. Do grazers leave mottled leaves in the shade?. *Trends Ecol. Evol.* 6, 109-110.
- Allison, T.D. 1990a. The influence of deer browsing on the reproductive biology of Canada yew (*Taxus canadensis* marsh.). I. Direct effect on pollen, ovule, and seed production. *Oecologia* (Berlín) 83, 523-529.
- Allison, T.D. 1990b. The influence of deer browsing on the reproductive biology of Canada yew (*Taxus canadensis* marsh.). II. Pollen limitation: an indirect effect. *Oecologia* (Berlín) 83, 530-534.
- Allison, T.D. 1992. The influence of deer browsing on the reproductive biology of Canada yew (*Taxus canadensis* marsh.). III. Sex expresion. *Oecologia* (Berlin) 89, 223-228.
- Allsopp, P.G. 1980. The biology of false wireworms and their adults (soil inhabiting tenebrionidae) (Col.): a review. *Bulletin of Entomological Researches* 70, 343-379.
- Andersen, A.N. 1988. Insects seed predators may cause for greater losses than they appear to. *Oikos* 52, 337-340.
- Andersen, A.N. 1989a. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials?. *Oecologia* (Berlin) 81, 310-315.
- Andersen, A.N. 1989b. Impact of insect predation on ovule survivorship in *Eucalyptus baxteri*. *J. Ecol.* 77, 62-69.
- Andersson, S. 1992. Phenotypic selection in a population of *Crepis tectorum* ssp *pumila* (Asteraceae). *Can. J. Bot.* 70, 89-95.
- Andersson, S. & B. Widén 1993. Pollinator-mediated selection on floral traits in a synthetic population of *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Oikos* 66, 72-79.
- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch 1984. *The ecological web: more on the distribution and abundance of animals*. Chicago Univ. Press, Chicago, USA.

Bibliografía

- Antonovics, J. & P. H. van Tienderen 1991. Ontoecogenophyloconstraints? The chaos of constraint terminology. *Trends Ecol. Evol.* 6, 166-167.
- Arnold, R.M. 1982. Pollination, predation and seed set in *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Amer. Midl. Nat.* 107, 360-369.
- Arnold, S.J. & M.J. Wade 1984. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38, 709-719.
- Arnqvist, G. 1992. Spatial variation in selective regimes: sexual selection in the water strider, *Gerris odontogaster*. *Evolution* 46, 914-929.
- Ashton, P.S., T.J. Givnish & S. Appanah 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: a new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *Am. Nat.* 132, 44-66.
- Atsatt, P.R. 1970. Hemiparasitic flowering plants: phenotypic canalization by hosts. *Nature* 225, 1161-1163.
- Augspurger, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34, 475-488.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62, 775-788.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15, 257-267.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical trees species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65, 1705-1712.
- Auld, T.D. 1983. Seed predation in native legumes of south-eastern Australia. *Aust. J. Ecol.* 8, 367-376.
- Auld, T.D. 1986. Variation in predispersal seed predation in several Australian *Acacia* spp. *Oikos* 47, 319-326.
- Auld, T.D. 1991. Patterns of predispersal seed predators in the Fabaceae of the Sydney Region, South-eastern Australia. *Aust. J. Zool.* 39, 519-528.
- Auld, T.D. & P.J. Myerscough 1986. Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm.) Willd.: seed production and predispersal seed predation. *Aust. J. Ecol.* 11, 219-234.
- Barnard, C.J. 1980. Flock feeding and time budget in the House Sparrow (*Passer domesticus* L.). *Anim. Behav.* 28, 295-309.
- Barnard, C.J. 1981. Factors affecting flock size mean and variance in a winter population of house sparrows (*Passer domesticus* L.). *Behaviour* 74, 114-127.
- Barret, J.A. 1983. Plant-fungus symbioses. En Futuyma, D.J. & M. Slatkin (eds) *Coevolution*, pp137-161. Sinauer Associates Inc, Sunderland, EEUU.
- Barret, S.C.H. 1980. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (Water Hyacinth). II. Seed production in natural populations. *J. Appl. Ecol.* 17, 113-124.
- Basset, Y. 1991a. Leaf production of an overstory rainforest tree and its effects on the temporal distribution of associated insect herbivores. *Oecologia (Berlin)* 88, 211-219.
- Basset Y. 1991b. The spatial distribution of herbivory, miners and galls within an Australian rain forest tree. *Biotropica* 23, 271-281.

Bibliografía

- Basset, Y. 1992. Influence of leaf traits on the spatial distribution of arboreal arthropods within an overstorey rainforest tree. *Ecol. Entomol.* 17, 8-16.
- Bawa, K.S. & C.J. Webb 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Amer. J. Bot.* 71, 736-751.
- Bazely, D.R., J.H. Myers & K.B. da Silva 1991. The response of numbers of bramble prickles to herbivory and depressed resource availability. *Oikos* 61, 327-336.
- Beattie, A.J., C. Turnbull, R.B. Knox & E.G. Williams 1984. Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. *Amer. J. Bot.* 71, 421-426.
- Beattie, A.J., C. Turnbull, S. Jobson & R.B. Knox 1985. The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretions: evidence and some evolutionary implications. *Amer. J. Bot.* 72, 606-614.
- Bell, G., M.L. Lechowicz & D.J. Schoen 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants. III. Environmental variance in natural populations of *Impatiens pallida*. *J. Ecol.* 79, 697-713.
- Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am. nat.* 127, 870-892.
- Benkman, C.W. 1987. Food profitability and the foraging ecology of crossbill. *Ecol. Mongr.* 57, 251-267.
- Benkman, C.W. 1988. Flock size, food dispersion, and the feeding behavior of crossbills. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23, 167-175.
- Bergelson, J. & M.J. Crawley 1992. Herbivory and *Ipomopsis aggregata*: the disadvantage of being eaten. *Amer. Nat.* 139, 870-882
- Berry, P.E. & R.N. Calvo 1991. Pollinator limitation and position dependent fruit set in the high Andean orchid *Myrosmodes cochlerare* (Orchidaceae). *Pl. Syst. Evol.* 174, 93-101.
- Berry, R.J. 1985. The processes of pattern: genetical possibilities and constraints in coevolution. *Oikos* 44, 222-228.
- Bertin, R.I. 1988. Paternity in plants, En Lovett Doust, J. & L. Lovett Doust (eds) *Plant reproductive ecology, patterns and strategies*, pp 30-59. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido.
- Bertness, M.D. & S.W. Shumway 1992. Consumer driven pollen limitation of seed production in marsh grasses. *Am. J. Bot.* 79, 288-293.
- Bertness, M.D. , C. Wise & A.M. Ellison 1987. Consumer pressure and seed set in a salt marsh perennial plant community. *Oecologia* 71, 190-200.
- Beveridge, F.M. & J.M. Deag 1987. The effects of sex, temperature and companions on looking-up and feeding in single and mixed species flocks of House Sparrows (*Passer domesticus*), Chaffinches (*Fringilla coelebs*), and Starling (*Sturnus vulgaris*). *Behaviour* 100, 303-320.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Amer. Natur.* 117, 838-840.
- Birch, M.L. , J.W. Brewer & O. Rohfritsch 1992. Biology of *Dasineura affinis* (Cecidomyiidae) and influence of its gall on *Viola odorata*. En Shorthouse, J.D. & O. Rohfritsch (eds) *Biology of insect-induced galls*, pp 171-184. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido.
- Borowicz, V.A. & S.A. Juliano 1991. Specificity in host-fungus associations: do mutualists differ from antagonists?. *Evol. Ecol.* 5, 385-392.
- Boucher, D.H. S. 1985. *The biology of mutualism: ecology and evolution*. Oxford Univ Press, Oxford, Reino Unido.
- Boyd, R.S. 1991. Population biology of west coast *Cakile maritima*: effects of habitat and predation by *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Bot.* 69, 2620-2630.

Bibliografía

- Bradshaw, A.D. 1984a. The importance of evolutionary ideas in ecology –and vice versa. En, Shorrocks (ed) *Evolutionary ecology*, pp 1-26. Blackwell Scientific Publ., Oxford, Reino Unido.
- Bradshaw, A.D. 1984b. Ecological significance of genetic variation between populations. En, Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds) *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Assoc., Sutherland, EEUU, pp 213-228.
- Brody, A.K. 1992a. Oviposition choices by a pre-dispersal seed predator (*Hylemya* sp.) I. Correspondence with hummingbird pollinators, and the role of plant size, density and floral morphology. *Oecologia* (Berlín) 91, 56-62.
- Brody, A.K. 1992b. Oviposition choices by a pre-dispersal seed predator (*Hylemya* sp.) II. A positive association between female choice and fruit set. *Oecologia* (Berlín) 91, 63-67.
- Brooks, D.R. & D.A. McLennan 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior. A research program in comparative biology*. Chicago Univ. Press.
- Brown, C.R. & M.B. Brown 1987. Group-living in cliff swallows as an advantage in avoiding predators. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21, 97-107.
- Brown, J.S. & D.L. Venable 1991. Life history evolution of seed-bank annuals in responses to seed predation. *Evol. Ecol.* 5, 12-19.
- Bryant, J.P., J. Tuomi & P. Niemala 1988. Environmental constraint of constitutive and long-term inducible defenses in woody plants. In Spencer, K.C. (ed) *Chemical mediation of coevolution*, pp 367-389. Academic Press, San Diego, EEUU.
- Buchholz, R. & D.J. Levey 1990. The evolutionary triad of microbes, fruits, and seed dispersers: an experiment in fruit choice by cedar waxwings, *Bombycilla cedrorum*. *Oikos* 59, 200-204.
- Bull, J.J., I.J. Molineux & W.R. Rice 1991. Benevolence in a host-parasite system. *Evolution* 45, 875-882.
- Burdon, J.J. 1985. Pathogens and the genetic structure of plant populations. En White, J. (ed) *Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*, pp 313-325. Academic Press Inc, London, Reino Unido.
- Burdon, J.J. & A.M. Jarosz 1991. Host-pathogen interactions in natural populations of *Linum marginale* and *Melampsora lini*: I. Patterns of resistance and racial variation in a large host population. *Evolution* 45, 205-217.
- Butler, J.L. & D.D. Briske 1988. Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Oikos* 51, 306-312.
- Cain, M.L., W.P. Carson & R.B. Root 1991. Long-term suppression of insect herbivores increases the production and growth of *Solidago altissima* rhizomes. *Oecologia* 88, 251-257.
- Campbell, D.R. 1991. Effects of floral traits on sequential components of fitness in *Ipomopsis aggregata*. *Amer. Nat.* 137, 713-737.
- Campbell, D.R., N.M. Waser, M.V. Price, E.A. Lynch & R.J. Mitchell 1991. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45, 1458-1467.
- Cappucino, N. 1992. Adjacent trophic-level effects on spatial density dependence in a herbivore-predator-parasitoid system. *Ecol. Entomol.* 17, 105-108.
- Caraco, T., S. Martindale & H.R. Pulliam 1980. Avian flocking in the presence of a predator. *Nature* (London) 285, 400-401.
- Casper, B.B. 1988. Evidence for selective embryo abortion in *Cryptantha flava*. *Am. Nat.* 132, 318-326.

