



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

TESIS

**DEPREDACIÓN PREDISPERSIÓN DE SEMILLAS
POR POLILLAS POLINIZADORAS EN
LOCALIDADES SIMPÁTRICAS Y ALOPÁTRICAS
DE *YUCCA FILIFERA* (ASPARAGACEAE)**

Para obtener el grado de
Licenciada en Biología

PRESENTA

Ailyn Ramírez Simón

Director

Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco



Mineral de la Reforma, Hgo., a 09 de febrero de 2026

Número de control: ICBI-D/197/2026

Asunto: Autorización de impresión.

MTRA. OJUKY DEL ROCÍO ISLAS MALDONADO
DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

Con Título Quinto, Capítulo II, Capítulo V, Artículo 51 Fracción IX del Estatuto General de nuestra Institución, por este medio, le comunico que el Jurado asignado a la egresada de la Licenciatura en Biología **Ailyn Ramírez Simón**, quien presenta el trabajo de titulación **“Depredación predispersión de semillas por polillas polinizadoras en localidades simpátricas y alopátricas de *Yucca filifera* (Asparagaceae)”**, ha decidido, después de revisar fundamento en lo dispuesto en el Título Tercero, Capítulo I, Artículo 18 Fracción IV; dicho trabajo en la reunión de sinodales, **autorizar la impresión del mismo**, una vez realizadas las correcciones acordadas.

A continuación, firman de conformidad los integrantes del Jurado:

Presidente: M. en C. Manuel González Ledesma

Secretario: Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

Vocal: Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco

Suplente: Dra. Claudia Teresa Hornung Leoni

Sin otro particular por el momento, reciba un cordial saludo.

Atentamente
“Amor, Orden y Progreso”

Mtro. Gabriel Vergara Rodríguez
Director del ICBI



GVR/MMM

Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. C.P. 42184
Teléfono: 771 71 720 00 Ext. 40001
direccion_icbi@uaeh.edu.mx, vergara@uaeh.edu.mx

“Amor, Orden y Progreso”



2025



uaeh.edu.mx

Agradecimientos

A mis padres, por ser el pilar fundamental de mi vida. Gracias por los sacrificios, el apoyo incondicional y por enseñarme que la perseverancia es la clave de todo éxito. A mi mamá, por nunca dejarme sola, por todo el esfuerzo y cariño que ha depositado en mí; gracias a tu resiliencia hemos seguido adelante. A mi hermano, por siempre exigirme y creer en mí, incluso en los momentos de duda.

A mi padre, por apoyarme en lo que estuvo a su alcance, por ir conmigo a mis salidas a campo, por quedarse conmigo en las madrugadas a contar semillas, por su cariño.

Al Dr. Fernando Rosas, por Toda la paciencia que me tuvo, por ayudarme en todo momento en la realización del proyecto; todo fue posible gracias a usted.

A los miembros de mi comité tutorial, por todos sus comentarios y sugerencias para el desarrollo de esta tesis, sin las cuales este trabajo estaría incompleto. Agradezco a la Dra. Claudia Teresa Hornung, al M. en C. Manuel González y al Dr. Ignacio Esteban Castellanos; a todos, gracias.

A mis amigas, Ale, Betty, Eli, Faby, Mitzi y Montse, por acompañarme a lo largo de la carrera, por todas las experiencias a su lado, gracias por hacer de este camino una experiencia inolvidable.

A mis amigos y compañeros de laboratorio, Alan, Dieguito, Oli y Pati. A Oli, por compartirme parte de su amplio conocimiento, su guía y cariño. A Pati, por sus consejos y momentos a su lado, por integrarme al laboratorio.

A mis primos, Nora, Rosalio y Dani, por su paciencia y apoyo. A Dani, que se quedaba conmigo en las tardes abriendo frutos, contando las interminables semillas.

ÍNDICE

Resumen.....	5
Introducción.....	6
Antecedentes.....	8
Interacción <i>Yucca</i> -Polilla de la Yuca.....	8
Correspondencia morfológica entre rasgos reproductivos de plantas y polinizadores	10
Coocurrencia de especies de <i>Yucca</i> y su impacto en la interacción con sus polinizadores específicos.....	11
Costo del mutualismo en la aptitud de las yucas	13
Objetivos.....	14
Hipótesis	15
Justificación.....	15
Especie de estudio.....	16
Diagnosis de <i>Yucca filifera</i> y <i>Yucca potosina</i>	17
Método.....	20
Localidad de estudio	20
Colecta de muestras.....	21
Caracterización de atributos morfológicos de frutos	22
Infestación de frutos y depredación de semillas	23
Resultados	24
Características morfológicas de frutos	24
Infestación de frutos y producción de semillas	27
Depredación predisposición de semillas	30
Discusión.....	32
a) Variación en el tamaño de los frutos: localidades alopátricas vs simpátricas.....	33
b) Variación en el número de semillas por fruto	34
c) Tipos de constricciones en los frutos: implicaciones de la oviposición	35
d) Variación en el número de larvas y semillas depredadas	36
Implicaciones evolutivas del mutualismo en contextos de simpatría y alopatría	37
Conclusiones específicas.....	38
Conclusión general	39
Bibliografía.....	40