Bibliografía

- Casper, B.B. & D. Wiens 1981. Fixed rates of random ovule abortion in Cryptantha flava (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* 62, 866-869.
- Castrodeza, C. 1988. La teoría histórica de la selección natural. Ed. Alhambra S.A.. Madrid.
- Charlesworth, D. 1989. Evolution of low female fertility in plants: pollen limitation, resource allocation and genetic load. *Trends Ecol. Evol.* 4, 289-292.
- Cheplick, G.P. 1992. Sibling competition in plants. *J. Ecol.* 80, 567-575.
- Chew, F.S. 1988. Searching for defensive chemistry in the Cruciferae, or, do glucosinolates always control interactions of Cruciferae with their potential herbivores and symbionts? No!. In Spencer, K.C. (ed) *Chemical mediation of coevolution*, pp 81- 112. Academic Press, San Diego, EEUU.
- Chew, F.S. & S.P. Courtney 1991. Plant apparency and evolutionary escape from insect herbivory. *Am. Nat.* 138, 729-750.
- Choudhury, D. 1988. Herbivore induced changes in leaf-litter resource quality: a neglected aspect of herbivory in ecosystem nutrient dynamics. *Oikos* 51, 389-393.
- Clancy, K.M. & P.W. Price 1986. Temporal variation in three-trophic-level interactions among willows, sawflies, and parasites. *Ecology* 67, 1601-1607.
- Clancy, K.M. & P.W. Price 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox. *Ecology* 68, 733-737.
- Clark, C.W. & M. Mangel 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *Am. Nat.* 123, 626-641.
- Cockburn, A. 1991. *An introduction to evolutionary ecology*. Blackwell Scientific Publications, London, Reino Unido.
- Cody, M.L. 1971. Finch flocks in the Mohave Desert. *Theor. Pop. Biol.* 2, 142-158.
- Coffin, D. P. & W.K. Lauenroth 1992. Spatial variability in seed production of the perennial bunchgrass Bouteloua gracilis (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 79, 347-353.
- Coley, P.D. 1987. Patrones de las defensas de las plantas: ¿porqué los herbívoros prefieren ciertas especies?. *Rev. Biol. Trop.* 35, 151-164.
- Coley, P.D., J.P. Bryant & F.S. Chapin III, 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230, 895-899.
- Combes, C. 1991. Ethological aspects of parasite transmission. *Am. Nat.* 138, 866-880.
- Comins, H.N., M.P. Hassel & R.M. May 1992. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. Anim. Ecol.* 61, 735-748.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122, 661-696.
- Cornell, H.V. 1983. The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): Why and How?. *Amer. Midl. Nat.* 110, 225-234.
- Cottam, D.A., J.B. Whittaker & A.J.C. Malloch 1986. The effects of chrysomelid beetle grazing and plant competition on the growth of Rumex obtusifolius. *Oecologia (Berlin)* 70, 452-456.
- Craig, J.L. 1989. Seed set in Phormium: interactive effects of pollinator behaviour, pollen carryover and pollen source. *Oecologia (Berlín)* 81, 1-5.
- Craig, T.P., T.K. Itami & P.W. Price. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70, 1691-1699.

Bibliografía

- Craig, T.P., T.K. Itami & P.W. Price. 1990. The window of vulnerability of a shoot-galling sawfly to attack by a parasitoid. *Ecology* 71, 1471-1482.
- Craig, T.P., P.W. Price, K.M. Clancy, G. Waring & F. Sacchi 1988. Forces preventing coevolution in the three-trophic level system: willow, a gall-forming herbivore and parasitoids. In Spencer, K.C. (ed) *Chemical mediation of coevolution*, pp 57- 80. Academic Press, San Diego, EEUU.
- Craig, T.P., P.W. Price & J.K. Itami 1986. Resource regulation by a stem-galling sawfly on the Arroyo Willow. *Ecology* 67, 419-425.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Crawley, M.J. 1986. Life history and environment. En Crawley, M.J. (ed) *Plant ecology*, pp 253-290. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Crawley, M.J. 1987. Benevolent herbivores? *Trends Ecol. Evol.* 2, 167-168.
- Crawley, M.J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Ann. Rev. Entomol.* 34, 531-564.
- Crepet, W.L. & E.M. Friis 1987. The evolution of insect pollination in angiosperms. En Friis, E.M., W.G. Chaloner & P.R. Crane (eds) *The origins of angiosperms and their biological consequences*, pp181-201. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Reino Unido.
- Crespi, B.J. & F.L Bookstein 1989. A path-analytic model for the measurement of selection on morphology. *Evolution* 43, 18-28.
- Cuartas, P. & R. Garcia-Gonzalez 1992. Quercus ilex browse utilization by Caprini in Sierra de Cazorla and Segura (Spain). *Vegetatio* 99-100, 317-330.
- Cushman, J.H. & A.J. Beattie 1991. Mutualisms: assessing the benefits to hosts and visitors. *Trends Ecol. Evol.* 6, 193-195.
- Darwin, C (1859): *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London [Versión en castellano: *Origen de las especies*, 1985, Ediciones Akal S.A., Madrid].
- Darwin, C. 1877. *The various contrivances by which Orchids are fertilised by insects*. John Murray, London. [Edición facsimil Chicago Univ. Press,1984].
- Daubenmire, R.F. 1979. *Plants and environment, a textbook of autoecology*, 3rd edition. Wiley Interscience, New York, EEUU. [edición en castellano: *Ecología vegetal, tratado de autoecología de plantas*, ed. Limusa, 1988, México].
- De Jong, T.J. & P.G.L. Klinkhamer 1989. Limiting factors for seed production in Cynoglossum officinale. *Oecologia* (Berlín) 80, 167-172.
- De Jong, T.J., N. M. Waser, M.V. Price & R.M. Ring 1992. Plant size, geitonogamy and seed set in Ipomopsis aggregata. *Oecologia* (Berlín) 89, 310-315.
- Delph, L.F. 1986. Factors regulating fruit and seed production in the desert annual Lesquerella gordonii. *Oecologia* (Berlín) 69, 471-476.
- De Steven, D. 1981. Predispersal seed predation in a tropical shrub (Mabea occidentalis, Euphorbiaceae). *Biotropica* 13, 146-150.
- Dicke, M. & H. Dijkman 1992. Induced defence in detached unfested plant leaves: effects on behaviour of herbivores and their predators. *Oecologia* (Berlin) 91, 554-560.

Bibliografía

- Dieringer, G. 1991. Pollination ecology of Streptanthus bracteatus (Brassicaceae); a rare central Texas endemic. *Southwest. Nat.* 36, 341-343.
- Dieringer, G. 1992. Pollinator effectiveness and seed set in populations of Agalinis strictifolia (Scrophulariaceae). *Amer. J. Bot.* 79, 1018-1023.
- Dinerstein, E. 1991. Seed dispersal by greater one-horned rhinoceros (Rhinoceros unicornis) and the flora of Rhinoceros latrines. *Mammalia* 55, 355-362.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds) *Perspectives on plant population ecology*, pp141-165. Sinauer Ass., Sunderland, EEUU.
- Dirzo, R. 1985. The role of grazing animal. En White, J. (ed) *Studies on plant demography: a festschrift for Jonh L. Harper*, pp 343-355. Academic Press Inc, London, Reino Unido.
- Dirzo, R. & J. Sarukhán 1984. Introduction. En Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds) *Perspectives on plant population ecology*, pp3-8. Sinauer Ass., Sunderland, EEUU.
- Dixon, W.J. 1990. *BMDP Statistical Software*. Univ. California Press, Berkeley, EEUU.
- Doak, D.F. 1992. Lifetime impacts of herbivory for a perennial plant. *Ecology* 73, 2086-2100.
- Dowdy, S. & S. Wearden 1985. *Statistics for research*, 2nd edition. Wiley Interscience, New York, EEUU.
- Drew, R.A. 1987. Reduction in fruit fly (Tephritidae:Dacinae) populations in their endemic rainforest habitat by frugivorous vertebrates. *Aust. J. Zool.* 35, 283-288.
- Duggan, A.E. 1985. Pre-dispersal seed predation by Anthocharis cardamines (Pieridae) in the population dynamics of the perennial Cardamine pratensis (Brassicaceae). *Oikos* 44, 99-106.
- Dunson, W.A. & J. Travis 1991. The role of abiotic factors in community organization. *Am. nat.* 138, 1067-1091.
- Ebenmann, B. & L. Persson 1988. *Size-structured populations*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Edelstein-Keshet, L. & M.D. Rausher 1989. The effect of inducible plant defenses on herbivore populations. I. Mobile herbivores in continuous time. *Am. Nat.* 133, 787-810.
- Ehlérn, J. 1991. Why do plants produce surplus flowers? a reserve-ovary model. *Am. Nat.* 138, 918-933.
- Ehrlich, P.R. & P.H. raven 1964. *Butterflies and plants: a study in coevolution*. *Evolution* 18, 586-608.
- Eichinger, J. & D.J. Moriarty 1985. Movement of Mojave Desert sparrow flocks. *Wilson Bull.* 97, 511-516.
- Ekman, J. 1985. Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. *Anim. Behav.* 35, 445-452.
- Ekman, J. & M. Hake 1988. Avian flocking reduces starvation risk: an experimental demonstration. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22, 91-94.
- Eldredge, N. 1985. *Time frames. The evolution of punctuated equilibria*. Princenton Univ. Press, Princenton, EEUU.
- Elgar, M.A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biol. Rev.* 64, 13-33.
- Elgar, M.A. & C.P. Catterall 1981. Flocking and predator surveillance in House Sparrows: test of an hypothesis. *Anim. Behav.* 29, 868-872.

Bibliografía

- Elgar, M.A., H. McKay & P. Woon 1986. Scanning, pecking and alarm flights in House Sparrows. *Anim. Behav.* 34, 1892-1894.
- Ellison, R.L. & J.N. Thompson 1987. Variation in seed and seedling size: the effects of seed herbivores on Lomatium grayi (Umbelliferae). *Oikos* 49, 269-280.
- Endler, J.A. 1977. Geographic variation, speciation, and clines. Princeton Univ. Press, Princeton, USA.
- Endler, J.A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton Univ. Press, Princeton, USA.
- English-Loeb, G.M. & R. Karban 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in Erigeron glaucus (Compositae). *Oecologia* (Berlín) 89, 588-595.
- Erasmus, D.J., P.H. Bennett & J.van Staden 1992. The effect of galls induced by the gall fly Procecidochares utilis on vegetative growth and reproductive potential of crofton weed, Ageratina adenophora. *Ann. appl. Biol.* 120, 173-181.
- Escó, J. & C.L. Alados 1992. Habitat preference of Spanish ibex and other ungulates in Sierras de Cazorla y Segura (Spain). *Mammalia* 56, 393-406
- Evans, A.S. 1991. Whole-plant responses of Brassica campestris (Cruciferae) to altered sink-source relations. *Amer. J. Bot.* 78, 394-400.
- Evans, K.A. & L.J. Allen-Williams 1992. Electroantennogram responses of the Cabbage Seed Weevil, Ceutorhynchus assimilis, to oilseed rape, Brassica napus ssp. oleifera, volatiles. *J. Chem. Ecol.* 18, 1641-1659.
- Faeth, S.H. 1985. Host selection by leaf miner: interactions among three trophic levels. *Ecology* 66, 870-875.
- Faeth, S.H. 1986. Indirect interaction between temporally separated herbivores mediated by the host plant. *Ecology* 67, 479-494.
- Faeth, S.H. 1988. Plant-mediated interactions between seasonal herbivores: enough for evolution or coevolution?. In Spencer, K.C. (ed) *Chemical mediation of coevolution*, pp 391- 414. Academic Press, San Diego, EEUU.
- Fagerström, T., 1989. Anti-herbivory chemical defense in plants: a note on the concept of cost. *Amer. Nat* 133, 281-287.
- Falconer, D.S. 1989. *Introduction to quantitative genetics*, 3rd edition. LongmanScientific & Technical, New York, EEUU.
- Fandos, P. 1991. La cabra montés (Capra pyrenaica) en el parque Natural de las sierras de Cazorla, Segura y las Villas. Colección Técnica, ICONA.
- Farris, M.A. & M. J. Lechowicz 1990. Functional interactions among traits that determine reproductive success in a native annual plant. *Ecology* 71, 548-557.
- Fay, P.A. & D.C. Hartnett 1991. Constraint on growth and allocation patterns of Silphium integrifolium (Asteraceae) caused by a cynipid gall wasp. *Oecologia* (Berlin) 88, 243-250.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall, London, Reino Unido.
- Fernandes, G.W. & P.W. Price 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* (Berlin) 90, 14-20.
- Fischl, J. & D.F. Caccamise 1985. Influence of habitat and season on foraging flock composition in the European Starling (Sturnus vulgaris). *Oecologia* (Berlin) 67, 532-539.

Bibliografía

- Fitter, A.H. 1986. Acquisition and utilization of resources. En Crawley, M.J. (ed) Plant ecology, pp 375-406. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Fleming, T.H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. En Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson (eds) Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions., pp 119-144. Wiley Interscience, New York, EEUU.
- Focardy, S. & S.L. Paveri-Fontana 1992. A theoretical study of the socioecology of ungulates. Theor. Pop. Biol. 41, 121-134.
- Foley, W.J. & S.J. Cork 1992. Use of fibrous diets by small herbivores: how far can the rules be "bent"? Trends Ecol. Evol. 7, 159-162.
- Folstad, I. & A.J. Karter 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. Am. Nat. 139, 603-622.
- Fone, A.L. 1989. Relationship between components of plant form and seed output in Collinsonia verticillata (Lamiaceae). En Bock, J.H. & Y.B. Linhart (eds) The evolutionary ecology of plants, pp 257-272, Westview Press, Boulder.
- Fox, G.A. 1990a. Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. Amer. J. Bot. 77, 1508-1518.
- Fox, G.A. 1990b. Components of flowering time variation in a desert annual. Evolution 44, 1404-1423.
- Fox, L.R. & P.A. Morrow 1992. Eucalypt responses to fertilization and reduced herbivory. Oecologia 89, 214-222.
- Fritz, R.S., C.F. Sacchi & P.W. Price 1986. Competition versus host plant phenotype in species composition: willow sawflies. Ecology 67, 1608-1618.
- Futuyma, D.J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En Futuyma, D.J. & M. Slatkin (eds) Coevolution, pp 207-231. Sinauer Ass. Sutherland, EEUU.
- Futuyma, D.J. 1989. Macroevolutionary consequences of speciation: inferences from phytophagous insects. En Otte, D & J.A. Endler (eds) Speciation and its consequences, pp 557-578. Sinauer Ass. Sutherland, EEUU.
- Futuyma, D.J. 1991. Evolution of host specificity in herbivorous insects: genetic, ecological, and phylogenetic aspects. En Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson (eds) Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions., pp 431-454. Wiley Interscience, New York, EEUU.
- Futuyma, D.J. & M. Slatkin 1983. Coevolution. Sinauer Ass. Sutherland, EEUU.
- Galen, C. 1985. Regulation of seed-set in Polemonium viscosum: floral scents, pollination, and resources. Ecology 66, 792-797.
- Galen, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, Polemonium viscosum. Evolution 43, 882-890.
- Galetti, M. & M. Rodrigues 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. Biotropica 24, 222-224.
- Ganeshiah, K.N. & R. Uma Shaanker 1988a. Seed abortion in wind-dispersed pods of Dalbergia sissoo: maternal regulation or sibling rivalry?. Oecologia 77, 135-139.
- Garcia-Gonzalez, R. & P. Cuartas 1992a. Food habits of Capra pyrenaica, Cervus elaphus and Dama dama in the cañada Sierra (Spain). Mammalia 56, 195-202.

Bibliografía

- García-González, R. & P. Cuartas 1992b. Feeding strategies of Spanish Wild Goat in the Cazorla Sierra (Spain). *Ungulates* 91: 1647-170.
- Garrison, W.J. & C.K. Augspurger 1983. Double- and single-seeded acorns of bur oak (Quercus macrocarpa): frequency and some ecological consequences. *Bull. Torrey Bot. Club* 110, 154-160.
- Garwood, N.C. & C.C. Horvitz 1985. Factors limiting fruit and seed production of a temperate shrub, Staphylea trifolia L. (Staphyleaceae). *Amer. J. Bot.* 72, 453-466.
- Gehring, C.A. & T.G. Whitham 1992. Reduced mycorrhizae on Juniperus monosperma with mistletoe: the influence of environmental stress and tree gender on a plant parasite and a plant-fungal mutualism. *Oecologia* (Berlin) 89, 298-303.
- Georgiadis, N.J. & S.J. McNaughton 1988. Interaction between grazers and a cyanogenic grass, Cynodon plectostachyus. *Oikos*, 51, 343-350.
- Ghiselin, M.T. (1969): *The triumph of the darwinian method*. University of California Press, California, USA. [Versión en castellano: *El triunfo de Darwin*, 1983, Editorial Cátedra, Madrid].
- Gilbert, L.E. & P.H. Raven 1975. *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Texas, EEUU.
- Gill, D.E. 1986. Individual plants as genetic mosaics: ecological organisms versus evolutionary individuals. En Crawley, M.J. (ed) *Plant ecology*, pp 321-344. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Giraldeau, L.-A. 1984. Group foraging: the skill pool effect and frequency-dependent learning. *Am. Nat.* 124, 72-79.
- Giraldeau, L.-A. 1988. The stable group and the determinant of foraging group. En Slobodkinoff, C.N. (ed) *The ecology of social behaviour*, pp 33-54. Academic Press, London, Reino Unido.
- Glück, E. 1985. Seed preference and energy intake of Goldfinches Carduelis carduelis in the breeding season. *Ibis* 127, 421-429.
- Glück, E. 1986. Flock size and habitat-dependent food and energy intake of foraging Goldfinches. *Oecologia* (Berlin) 71, 149-155.
- Glück, E. 1987. Benefits and costs of social foraging and optimal flock size in Goldfinches (Carduelis carduelis). *Ethology* 74, 65-79.
- Goldberg, D.E. 1985. Effects of soil pH, competition, and seed predation on the distributions of two tree species. *Ecology* 66, 503-511.
- Gómez, J.M. 1991. *Biología de la polinización de Hormathophylla spinosa: análisis cualitativo y cuantitativo de una interacción mutualista*. Memoria de Licenciatura, Universidad de Granada, Granada.
- Gómez J.M. & R. Zamora 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia* 91, 410-418.
- Gorchov, D.L. & G.F. Estabrook 1987. A test of several hypothesis for the determination of seed number in Amelanchier arborea, using simulated probability distributions to evaluate data. *Amer. J. Bot.* 74, 1893-1897.
- Goss-Custard, J.D. & S.E.A. leV. dit Durell (1988). The effect of dominance and feeding method on the intake rates of Oystercatchers, Haematopus ostragelus, feeding on mussels. *J. Anim. Ecol.* 57, 827-844.
- Gould, F. 1988. Genetics of pairwise and multispecies plant-herbivore coevolution. En Spencer, K.C. (ed) *Chemical mediation of coevolution*. Academic Press, Inc, San Diego, EEUU, pp 13-56.

Bibliografía

- Gould, F. 1991. Arthropod behavior and the efficacy of plant protectants. *Annu. Rev. Entomol.* 36, 305-330.
- Gould, H.J. 1975. Survey of pest incidence on oil-seed rape in south central England. *Ann. Appl. Biol.* 79, 19-26.
- Gould, J.R., T.S. Bellows & T.D. Paine 1992. Population dynamics of Siphoninus phillyreae in California in the presence and absence of a parasitoid, Encarsia partenopea. *Ecol. Entomol.* 17, 127-134.
- Graham, C.W. & H.J. Gould 1980. Cabbage stem weevil (Ceutorhynchus quadridens) on spring oilseed rape in Southern England and its control. *Ann. Appl. Biol.* 95, 1-10.
- Grant, B.R. & P.R. Grant 1989. Natural selection in a population of Darwin's finches. *Am. Nat.* 133, 377-393.
- Greenwood, J.J. 1985. Frequency-dependent selection by seed-predators. *Oikos* 44, 195-210.
- Greig-Smith 1987. Persistence in foraging: when do bullfinches abandon unprofitable seeds?. *Behaviour* 103, 203-216.
- Grenfell, B.T. 1992. Parasitism and the dynamics of ungulate grazing systems. *Am. Nat.* 139, 907-929.
- Gutián, J. 1987. Hedera helix y los pájaros dispersantes de sus semillas: tiempo de estancia en la planta y eficiencia de movilización. *Ardeola* 34, 25-35.
- Gutián, J. 1989. Consumo de frutos de acebo (Ilex aquifolium L.) y movilización de semillas por passeriformes en la montañas cantábricas occidentales, noroeste de España. *Ardeola* 36, 73-82.
- Gutián, J., M. Fuentes, T. Bermejo & B. López 1992. Spatial variation in the interaction between Prunus mahaleb and frugivorous birds. *Oikos* 63, 125-130.
- Gutián, J. & J.M. Sánchez 1992. Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio* 98, 157-164.
- Haig, D. & M. Westoby 1988a. On limits to seed production. *Am. Nat.* 131, 757-759.
- Haig, D. & M. Westoby 1988b. Inclusive fitness, seed resources, and maternal care. En Lovett Doust, J. & L. Lovett Doust (eds) *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, pp 60-79. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido.
- Hainsworth, F.R., L.L. Wolf & T. Mercier 1984. Pollination and pre-dispersal seed predation: net effects on reproduction and inflorescence characteristics in Ipomopsis aggregata. *Oecologia* (Berlín) 63, 405-409.
- Hainsworth, F.R., L.L. Wolf & T. Mercier 1985. Pollen limitation in a monocarpic species, Ipomopsis aggregata. *J. Ecol.* 73, 263-270.
- Hairston, N.G., F.E. Smith & L.B. Slobodkin 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* 94, 421-425.
- Hairston, N.G. Sr. 1989. *Ecological experiments: purpose, design and execution*. Cambridge Univ Press, Cambridge, Reino Unido.
- Hamilton, W.D. & M. Zuk 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?. *Science* 218, 384-387.
- Handel, S.N. & J.L.V. Mishkin 1984. Temporal shifts in gene flow and seed set: evidence from an experimental population of Cucumis sativus. *Evolution* 38, 1350-1357.

Bibliografía

- Harborne, J.B. 1982. Introduction to ecological biochemistry, 2nd edition. Academic Press, San Diego, EEUU. [Versión en castellano: Introducción a la bioquímica ecológica, Alhambra Edit, 1985].
- Hare, J.D. 1992. Effects of plant variation on herbivore-natural enemy interactions. In Fritz, R.S. & E.L. Simms (eds) Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution and genetics, pp 278-298. Chicago Univ. Press, Chicago, USA
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, Reino Unido.
- Hartl, D.L. and A.G. Clark 1989. Principles of population genetics, 2nd edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, U.S.A.
- Hartley, S.E. & J.H. Lawton 1992. Host-plant manipulation by gall-insects: a test of the nutrition hypothesis. *J. Anim. Ecol.* 61, 113-119.
- Hartnett, D.C. & W.G. Abrahamson 1979. The effects of stem gall insects on life history patterns in *Solidago canadensis*. *Ecology* 60, 910-917.
- Harvey, P.H. and M.D. Pagel 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press. Oxford, England.
- Haukioja, E. 1991. The influence of grazing on the evolution, morphology and physiology of plants as modular organisms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 333, 241-247.
- Haukioja, E. & K. Lehtilä 1992. Moose and birch: how to live on low-quality diets. *Trends Ecol. Evol.* 7, 19-22.
- Hawkins, B.A. 1992. Parasitoid-host food web and donor control. *Oikos* 65, 159-162.
- Hawkins, B.A. & R.J. Gagné 1989. Determinants of assemblage size for the parasitoids of Cecidomyiidae (Diptera). *Oecologia (Berlin)* 81, 75-88.
- Heithaus, E.R., E. Stashko & P.K. Anderson 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology* 63, 1294-1302.
- Hendrix, S.D. 1981. Compensatory reproduction in a biennial herb following insect defloration. *Oecologia (Berlin)* 42, 107-118.
- Hendrix, S.D. 1984. Reactions of *Heracleum lanatum* to floral herbivory by *Depressaria pastinacella*. *Ecology* 65, 191-197.
- Hendrix, S.D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. En Lovett Doust, J. & L. Lovett Doust (eds) Plant reproductive ecology: patterns and strategies, pp 246-266. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido.
- Hendrix, S.D. 1989. Floral herbivory and the Apiaceae: antagonistic or mutualistic interactions? En Bock, J.H. & Y.B. Linhart (Eds) The evolutionary ecology of plants, pp 305-321. Westview Press, Boulder, EEUU.
- Hendrix, S.D. & E.J. Trapp 1981. Plant-herbivore interactions: insect induced changes in host plant sex expression and fecundity. *Oecologia (Berlin)* 49, 119-122.
- Hendrix, S.D. & E.J. Trapp 1989. Floral herbivory in *Pastinaca sativa*: do compensatory responses offset reductions in fitness. *Evolution* 43, 891-895.
- Herms, D.A. & W.J. Mattson 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quart. Rev. Biol.* 67, 283-335.
- Herrera, C.M. 1981. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones?. *Amer. Nat.* 118, 896-907.
- Herrera, C.M. 1982a. Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *Amer. Nat.* 120, 218-241.

Bibliografía

- Herrera, C.M. 1982b. Seasonal variations in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63, 773-785.
- Herrera, C.M. 1984a. Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. *Oikos* 42, 203-210.
- Herrera, C.M. 1984b. Selective pressures on fruit seediness: differential predation of fly larvae on the fruit of *Berberis hispanica*. *Oikos* 42, 166-170.
- Herrera, C.M. 1984c. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia (Berlin)* 63, 386-393.
- Herrera, C.M. 1984d. The annual cycle of *Osyris quadripartita*, a hemiparasitic dioecious shrub of Mediterranean scrublands. *J. Ecol.* 72, 1065-1078.
- Herrera, C.M. 1984e. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interactions in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54, 1-23.
- Herrera, C.M. 1984f. Adaptation to frugivory of mediterranean avian dispersers. *Ecology* 65, 609-617.
- Herrera, C.M. 1985a. Predispersal reproductive biology of female *Osyris quadripartita* (Santalaceae), a hemiparasitic dioecious shrub of Mediterranean scrublands. *Bot. J. Linn. Soc.* 90, 113-127.
- Herrera, C.M. 1985b. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seed by vertebrate. *Oikos* 44, 132-141.
- Herrera, C.M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecol. Monogr.* 57, 305-331.
- Herrera, C.M. 1988a. Habitat-shaping, host plant use by a hemiparasitic shrub, and the importance of gut fellows. *Oikos* 51, 383-386.
- Herrera, C.M. 1988b. The fruiting ecology of *Osyris quadripartita*: individual variation and evolutionary potential. *Ecology* 69, 233-249.
- Herrera, C.M. 1989a. Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. II Uso de sustratos, reproducción y consumo por los herbívoros. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47, 125-138.
- Herrera, C.M. 1989b. Seed dispersal by animals: A role in angiosperm diversification?. *Am. Nat.* 133, 309-322.
- Herrera, C.M. 1989c. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predator: supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54, 185-188.
- Herrera, C.M. 1989d. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia (Berlín)* 80, 241-248.
- Herrera, C.M. 1990a. Brood size reduction in *Lavandula latifolia* (Labiatae): a test of alternative hypothesis. *Evol. Trends Plants* 4, 99-105.
- Herrera, C.M. 1990b. The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. 2. Patterns of variation among disjunct populations. *Biol. J. Soc. Linn. Soc.* 40, 275-291.
- Herrera, C.M. 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72, 1436-1448.
- Herrera, C.M. 1992a. Individual flowering time and maternal fecundity in a summer-flowering mediterranean shrub: making the right prediction for the wrong reason. *Acta Oecologica* 13, 13-24.
- Herrera, C.M. 1992b. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73, 1832-1841.

Bibliografía

- Herrera, C.M. & P. Jordano 1981. Prunus mahaleb and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.* 51, 203-218.
- Herrera, J. 1991. Herbivory, seed dispersal, and the distribution of a ruderal plant living in a natural habitat. *Oikos* 62, 209-215.
- Hik, D.S., Sadul, H.A. & R.L. Jefferies 1991. Effects of the timing of multiple grazings by geese on net above-ground primary production of swards of Puccinellia phryganodes. *J. Ecol.* 79, 715-730.
- Hill, M.O., D.F. Evans & S.A. Bell 1992. Long-term effects of excluding sheep from hill pastures in North Wales. *Journal of Ecology* 80, 1-13.
- Hochberg, M.E. 1991. Population dynamic consequences of the interplay between parasitism and intraspecific competition for host-parasite systems. *Oikos* 61, 297-306.
- Hochberg, M.E., M.P. Hassell & R.M. May 1990. The dynamics of host-parasitoid-pathogen interactions. *Am. Nat.* 135, 74-94.
- Hochberg, M.E. & J.H. Lawton 1990. Competition between kingdoms. *Trends Ecol. Evol.* 5, 367-371.
- Hodkinson, I.D. & M.K. Hughes 1982. Insect herbivory. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. [Versión en castellano: La fitofagia en los insectos, 1993, Oikos -tau, Barcelona].
- Hogan, K.P. 1983. The pollination biology and breeding system of Asplectrum hyemale (Orchidiaceae). *Can. J. Bot.* 61, 1906-1910.
- Hogstad, O. 1988a. Advantage of social foraging of Willow Tits Parus montanus. *Ibis* 130, 275-283.
- Hogstad, O. 1988b. Social rank and antipredator behaviour of Willow Tits Parus montanus in winter flock. *Ibis* 130, 45-56.
- Hogstad, O. 1988c. Rank-related resource access in winter flocks of Willow Tit Parus montanus. *Ornis Scand.* 19, 169-174.
- Holmes, J.C. 1983. Evolutionary relationships between parasitic helminths and their hosts. En Futuyama, D.J. & M. Slatkin (eds) *Coevolution*, pp161-285. Sinauer Associates Inc, Sunderland, EEUU.
- Holmes, J.C. & P.W. Price 1986. Communities of parasites. En Kikkawa, J. & D.J. Anderson (eds) *Community ecology, patterns and process*, pp 187-213. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Horner, J.D. & W.G. Abrahamson 1992. Influence of plant genotype and environment on oviposition preference and offspring survival in a gallmaking herbivore. *Oecologia (Berlin)* 90, 323-332.
- Howe, H.F. & L.C. Westley 1986. Ecology of pollination and seed dispersal. En Crawley, M.J. (ed) *Plant ecology*, pp 185-216. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Howe, H.F. & L.C. Westley 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford Univ. Press. Oxford, Reino Unido.
- Huang, C. & A. Sih 1991. Experimental studies on direct and indirect interactions in a three trophic-level stream system. *Oecologia (Berlín)* 85, 530-536.
- Hunter, M.D. 1992. A variable insect-plant interaction: the relationship between tree budburst phenology and population levels of insect herbivores among trees. *Ecol. Entomol.* 16, 91-95.
- Hunter, M.D. & P.W. Price 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative role of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 724-732.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22, 477-503.

Bibliografía

- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54, 187-211.
- Huxley, T.H. 1894. *Evolution and ethics* [Edición facsimili Chicago Univ. Press, 1989].
- Illius, A.W., Clark, D.A. & J. Hodgson 1992. Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover sward. *J. Anim. Ecol.* 61, 183-194.
- Illius, A.W. & I.J. Gordon 1992. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia* (Berlin) 89, 428-434.
- Janzen, D.H. 1971a. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1, 465-492.
- Janzen, D.H. 1971b. Escape of Cassia grandis L. beans from predators in time and space. *Ecology* 52, 964-979.
- Janzen, D. H. 1975. Intra-and interhabitat variations in Guazuma ulmifolia (Sterculiaceae) seed predation by Amblycerus cistelinus (Bruchidae) in Costa Rica. *Ecology* 56, 1009-1013.
- Janzen, D.H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. En Futuyma, D.J. & M. Slatkin (eds) *Coevolution*, pp. 232-262. Sinauer Ass. , Inc, Sunderland, EEUU.
- Janzen, D.H. 1984. Dispersal of small seed by big herbivores: foliage is the fruit. *Am. Nat.* 123, 338-353.
- Jarosz, A.M. & J.J. Burdon 1991. Host-pathogen interactions in natural populations of Linum marginale and Melapsora lini: II. Local and regional variation in patterns of resistance and racial structure. *Evolution* 45, 1618-1627.
- Jennersten, O. 1988. Insect dispersal of fungal disease: effects of Ustilago infection on pollinator attraction in Viscaria vulgaris. *Oikos* 51, 163-170.
- Jennersten, O. & M.M. Kawk 1991. Competition for bumblebee visitation between Melampyrum pratense and Viscaria vulgaris with healthy and Ustilago-infected flowers. *Oecologia* 86, 88-98.
- Jervis, M.A. & N.A.C. Kidd 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.* 61, 395-434.
- Jolivet, P. 1992. *Insects and plants: parallel evolution and adaptations*, 2ª Edición. Sandhill Crane Press, Florida, EEUU,
- Jordano, D., J. Fernandez-Haeger & J. Rodriguez 1990. The effect of seed predation by Tomares ballus (Lepidoptera: Lycaenidae) on Astragalus lusitanicus (Fabaceae): determinants of differences among patches. *Oikos* 57, 250-256.
- Jordano, P. 1982. Migrant birds are the main seed-dispersers of blackberries Rubus ulmifolius in southern Spain. *Oikos* 38, 183-193.
- Jordano, P. 1984. Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana. tesis Doctoral, Inédito.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and size damage. *Ecology* 68, 1711-1723.
- Jordano, P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas en Pistacia lentiscus L. (Anacardiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 45, 213-231.
- Jordano, P. 1989. Pre-dispersal biology of Pistacia lentiscus (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55, 375-386.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. En Fenner, M (ed) *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities.*, pp 105-156. CAB International.

Bibliografía

- Justice, K.E. & F.A. Smith 1992. A model of dietary fiber utilization by small mammalian herbivores, with empirical results for Neotoma. Amer. Nat. 139, 398-416.
- Kalish, S. 1986. Variable selection on the timing of germination in Collinsia verna (Scrophulariaceae). Evolution 40, 479-491.
- Karban, R. 1986. Interspecific competition between folivorous insects on Erigeron glaucus. Ecology 67, 1063-1072.
- Karban, R. 1990. Herbivore outbreaks on only young trees: testing hypotheses about aging and induced resistance. Oikos 59, 27-32.
- Kareiva, P. 1989. renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. En Roughgarden, J., R.M. May & S.A. Levin (eds) Perspective in ecology, pp 68-88. Princeton Univ. Press, Princeton, EEUU.
- Kelly, C.A. 1992. Spatial and temporal variation in selection on correlated life-history and plant size in Chamaecrista fasciculata. Evolution 46, 1658-1673.
- Kelly, C.K. 1990. Plant foraging: a marginal value model and coiling response in Cuscuta subinclusa. Ecology 71, 1916-1925.
- Kelly, C.K. 1992. Resource choice in Cuscuta europaea. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 89, 0000-0000.
- Kelly, D., M.J. McKone, K.J. Batchelor & J.R. Spence 1992. Mast seeding of Chionochloa (Poaceae) and pre-dispersal seed predation by a specialist fly (Diplotoxa, Diptera: Chloropidae). N. Zealand J. Bot. 30, 125-133.
- Kikawa, J. & D.J. Anderson 1986. Community ecology; patterns and process. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Klinkhamer, P.G.L., T.J. de Jong & E. van der Meijden 1988. Production, dispersal and predation of seeds in the biennial Cirsium vulgare. J. Ecol. 76, 403-414.
- Klinhamer, P.G.L., E. Meelis, T.J. de Jong & J. Weiner 1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. Functional Ecology 6, 308-316.
- Kochmer, J.P. & S.N. Handel 1986. Constraint and competition in the evolution of flowering phenology. Ecol. Monogr. 56, 303-325.
- Kouamé, K.L. & M. Mackauer 1991. Influence of aphid size, age and behaviour on host choice by the parasitoid wasp Ephedra californicus: a test of host-size models. Oecologia (Berlín) 88, 197-203.
- Kozłowski, J. 1992. Pleiotropic parasites and life history theory. Trends Ecol. Evol. 7, 241.
- Krebs, J.R. & R.H. McCleery 1984. Optimization in behavioural ecology. En Krebs, J.R. & N.B. Davies (eds) Behavioural ecology, an evolutionary approach, 2nd edition, pp 91-121. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Kuijt, J. 1969. The biology of parasitic flowering plants. University of California Press. Berkeley, EEUU.
- Kuno, E. 1991. Sampling and analysis of insect populations. Ann. Rev. Entomol. 36, 285-304
- Kress, W.J. 1981. Sibling competition and evolution of pollen unit, ovule number, and pollen vector in Angiosperms. Syst. Bot. 6, 101-112.
- Krischik, V.A., R.W. Goth & P. Barbosa 1991. Generalized plant defense: effects on multiple species. Oecologia (Berlin) 85, 562-571.
- Lalonde, R.G. & B.D. Roitberg 1992. Field studies of seed predation in an introduced weedy thistle. Oikos 65, 363-370.

Bibliografía

- Lamb, R.J. 1989. Entomology of oilseed Brassica crops. *Ann. Rev. Entomol.* 34, 211-229.
- Lamp, W.O. & M.K. McCarty 1982a. Biology of predispersal seed predators of the Platte Thistle, Cirsium canescens. *J. Kansas Entomol. Soc.* 55, 305-316.
- Lamp, W.O. & M.K. McCarty 1982b. Predispersal seed predation of a native thistle, Cirsium canescens. *Environ. Entomol.* 11, 847-851.
- Lamprey, H.F., G.Halevy & S.Makacha 1974. Interactions between Acacia, bruchid seed beetles and large herbivores. *E. Afr. Wild. J.* 12, 81-85.
- Lande, R. & S.J. Arnold 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37, 1210-1226.
- Lane, P.A. 1985. A food web approach to mutualism in lake communities. En Boucher, D.H. (ed) *The biology of mutualism: Ecology and Evolution*, pp 344-374. Oxford Univ Press, Oxford, Reino Unido.
- Larson, K.C. & T.G. Whitham 1991. Manipulation of food resources by a gall-forming aphid: the physiology of sink-source interactions. *Oecologia (Berlín)* 88, 15-21.
- Lawton, J.H. & M.P. Hassell 1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature* 289, 793-795.
- Lawton, J.H. & M. MacGarvin 1986. The organization of herbivore communities. En Kikkawa, J. & D.J. Anderson (eds) *Community ecology: pattern and process*, pp163-186. Blackwell Scientific Publications, London, Reino Unido.
- Lawton, J.H., M. MacGarvin & P.A. Head 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *J. Anim. Ecol.* 56, 147-160.
- Lazarus, J. & M. Symonds 1992. Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. *Anim. Behav.* 43, 519-521.
- Le Brun, N., F. Renaud, P. Berrebi & A. Lambert 1992. Hybrid zone and host-parasite relationships: effect on the evolution of parasitic specificity. *Evolution* 46, 56-61.
- Lechowicz, M.J. & P.A. Blais 1988. Assessing the contributions of multiple interacting traits to plant reproductive success. environmental dependence. *Journal of Evolutionary Biology* 1, 255-273.
- Lee, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. En Lovett Doust, J. & L. Lovett Doust (eds) *Plant reproductive ecology, patterns and strategies*, pp 179-202. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido.
- Lee, T.D. & F.A. Bazzaz 1982a. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, Cassia fasciculata. *Ecology* 63, 1363-1373.
- Lee, T.D. & F.A. Bazzaz 1982b. Regulation of fruit maturation pattern in an annual legume, Cassia fasciculata. *Ecology* 63, 1374-1388.
- Leeuwen, B.H. van 1983. The consequences of predation in the population biology of the monocarpic species Cirsium palustre and Cirsium vulgare. *Oecologia (Berlín)* 58, 178-187.
- Leigh, J.H., D.H. Wood, A.V. Slee & M.D. Holgate 1991. The effects of burning and simulated grazing on productivity, forage quality, mortality and flowering of eight subalpine herbs in Kosciusko National Park. *Aust. J. Bot.* 39, 97-118.
- Lessells, C.M. 1985. Parasitoid foraging: should parasitism be density dependent?. *J. Anim. Ecol.* 54, 27-41.
- Levin, D.A. 1984. Immigration in plants: an exercise in the subjunctive. En Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds) *Perspectives on plant population ecology*, pp242-260.. Sinauer Associated, Sutherland, EEUU

Bibliografía

- Lewontin, R.C. 1974. The genetic basis of evolutionary change. Columbia Univ. Press, Columbia, USA . [edición en castellano: Las bases genéticas de la evolución, ed. Omega, 1979]
- Li, C.C. 1981. Path analysis, a primer, 3rd edition. The Boxwood Press, Pacific Grove, EEUU.
- Lidicker, W.Z. 1988. The synergistic effects of reductionist and holistic approaches in animal ecology. *Oikos* 53, 278-281
- Lima, S.L. 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia* (Berlín) 66, 60-67.
- Lima, S.L. 1988a. Initiation and termination of daily feeding in dark-eyed juncos: influences of predation risk and energy reserves. *Oikos* 53, 3-11.
- Lima, S.L. 1988b. Vigilance during the initiation of daily feeding in dark-eyed juncos. *Oikos* 53, 12-16.
- Lima, S.L. 1992. Vigilance and foraging substrate: anti-predatory considerations in a non-standart environment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30, 283-289.
- Lima, S.L. & L.M. Dill 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619-640.
- Lindroth, R.L. 1988. Adaptations of mammalian herbivores to plant chemical defenses. In Spencer, K.C. (ed) *Chemical mediation of coevolution*, pp 415- 445. Academic Press, San Diego, EEUU.
- Lindroth, R.L. 1989. Mammalian herbivore-plant interactions. En Abrahamson, W.G. (ed) *Plant-animal interactions*, pp 163-206. McGraw-Hill-New York, EEUU.
- Lloyd, D.G. & D.L. Venable 1992. Some properties of natural selection with single and multiple constraints. *Theor. Pop. Biol.* 41, 90-110.
- Lockwood, G.B. & A. Belkhiri 1991. Glucosinolate spectrum of some Algerian Cruciferae. *Pl. Syst. Evol.* 176, 11-20.
- Loehle, C. & J.H.K. Pechmann 1988. Evolution: the missing ingredient in systems ecology. *Am. Nat.* 132, 884-899.
- Lomnicki, A. 1988. Population ecology of individuals. Princeton Univ. Press, Princeton, EEUU.
- Louda, S.M. 1982a. Limitation of the recruitment of the shrub Haplopappus squarrosus (Asteraceae) by flower- and seed-feeding insects. *J. Ecol.* 70, 43-53.
- Louda, S.M. 1982b. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol. Monogr.* 52, 25-41.
- Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, Haplopappus venetus (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64, 511-521.
- Louda, S.M. 1984. Herbivore effect on stature, fruiting, and leaf dynamics of a native crucifer. *Ecology* 65, 1379-1386.
- Louda, S.M. & S.K. Collinge 1992. Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology* 73, 153-169.
- Lundberg, P. & M. Aström 1990. Low nutritive quality as a defense against optimally foraging herbivores. *Amer. Nat.* 135, 547-562.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York, EEUU.
- Lyons, E.E. & J. Antonovics 1991. Breeding system evolution in Leavenworthia: Breeding system variation and reproductive success in natural populations of Leavenworthia crassa (Cruciferae). *Amer. J. Bot.* 78, 270-287.

Bibliografía

- Lyons, E.E., N.M. Waser, M.V. Price, J. Antonovics & A.F. Motten 1989. Sources of variation in plant reproductive success and implications for concepts of sexual selection. *Am. Nat.* 134, 409-433.
- Lyshede, O.B. 1992. Studies on mature seeds of *Cuscuta pedicellata* and *C. campestris* by Electron Microscopy. *Annals of Botany* 69, 365-371.
- Marchetti, K. & T. Price 1989. Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biol. Rev.* 64, 51-70.
- Margulis, L. 1985. *Early life*. Jones & Clehes publisher, Co. Massachusset, EEUU [Versión en castellano: *El origen de la célula*, 1988, Ed Reverté].
- Marquis, R.J. 1991a. Physiological constraints on response by *Ostrya virginiana* (Betulaceae) to localized folivory. *Can. J. Bot.* 69, 1951-1955.
- Marquis, R.J. 1991b. Evolution of resistance in plants to herbivores. *Evol. Trends Plants* 5, 23-29.
- Marquis, R.J. 1992a. A bite is a bite is a bite? constraint on response to folivory in *Piper arieanum* (Piperaceae). *Ecology* 73, 143-152.
- Marquis, R.J. 1992b. Selective impact of herbivores. En Fritz, R.S. & E.L. Simms (eds) *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution and genetics*, pp 301-325. Chicago University Press, Chicago, EEUU.
- Marquis, R.J. & H.M. Alexander 1992. Evolution of resistance and virulence in plant-herbivore and plant-pathogen interactions. *Trends Ecol. Evol.* 7, 126-129.
- Marshall, D.L. 1991. Nonrandom mating in wild radish: variation in pollen donor success and effects of multiple paternity among one- to six-donor pollinations. *Amer. J. Bot.* 78, 1404-1418.
- Marshall, D.L. & N.C. Ellstrand 1988. Effective mate choice in wild radish: evidence for selective seed abortion and its mechanism. *Am. Nat.* 131, 739-756.
- Marshall, D.L. & M.W. Folsom 1991. Mate choice in plants: an anatomical to population perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 37-63.
- Martin, P. & P. Bateson 1986. *Measuring behaviour, an introductory guide*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Reino Unido.
- Martínez, E., G. Montenegro & M. Elgueta 1992. Distribution and abundance of two gall-makers on the euphorbiaceous shrub *Colliguaja odorifera*. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 65, 75-82
- Martínez, T. 1985. Utilisation de l'analyse micrographique des féces pour l'étude du régime alimentaire du bouquetin de la Sierra Nevada (Espagne). *Mammalia* 52, 465-473.
- Maschinski, J. & T.G. Whitman 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *Am. Nat.* 134, 1-19.
- May, R.M. & R.M. Anderson 1983. Parasite-host coevolution. En Futuyma, D.J. & M. Slatkin (eds) *Coevolution*, pp186-206. Sinauer Associates Inc, Sunderland, EEUU.
- Maynard Smith, J. 1989, *Evolutionary genetics*. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido.
- Mayo, O. (1983): *Natural selection and its constraints*. Academic Press. London, England.
- McCoy, E.D. 1990. The distribution of insect along elevational gradients. *Oikos* 58, 313-322.
- McCrea, K.D. & W.G. Abrahamson, 1985. Evolutionary impacts of the goldenrod ball gallmaker on *Solidago altissima* clones. *Oecologia (Berlin)* 68, 20-22.
- McDade, L.A. 1983. Pollination biology and seed set in *Trichanthera gigantea* (Acanthaceae). *Biotropica* 15, 122-124.

Bibliografía

- McIntosh, R.P. 1987. Pluralism in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18, 321-341.
- McNamara, J.M. & A.I. Houston 1992. Evolutionary stable levels of vigilance as a function of group size. *Anim. Behav.* 43, 641-658.
- McNaughton, S.J. 1986. On plants and herbivores. *Am. Nat.* 128, 765-770.
- McNaughton, S.J. 1991. Evolutionary ecology of large tropical herbivores. En Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson (eds) *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions.*, pp 509-522. Wiley Interscience, New York, EEUU.
- McNaughton, S.J. 1992. Laboratory-simulated grazing: interactive effects of defoliation and canopy closure on Serengeti grasses. *Ecology* 73, 170-182.
- Medina, N.M. 1987. *Crucíferas de Jaen. Tesina de Licenciatura.*
- Menges, E.S., D.M. Waller & S.C. Gawler 1986. Seed set and seed predation in Pedicularis furbishiae, a rare endemic of the St. John River, Maine. *Amer. J. Bot.* 73, 1168-1177.
- Messina, F.J., S.L. Gardner & G.E. Morse 1991. Host discrimination by egg-laying seed beetles: causes of population differences. *Anim. Behav.* 41, 773-780.
- Messina, F.J., J.L. Kemp & J.A. Dickinson 1992. Plasticity in the egg-spacing behavior of a seed beetle: effects of host deprivation and seed patchiness (Coleoptera:Bruchidae). *J. Insect Behav.* 5, 609-621.
- Michalakakis, Y., I. Olivieri, F. Renaud & M. Raymond 1992. Pleiotropic action of parasites: how to be good for the host. *Trend Ecol. Evol.* 7, 59-61.
- Milchunas, D.G., O.E. Salas & W.K. Lauenroth 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am Nat* 132, 87-106.
- Milewski, A.V. 1978. Diet of Serinus species in the Southwestern Cape, with special reference to the Protea Seedeater. *Ostrich* 49, 174-184.
- Milewski, A.V., T.P. Young & D. Madden 1991. Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia* (Berlin) 86, 70-75.
- Minchella, D.J. & M.E. Scott 1991. Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Trend Ecol. Evol.* 6, 250-253.
- Mitchell-Olds, T. & R.G. Shaw 1987. Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution* 41, 1149-1161.
- Mitter, C. & D.R. Brooks 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. En Futuyma, D.J. & M. Slatkin (eds) *Coevolution*, pp 65-98. Sinauer Associates, Sunderland, EEUU
- Mitter, C., B. Farrell & D.J. Futuyma 1991. Phylogenetic studies of insect-plant interactions: insights into the genesis of diversity. *Trends Ecol. Evol.* 6, 290-293.
- Molau, U., M. Carlsson, A. Dahlberg & G. Hill 1989. Mating system and pollen-mediated gene flow in Bartsia alpina. *Oikos* 55, 409-419.
- Molero Mesa, J., F.F. Raya & F. V. Tendero 1992. *Parque Natural de Sierra Nevada: Paisaje, fauna, flora e itinerarios.* Ed. Rueda, Madrid.
- Morris, M.G. 1991. *Weevils. Naturalists' Handbooks N° 16*, The Richmond Publishing Co. Ltd. Slough, Reino Unido.
- Motten, A.F. 1983. Reproduction of Erythronium umbilicatum (Liliaceae): pollination success and pollinator effectiveness. *Oecologia* (Berlín) 59, 351-359.

Bibliografía

- Myers, J.H. 1987. Nutrient availability and the deployment of mechanical defenses in grazed plants: a new experimental approach to the optimal defense theory. *Oikos* 49, 350-351.
- Muenchow, G. & V.A. Delesalle 1992. Patterns of weevil herbivory on male, monoecious and female inflorescences of *Sagittaria latifolia*. *Am. Midl. Nat.* 127, 355-367.
- Nakamura, R.R. 1986. Maternal investment and fruit abortion in *Phaseolus vulgaris*. *Amer. J. Bot.* 73, 1049-1057.
- Nieto Feliner, G. 1991. Breeding systems and related floral traits in several *Erysimum* (Cruciferae). *Can. J. Bot.* 69, 2515-2521.
- Nilsson, S.G. 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals. *Oikos* 44, 157-164.
- Nilsson, S.G. & U. Wästljung 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* 68, 260-265.
- Nitecki, M.H. 1983. *Coevolution*. Chicago Univ. Press, Chicago, EEUU.
- Norbury, G.L. & G.D. Sanson 1992. Problems with measuring diet selection of terrestrial, mammalian herbivores. *Austr. J. Ecol.* 17, 1-7.
- Obeso, J.R. 1986. Alimentación del zorzal charlo (*Turdus viscivorus*) en la Sierra de Cazorla. *Doñana Acta Vertebrata* 13, 95-102.
- O'Connor, T.G. & G.A. Pickett 1992. The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *J. Appl. Ecol.* 29, 247-260.
- O'Dowd, D.J. & P.S. Lake 1990. Red crabs in rain forest, Christmas Island: differential herbivory of seedlings. *Oikos* 58, 289-292.
- O'Dowd, D.J. & P.S. Lake 1991. Red crabs in rain forest, Christmas Island: removal and fate of fruits and seeds. *J. Trop. Ecol.* 7, 113-122.
- Oksanen, L. 1991. A century of community ecology: How much progress? *Trends Ecol. Evol.* 6, 294-296.
- Olesen, J.M. & E. Warncke 1989. Predation and potential transfer of pollen in a population of *Saxifraga hirculus*. *Holarct. Ecol.* 12, 87-95.
- Olson, B.E. & J.H. Richards 1988. Tussock regrowth after grazing: intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron desertorum*. *Oikos* 51, 374-382.
- Paige, K.N. 1992a. The effects of fire on scarlet gilia: an alternative selection pressure to herbivory. *Oecologia (Berlin)* 92, 229-235.
- Parker, M.A. & R.B. Root 1981. Insect herbivores limit habitat distribution of a native composite, *Machaeranthera canescens*. *Ecology* 62, 1390-1392.
- Peakall, R., S.N. Handel & A.J. Beattie 1991. The evidence for, and importance of, ant pollination. En Huxley, C.R. & D.F. Cutler (eds) *Ant-plant interactions*, pp 421-428. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido
- Pettersson, M.W. 1991. Flower herbivory and seed predation in *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae): effect of pollination and phenology. *Holarct. Ecol.* 14, 45-50.
- Pettersson, M.W. 1992. Density-dependent egg dispersion in flowers of *Silene vulgaris* by the seed predator *Hadena confusa* (Noctuidae). *Ecol. Entomol.* 17, 244-248.

Bibliografía

- Platt, W.J., G.R. Hill & S. Clark 1974. Seed production in a prairie legume (Astragalus canadiensis L.): Interactions between pollination, predispersal seed predation and plant density. *Oecologia* (Berlin) 17, 55-63.
- Pleasant, J.M. 1983. Structure of plant and pollinator communities. In Jones, C.E. & R.J. Little (eds), *Handbook of experimental pollination ecology*, pp 375-393. Van Nostrand Reinhold Company, Inc.
- Podoler, H. & D. Rogers 1975. A new method for the identification of key factors from life-table data. *J. Anim. Ecol.* 44, 85-114.
- Polis, G. 1988. Exploitation competition and intraguild predation in age/size structured population. In Ebenmann, B. & L. Persson (eds) *Size structured populations: ecology and evolution*, pp 185-202. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy? *Ecology* 73, 733-746.
- Press, J.W. & M.A. Mullen 1992. Potential of the weevil parasitoid, Anisopteromalus calandrae (Howard)(Hymenoptera: Pteromalidae) for protecting commercially packaged wheat from infestation by the rice weevil, Sitophilus oryzae (L.)(Coleoptera:Curculionidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 65, 348-351.
- Press, M.C., S. Smith & G.R. Stewart 1991. Carbon acquisition and assimilation in parasitic plants. *Functional Ecology* 5, 278-283.
- Price, P.W. 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton Univ. Press, Princeton, EEUU.
- Price, P.W. 1984. *Insect ecology*, 2nd edition. Wiley Interscience, New York, EEUU.
- Price, P.W. 1991a. Darwinian methodology and the theory of insect herbivore population dynamics. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 84, 465-473.
- Price, P.W. 1991b. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62, 244-251.
- Price, P.W. 1991c. Evolutionary theory of host and parasitoid interactions. *Biol. Control* 1, 83-93.
- Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPheron, J.N. Thompson, & A.E. Weis, 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11, 41-65.
- Price, P.W. & K.M. Clancy 1986. Interactions among three trophic levels: gall size and parasitoid attack. *Ecology* 67, 1593-1600.
- Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson 1991. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley Interscience, Sutherland, EEUU.
- Price, P.W., H. Roininen & J. Tahvanainen 1987a. Plant age and attack by the bud galler, Euura mucronata. *Oecologia* 73, 334-337.
- Price, P.W., H. Roininen & J. Tahvanainen 1987b. Why does the bud-galling sawfly, Euura mucronata, attack long shoots?. *Oecologia* (Berlin) 74, 1-6.
- Price, P.W., M. Westoby, B. Rice, P.R. Atsatt, R.S. Fritz, J.N. Thompson & K. Mobley 1986. Parasite mediation in ecological interactions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17, 487-505.
- Primack, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18, 409-430.
- Prins, A.H. & H.W. Nell 1990a. The impact of herbivory on plant numbers in all life stages of Cynoglossum officinale L. and Senecio jacobaea L. *Acta Bot. Neerl.* 39, 275-284.

Bibliografía

- Prins, A.H. & H.W. Nell 1990b. Positive and negative effects of herbivory on the population dynamics of Senecio jacobaea L. and Cynoglossum officinale L. *Oecologia* 83, 325-332.
- Provenza, F.D., E.A. Burrit, T.P. Clausen, J.P. Bryant, P.B. Reichardt & R.A. Distel. 1990. Conditioned flavor aversion: a mechanism for goats to avoid condensed tannins in Blackcrush. *Am Nat* 136, 810-828.
- Pulliams, H.R. 1973. On the advantage of flocking. *J. Theor. Biol.* 38, 419-422.
- Pulliam, H.R. 1980. Do chipping sparrows forage optimally?. *Ardea* 68, 75-82.
- Pulliam, H.R. & T. Caraco 1984. Living in groups: is there an optimal group size?. En Krebs, J. R. & N.B. Davies (eds) *Behavioural ecology, an evolutionary approach*, 2nd edition, pp 122-147. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 523-575.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In Real, L. (ed) *Pollination biology*, pp 305-329. Academic Press, Inc, San Diego, EEUU.
- Rausher, M.D. & E.L. Simms 1989. The evolution of resistance to herbivory in Ipomoea purpurea. I. Attempts to detect selection. *Evolution* 43, 563-572.
- Reader, R.J. 1991. Control of seedling emergence by ground cover: a potential mechanism involving seed predation. *Can. J. Bot.* 69, 2084-2087.
- Reader, R.J. 1992. Herbivory as a confounding factor in an experiment measuring competition among plant. *Ecology* 73, 373-377.
- Reader, R.J. & B.E. Beisner 1991. Species-dependent effects of seed predation and ground cover on seedling emergence of Old-field forbs. *Am. Midl. Nat.* 126, 279-286.
- Redfern, M., T.H. Jones & M.P. Hassell 1992. Heterogeneity and density dependence in a field study of a tephritid-parasitoid interaction. *Ecol. Entomol.* 17, 255-262.
- Rees, M. & V.K. Brown 1992. Interactions between invertebrate herbivores and plant competition. *J. Ecol.* 80, 353-360.
- Reid, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70, 137-145.
- Reid, N. 1991. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds?. *Austr. J. Ecol.* 16, 457-469.
- Reid, N, D.M. S. Smith & W.N. Venable 1992. Effect of mistletoes (Amyema preissii) on host (Acacia victoria) survival. *Austr. J. Ecol.* 17, 219-222.
- Renwick, J.A.A. 1988. Comparative mechanisms of host selection by insects attacking pine trees and crucifers. In Spencer, K.C. (ed) *Chemical mediation of coevolution*, pp 303-316. Academic Press, San Diego, EEUU.
- Rey, L.A. 1992. Developmental morphology of two types of hymenopterous galls. En Shorthouse, J.D. & O. Rohfritsch (eds) *Biology of insect-induced galls*, pp 87-101. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido.
- Reznik, S.Ya. 1991. The effects of feeding damage in ragweed Ambrosia artemisiifolia (Asteraceae) on populations of Zygogramma suturalis (Coleoptera, Chrysomelidae). *Oecologia (Berlín)* 88, 204-210.
- Richard, O.W. & R.G. Davies 1984. *Imms' General textbook of entomology*. [versión en castellano, *Tratado de entomología Imms*, Omega, Barcelona].
- Richardson, T.E. & A.G. Stephenson 1991. Effects of parentage, prior fruit set and pollen load on fruit and seed production in Campanula americana L. *Oecologia (Berlín)* 87, 80-85.

Bibliografía

- Ritchie, M.E. & D. Tilman 1992. Interspecific competition among grasshoppers and their effect on plant abundance in experimental field environments. *Oecologia* (Berlín) 89, 524-532.
- Robbins, C.T., T.A. Hanley, A.E. Hagerman, O. Hjeljord, D.L. Baker, C.C. Schwartz & W.W. Mautz 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology* 68, 98-107.
- Robbins, C.T., S. Mole, A.E. Hagerman & T.A. Hanley 1987b. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion?. *Ecology* 68, 1606-1615.
- Roininen, H. & J. Tahvanainen 1991. Impact of the bud galler, *Euura mucronata*, on its resources and on the architecture of its willow host, *Salix cinerea*. En Roininen, O. (?) The ecology and evolution of the host plant relationships among willow-feeding sawflies. Phd thesis, Univ Joensuu, Joensuu, Finlandia.
- Rosenheim, J.A. & D. Rosen 1992. Influence of egg load and host size on host-feeding behaviour of the parasitoid *Aphytis lingnanensis*. *Ecol. Entomol.* 17, 263-272.
- Rothman, L.D. & D.C. Darling 1990. Parasitoids of goldenrod gall moth: effects of scale on spatial density dependence. *Oecologia* (Berlín) 83, 1-6.
- Rothman, L.D. & D.C. Darling 1991. Spatial density-dependence: effect of scale, host spatial pattern and parasitoid reproductive strategy. *Oikos* 62, 221-230.
- Roughgraden, J. 1983. The theory of coevolution. En Futuyma, D.J. & M. Slatkin (eds) *Coevolution*, pp 33-64. Sinauer Associates, Sutherland, EEUU.
- Ruse, M (1973): *The philosophy of biology*. Hutchinson & Co Ltd. London, England. [Versión en castellano: *La filosofía de la biología*, 1979, Alianza Universidad, Madrid].
- Sarukhán, J., M. Martínez-Ramos & D. Piñero 1984. The analysisi of demographic variability at the individual level and its populational consequences. En Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds) *Perspectives on plant population ecology*, pp 84-106. Sinauer Ass., Sunderland, EEUU.
- SAS Institute, 1985. *SAS user´guide: statistic*. SAS Institute Inc., Cary, EEUU.
- Schaal, B.A. 1984. Life-history variation, natural selection and maternal effects in plant populations. En Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds) *Perspectives on plant population ecology*, pp188-206. Sinauer Ass., Sunderland, EEUU.
- Schemske, D.W. & C.C. Horvitz 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology* 69, 1128-1137.
- Schemske, D.W. & C.C. Horvitz 1989. Temporal variation in selection on floral character. *Evolution* 43, 461-465.
- Schluter, D. 1982. Seed and ptch selection by Galapagos ground finches: relation to foraging efficiency and food supply. *Ecology* 63, 1106-1120.
- Schluter, D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42, 849-861.
- Schluter, D. & J.N.M. Smith 1986. Natural selection on beak and body size in the Song Sparrow. *Evolution* 40, 221-231.
- Schmid, B. 1990. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evol. Trends Plants* 4, 25-33.
- Schmitt, J. 1983. Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia* (Berlín) 59, 135-140.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122, 240-285.

Bibliografía

- Schoener, T.W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology* 70, 1559-1589.
- Schuster, W.S., Alles D.A. & Mitton J.B. 1989. Gene flow in Limber Pine; evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational transect. *American Journal of Botany* 76, 1395-1403.
- Seifert, R.P. & F.H. Seifert 1976. A community matrix analysis of Heliconia insect communities. *Am. Nat.* 110, 461-483.
- Senn, J., S. Hanhimäki & E. Haukioja 1992. Among-tree variation in leaf phenology and morphology and its correlation with insect performance in the mountain birch. *Oikos* 63, 215-222.
- Shipley, L.A. & D.E. Spalinger 1992. Mechanics of browsing in dense food patches: effects of plant and animal morphology on intake rate. *Can. J. Zool.* 70, 1743-1752.
- Shorrocks, B. 1984. *Evolutionary ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Silvertown, J. & B. Smith 1989. Germination and population structure of spear thistle Cirsium vulgare in relation to experimentally controlled sheep grazing. *Oecologia (Berlin)* 81, 369-373.
- Simms, E.L. 1990. Examining selection on the multivariate phenotype: plant resistance to herbivores. *Evolution* 44, 1177-1188.
- Simms, E.L. 1992. Cost of plant resistance to herbivory. En Fritz R.S. & E.L. Simms (eds) *Plant resistance to herbivores and pathogens: Ecology, evolution, and genetics*. Chicago, Univ Press, Chicago, EEUU, pp 392-425.
- Simms, E.L. & R.S. Fritz 1990. The ecology and evolution of host-plant resistance to insects. *Trends Ecol. Evol.* 5, 356-360.
- Simms, E.L. & M.D. Rausher 1989. The evolution of resistance to herbivory in Ipomoea purpurea. II. Natural selection by insects and costs of resistance. *Evolution* 43, 573-585.
- Simoe, M. & Z. Baruch 1991. Responses to simulated herbivory and water stress in two tropical C4 grasses. *Oecologia (Berlin)* 88, 173-180.
- Sitch, T.A., D.A. Grewcock & F.S. Gilbert 1988. Factors affecting components of fitness in a gall-making wasp (Cynips divisa Hartig). *Oecologia (Berlin)* 76, 371-375.
- Skogsmyr, I. & T. Fagerström 1992. The cost of anti-herbivory defence: an evaluation of some ecological and physiological factors. *Oikos* 64, 451-457.
- Slobodchikoff, 1988. *The ecology of social behavior*. Academic Press, New York, EEUU.
- Smith, T.J. III 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forest. *Ecology* 68, 266-273.
- Snow, B & D. Snow 1988. *Birds and berries: A study of an ecological interaction*. T.&A.D. Poyser, Limited, Staffordshire, Reino Unido.
- Snow, A.A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in Passiflora vitifolia. *Oecologia (Berlin)* 55, 231-237.
- Snow, A.A. & T.P. Spira 1991a. Differential pollen-tube growth and nonrandom fertilization in Hibiscus moscheutos (Malvaceae). *Amer. J. Bot.* 78, 1419-1426.
- Snow, A.A. & T.P. Spira 1991b. Pollen vigour and the potential for sexual selection in plants. *Nature* 352, 796-797.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf 1981. *Biometry* 2nd edition. W. H. Freeman and Co., New York, EEUU.

Bibliografía

- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf 1983. Introduction to biostatistic. W. H. Freeman and Co., New York, EEUU. [Versión en castellano: Introducción a la bioestadística, 1986, editorial Reverté, S.A.].
- Solbreck, C. & B. Sillén-Tullberg 1986a. Seed production and seed predation in a patchy and time-varying environment. Dynamics of a milkweed-tephritid fly system. *Oecologia* (Berlin) 71, 51-58.
- Solbreck, C. & B. Sillén-Tullberg 1986b. The role of variable weather for the dynamics of a seed-seed predator system. *Oecologia* (Berlin) 71, 59-62.
- Solbreck, C & B. Sillén-Tullberg 1990a. Population dynamics of a seed feeding bug, *Lygaeus equestris*. 1 Habitat patch structure and spatial dynamics. *Oikos* 58, 199-209.
- Sømme, L. 1989. Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment. *Biol. Rev.* 64, 367-407.
- Sømme, L. & W. Block 1991. Adaptations to alpine and polar environments in insects and other terrestrial arthropods. En Lee, R.E. Jr & D.L. Denlinger (eds) *Insects at low temperatures*, 3198-359. Chapman & Hall, New York.
- Southwood, T.R.E. 1985. Interactions of plants and animals: patterns and processes. *Oikos* 44, 5-11.
- Spencer, K.C. 1988. Chemical mediation of coevolution. Academic Press, Inc, San Diego, EEUU.
- Stamp, N.E. 1984. Herbivory, timing of defoliation and plant availability: the effect of checkerspot caterpillars and sawfly larvae on their host plants. *Oecologia* (berlin) 63, 275-280.
- Stamp, N.E. & M.D. Bowers 1991. Indirect effect on survivorship of caterpillars due to presence on invertebrate predators. *Oecologia* (Berlin) 88, 325-330.
- Stanley, S.M. (1981): The new evolutionary timeable. Fossils, genes, and the origin of Species. Basic Books, Inc. New York, U.S.A. [Versión en castellano: El nuevo cómputo de la evolución. Fósiles, genes y el origen de las especies, 1986, Siglo XXI Editores, Madrid].
- Stanton, M., H.J. Young, N.C. Ellstrand & J.M. Clegg 1991. Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental population of Wild Radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution* 45, 268-280.
- Steneck, R.S. 1983. Escalating herbivory and resulting adaptative trends in calcareous algal crusts. *Paleobiology* 9, 44-61.
- Steneck, R.S. 1985. 29 adaptations of crustose coralline algae to herbivory: patterns in space and time. En Toomey, D.F. & M.H. Nitecky (eds) *Paleoalgology: contemporary research and applications*, pp 352-336. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Stenström, M. & U. Molau 1992. Reproductive ecology of *Saxifraga oppositifolia*: Phenology, mating system, and reproductive success. *Art. Alp. Res.* 24, 337-343.
- Stephens, D.W. 1990. Foraging theory: up, down and sideways. *Studies in Avian Biology* 13, 444-454.
- Stephens, D.W. & J.R. Krebs 1986. Foraging theory. Princeton Univ. Press, Princeton, EEUU.
- Stephenson, A.G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61, 57-64.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12, 253-279.
- Stephenson, A.G. 1992. The regulation of maternal investment in plants. En Marshall, C. & J. Grace (eds) *Fruit and seed production: aspects of development, environmental physiology and ecology*, pp151-172. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Reino Unido.

Bibliografía

- Stephenson, A.G. & R.I. Bertin 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. En Real, L. (ed) *Pollination biology*, pp 109-149. Academic Press, Inc., London, Reino Unido.
- Stephenson, A.G. & J.A. Winsor 1986. Lotus corniculatus regulates offspring quality through selective abortion. *Evolution* 40, 453-458.
- Stewart, S.C. & D.J. Schoen 1987. Pattern of phenotypic viability and fecundity selection in a natural population of Impatiens pallida. *Evolution* 41, 1290-1301.
- Stiling, P.D. 1987. The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems.
- Stiling, P.D. 1988. Density-dependent processes and key factors in insect populations. *J. Anim. Ecol.* 57, 581-593.
- Stiling, P.D., A. Throckmorton, J. Silvanima & D.R. Strong 1991. Does spatial scale affect the incidence of density dependence? A field test with insect parasitoids. *Ecology* 72, 2143-2154.
- Stinner, B.R. & W.G. Abrahamson 1979. Energetics of the Solidago canadensis-stem gall insect-parasitoid guild interaction. *Ecology* 60, 918-926.
- Strauss, S.Y. 1991a. Direct, indirect, and cumulative effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* 72, 543-558.
- Strauss, S.Y. 1991b. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends Ecol. Evol.* 6, 206-210.
- Strong, D.R. Jr. 1984. Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects. En Strong, D.R. Jr, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle (eds), *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, EEUU.
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73, 747-754.
- Strong, D.R., J.H. Lawton & R. Southwood 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific Publ., London, Reino Unido.
- Studd, M., R.D. Montgomerie & R.J. Robertson 1983. Group size and predator surveillance in foraging House Sparrows (Passer domesticus). *Can. J. Zool.* 61, 226-231
- Sullivan, K.A. 1984. The advantage of social foraging in Downy Woodpeckers. *Anim. Behav.* 32, 16-22.
- Sullivan, K.A. 1988. Ontogeny of time budgets in Yellow-Eyed Juncos: adaptation to ecological constraints. *Ecology* 69, 118-124.
- Sutherland, S. 1986a. Floral sex ratios, fruit set, and resource allocation in plants. *Ecology* 67, 991-1001.
- Sutherland, S. 1986b. Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution*, 40, 117-128.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with Agave mckelveyana. *Evolution* 41, 750-759
- Sutherland, S. & L.F. Delph 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65, 1093-1104.
- Swank, S.E. & W.C. Oechel 1991. Interactions among the effects of herbivory, competition, and resource limitation on chaparral herbs. *Ecology* 72, 104-115.
- Sylvén, E. & G. Svenson 1975. Relationship between density of Ceuthorrhynchus assimilis Payk. (Col.) and damage by Dasineura brassicae Winn. (Cec.) in a cage experiment in summer turnip rape. *Meddn. St. VaxtskAnst.* 16, 53-60.

Bibliografía

- Szabó, L. 1992. Interleaf and intraleaf distribution of gall formers on Quercus cerris; the organization of the leaf galling community. *Acta Oecologica* 13, 269-277.
- Tallamy, D.W. & V.A. Krischik 1989. Variation and function of cucurbitacins in Cucurbita: an examination of current hypotheses. *Am. Nat.* 133, 766-786.
- Taper, M.L. & T.J. Case 1987. Interactions between oak tannins and parasite community structure: Unexpected benefits of tannins to cynipid gall-wasps. *Oecologia (berlin)* 71, 254-261.
- Taper, M.L., E.M. Zimmerman & T.J. Case 1986. Sources of mortality for a cynipid gall-wasp (Dryocosmus dubiosus (Hymenoptera:Cynipidae)): The importance of the tannin/fungus interaction. *Oecologia (Berlín)* 68, 437-445.
- Thompson, J.N. 1982. Interaction and coevolution. Wiley Interscience, Sutherland, EEUU.
- Thompson, J.N. 1988. Variation in interspecific interaction. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19, 65-87.
- Tilman, D. 1989. Discussion: population dynamics and species interactions. En Roughgarden, J., R.M. May, & S.A. Levin (eds) *Perspectives in ecological theory*, pp 89-100. Princeton Univ. Press., Princeton, NJ.
- Tinaut, A. 1979. Estudio de la mirmecofauna de los borreguiles del San Juan (Sierra Nevada, Granada) (Hym. Formicidae). *Bol. Asoc. Esp. Entomol.* 3, 173-183.
- Tinaut, A. 1981. Estudio de los Formicidos de Sierra Nevada. Tesis Doctoral inédita. Univ. Granada.
- Toft, C.A. 1986. Communities of species with parasitic life-style. En Diamond, J. & T.J. Case (eds) *Community ecology*, pp 445-463. Harper & Row, Publishers, New York, EEUU.
- Toft, C.A. & A. J. Karter 1990. Parasite-host coevolution. *Trends Ecol. Evol.* 5, 326-329.
- Toy, R.J., A.G. Marshall & T.Y. Pong 1992. Fruiting phenology and the survival of insect fruit predators: a case study from the South-east Asian Dipterocarpaceae. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 335, 417-423.
- Traveset, A. 1991. Pre-dispersal seed predation in Central American Acacia farnesiana: factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. *Oikos* 87, 570-576.
- Traveset, A. 1992. Effect of vertebrate frugivores on bruchid beetles that prey on Acacia farnesiana seeds. *Oikos* 63, 200-206.
- Tscharntke, T. 1992a. Coexistence, tritrophic interactions and density dependence in a species-rich parasitoid community. *J. Anim. Ecol.* 61, 59-67.
- Tscharntke, T. 1992b. Cascade effects among four trophic levels: bird predation on galls affects density-dependent parasitism. *Ecology* 73, 1689-1698.
- Tulisalo, U., S. Korpela & A. Pohto 1976. The yield loss caused by the seedpod weevil Ceuthorrhynchus assimilis Payk. (Col. Curculionidae) on summer turnip rape in cage experiments. *Ann. Ent. Fennici* 42, 98-102.
- Uma Shaanker, R., K.N. Ganeshiah & K.S. Bawa 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19, 17-205.
- Vandermeer, J., B. Hazlett & B. Rathcke 1985. Indirect facilitation and mutualism. En Boucher, D.H. (ed) *The biology of mutualism: Ecology and Evolution*, pp 326-343. Oxford Univ Press, Oxford, Reino Unido.
- Van Tienderen, P.H. & J. van der Toorn 1991a. Genetic differentiation between populations of Plantago lanceolata. II. phenotypic selection in a transplant experiment in three contrasting habitats. *J. Ecol.* 79, 43-59.

Bibliografía

- Van Valen L. 1978. The statistics of variation. *Evol. Theory* 4, 33-43.
- Van Valen, L. 1983. How pervasive is coevolution? En Nitecki, M.H. (ed) *Coevolution*, pp 1-20. Chicago Univ. Press, Chicago, EEUU.
- Vander Kloet, S.P. 1991. The consequences of mixed pollination on seed set in Vaccinium corymbosum. *Can. J. Bot.* 69, 2448-2454.
- Vaughton, G. 1990. Predation by insects limits seed production in Banksia spinulosa var neoanglica (Proteaceae). *Aust. J. Bot.* 38, 335-340.
- Verkaar, H.J. 1986. When does grazing benefit plants? *Trends Ecol. Evol.* 1, 168-169.
- Vinton, M.A. & D.C. Hartnett 1992. Effects of bison grazing on Andropogon gerardii and Panicum virgatum in burned and unburned tallgrass prairie. *Oecologia (Berlín)* 90, 374-382.
- Wade, M.J. & S. Kalisz 1990. The causes of natural selection. *Evolution* 44, 1947-1955.
- Walker, B.A. & R.J. Whelan 1991. Can andromonoecy explain low fruit:flower ratios in the Proteaceae? *Biol. J. Linn. Soc.* 44, 41-46.
- Warren, S.D., K.T. Harper & G.M. Booth 1988. Elevational distribution of insect pollinators. *Amer. Midl. Nat.* 120, 325-330.
- Waser, P.M. 1988. Resource, philopatry, and social interactions among mammals. En Slobodchikoff (ed) *The ecology of social behavior*, pp 109-130. Academic Press, New York, EEUU.
- Washburn, J.O. & H.V. Cornell 1981. Parasitoids, patches, and phenology: their possible role in the local extinction of a cynipid gall wasp population. *Ecology* 62, 1597-1607.
- Wästljung, U. 1989. Effect of crop size and stand size on seed removal by vertebrates in hazel Corylus avellana. *Oikos* 54, 178-184.
- Watkinson, A.R. 1986. Plant population dynamics. En Crawley, M.J. (ed) *Plant ecology*, pp 137-184. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Wayne, P.M. & F.A. Bazzaz 1991. Assessing diversity in plant communities: the importance of within-species variation. *Trends Ecol. Evol.* 6, 400-404.
- Weis, A.E. 1982. Use of a symbiotic fungus by the gall maker Asteromyia carbonifera to inhibit attack by the parasitoid Torymus capite. *Ecology* 63, 1602-1605.
- Weis, A.E. & W.G. Abrahamson 1985. Potential selective pressure by parasitoids on a plant-herbivore interactions. *Ecology* 66, 1261-1269.
- Weis, A.E. & W.G. Abrahamson 1986. Evolution of host-plant manipulation by gall maker: ecological and genetic factors in the Solidago-Eurosta system. *Am. Nat.* 127, 681-695.
- Weis, A.E., W.G. Abrahamson & M.C. Andersen 1992. Variable selection on Eurosta's gall size, I: The extent and nature of variation in phenotypic selection. *Evolution* 46, 1674-1697.
- Weis, A.E., W.G. Abrahamson & K.D. McCrea 1985. Host gall size and oviposition success by the parasitoid Eurytoma gigantea. *Ecol. Entomol.* 10, 341-348.
- Weis, A.E. & M.R. Berenbaum 1989. Herbivorous insects and green plants. En Abrahamson, W.G. (ed), *Plant-animal interactions*, pp 123-156. McGraw-Hill Book Co, New York, EEUU.
- Wheelwright, N.T. 1991. Frugivory and seed dispersal: "La coevolución ha muerto- ¡viva la coevolución!". *Trends Ecol. Evol.* 6, 312-313.
- Whelan, R.J. & R.L. Goldingay 1989. Factors affecting fruit-set in Telopea speciosissima (Proteaceae): The importance of pollen limitation. *J. Ecol.* 77, 1123-1134.

Bibliografía

- Whitham, T.G. 1986. Cost and benefits of territoriality: behavioral and reproductive release by competing aphids. *Ecology* 67, 139-147.
- Whitham, T.G. 1992. Ecology of Pemphigus gall aphids. En Shorthouse, J.D. & O. Rohfritsch (eds) *Biology of insect-induced galls*, pp 225-237. Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido.
- Whitham, T.G., J. Maschinski, K. C. Larson & K.N. Paige 1991. Plant responses to herbivores: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. En Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson (eds) *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions.*, pp 227-256. Wiley Interscience, New York, EEUU.
- Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* (Berlín) 64, 47-53.
- Wilbur, H.M. 1988. Interactions between growing predators and growing prey. In Ebenman, B. & L. Persson (eds) *Size-structured populations*, pp 157-172. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Williams, A.G. & T.G. Whitham 1986. Premature leaf abscisión: an induced plant defense against gall aphids. *Ecology* 67, 1619-1627.
- Williams G.C. 1966. *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought.* Princeton University Press. Princeton, U.S.A.
- Williams, G.C. 1992. *Natural selection; domains, levels, and challenges.* Oxford Univ. Press. Oxford, Reino Unido.
- Willson, M.F. 1971. Seed selection in some North American finches. *The Condor* 73, 414-429.
- Willson, M.F. 1990. Sexual selection in plants and animals. *Trends Ecol. Evol.* 5, 210-214.
- Willson, M.F. & N. Burley 1983. *Mate choice in plants: tactics, mechanisms, and consequences.* Princeton Univ. Press. Princeton, EEUU.
- Wise, D.H. 1984. The role of competition in spider communities: insights from field experiments with a model organism. En Strong, D.R. Jr, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle (eds), *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, pp 42-53. Princeton Univ. Press, Princeton, EEUU.
- Wright, S.J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among Scheelea palm seeds and the effect of distance to the parent palm. *Ecology* 64, 1016-1021.
- Wright, S.J. 1990. Cumulative satiation of a seed predator over the fruiting season of its host. *Oikos* 58, 272-276.
- Young, T.P. 1987. Increased thorn length in Acacia drepanolobium -an induced response to browsing. *Oecologia* (Berlin) 71, 436-438.
- Zamora, R. 1990. The fruit diet of ring-ouzel (Turdus torquatus) wintering in the Sierra Nevada (SouthEast Spain). *Alauda* 58, 67-70.
- Zamora, R. & J.M. Gómez 1993. Vertebrate herbivores as predators of insect herbivores: an asymmetrical interaction mediated by size differences. *Oikos* 66, 223-228.
- Zangerl, A.R. & F.A. Bazzaz 1992. Theory and pattern in plant defense allocation. En Fritz R.S. & E.L. Simms (eds) *Plant resistance to herbivores and pathogens: Ecology, evolution, and genetics.* Chicago, Univ Press, Chicago, EEUU, pp363-391.
- Zangerl, A.R., M.R. Berenbaum & J.K. Nitao 1991. Parthenocarpic fruits in wild parsnip: decoy defence against a specialist herbivore. *Evol. Ecol.* 5, 136-145.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*, 2nd edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. EEUU.

Bibliografía

Zedler, P.H. & C. Black 1992. Seed dispersal by a generalized herbivore: rabbits as dispersal vectors in a semiarid California vernal pool landscape. *Amer. Midl. Nat.* 128:1-10.

Zimmerman, M. 1984. Reproduction in Polemonium: a five study of seed production and implications for competition for pollinator service. *Oikos* 42, 225-228.

Zimmerman, M. and Gross R.S. 1984. The relationship between flowering phenology and seed set in an herbaceous perennial plant, Polemonium foliosissimum Gray. *The American Midland Naturalist* 111, 185-191.

Zimmerman, M. & G.H. Pyke 1988a. Reproduction in Polemonium: assessing the factors limiting seed set. *Am. Nat.* 131, 723-738.

Zimmerman, M. & G.H. Pyke 1988b. Pollination ecology of Christmas Bells (Blandfordia nobilis): effects of pollen quantity and source on seed set. *Aust. J. Ecol.* 13, 93-99.

Zucker, W.V. 1982. How aphids choose leaves: the roles of phenolics in host selection by a galling aphid. *Ecology* 63, 972-981.