Resumen

La interacción especializada entre especies de *Yucca* y polillas del género *Tegeticula* es un mutualismo en el que las polillas son polinizadoras y depredadoras obligadas de las semillas. Debido a la reproducción acoplada de plantas y polillas que caracteriza este sistema, la ocurrencia de varias especies de *Yucca* en la misma localidad (simpatria) puede resultar en el uso generalista de los recursos florales y modificar el costo relacionado con la depredación y dispersión de las semillas. En este contexto, el objetivo del estudio consiste en analizar la magnitud y variación de la depredación de las semillas por larvas de *Tegeticula* en frutos de *Yucca filifera* en dos localidades simpátricas (S) (donde *Y. filifera* coincide con *Y. potosina*) y dos alopatricas (A), con la finalidad de evaluar el efecto de la distribución solapada en el uso de los recursos florales y en la fecundidad de las plantas hospedadoras. En relación a lo que se observaría en localidades alopatricas, se espera que la coocurrencia de diferentes especies de *Yucca* resulte en mayor número de larvas de *Tegeticula* y depredación de semillas. En dos localidades alopatricas y dos simpátricas de *Yucca filifera*, se registró el tamaño de los frutos (largo, ancho y peso), el tipo de fruto en relación con la posición de la constricción (media y distal), el número de semillas (fértiles no depredadas, fértiles depredadas e infértiles) y el número de larvas por fruto. El tamaño de los frutos es mayor en las localidades alopatricas, donde presentan un solo tipo de constricción. El número de semillas fértiles (58 vs 56) e infértiles (41 vs 37), la depredación de semillas (4 vs 8%, $Z = -0.29$, $p > 0.05$) y la infestación de larvas por fruto (0.83 vs 0.8) no difieren entre localidades alopatricas y simpátricas. Se discute el efecto de la abscisión de flores y frutos inmaduros en la regulación de la depredación excesiva por parte de las polillas, como una posible explicación a la poca variación registrada en las variables de fecundidad analizadas en este trabajo. Además, la presencia de avispas parasitoides de larvas de *Tegeticula* asociada a localidades simpátricas, podría regular indirectamente la densidad de larvas en frutos, y explicar la aparente equidad en los niveles de depredación de semillas entre tipos de localidad (A vs S).

Introducción

La interacción entre las plantas del género *Yucca* (Asparagaceae: Agavoideae) y las polillas de la yuca (Lepidoptera: *Tegeticula*) constituye un sistema mutualista de polinización obligada altamente especializado (Powell, 1992). En esta interacción, cada especie de *Yucca* es polinizada exclusivamente por una especie particular de polilla. Es decir, hay un alto grado de especialización entre plantas y sus polinizadores (Pellmyr, 2003). En el proceso, las polillas visitan las flores y recolectan polen utilizando estructuras bucales especializadas con las que forman una bola de polen. Luego seleccionan flores que no han sido utilizadas previamente por otras polillas, y depositan sus huevos penetrando el ovario floral por medio de un ovipositor. Por último, las polillas depositan activamente el polen en el estigma de la flor donde previamente han depositado sus huevos. De esta forma, las polillas polinizan activamente las flores asegurando dos cosas: la formación de frutos con semillas, y al mismo tiempo, la provisión de alimento para sus larvas que se desarrollarán consumiéndolo una parte de las semillas en el fruto (Riley, 1892; Pellmyr, 2003). Debido a que el resultado de la interacción es la reproducción conjunta de plantas y polinizadores, este sistema se reconoce como un mutualismo de reproducción acoplada. La interacción entre yucas y sus polinizadores ha persistido durante más de 40 millones de años (Pellmyr & Leebens-Mack, 1999) y ha sido ampliamente estudiado enfatizando aspectos de la alta especialización (Addicott, 1998; Pellmyr, 2003; Althoff et al., 2005).

La interacción yuca-polilla de la yuca se considera un mutualismo obligado de reproducción acoplada altamente especializado, en donde el éxito reproductivo de cada especie de *Yucca* depende de la polinización de una especie particular de polilla, y a su vez, éstas dependen de la producción de frutos y semillas de las yucas como alimento para el desarrollo de sus larvas (Keeley et al., 1984). Como consecuencia de esta interacción, cada fruto que se desarrolla y madura tiene una fracción de semillas y una fracción de larvas de las polillas (Huth & Pellmyr, 1997); así las polillas de la yuca son tanto polinizadoras como depredadoras de las semillas de las yucas (Addicott, 1986).

La polinización y depredación/predispersión de semillas ejercen efectos opuestos sobre la aptitud de las plantas. Mientras que la polinización influye positivamente en la aptitud de la planta al aumentar el número de semillas fertilizadas, la depredación/predispersión de semillas reduce la producción de semillas (Koptur, 1998; Han et al., 2018). En este sentido la depredación de semillas reduce la aptitud de las plantas, particularmente el componente femenino y potencialmente el crecimiento de la población (Katz, 2016). En particular, los

estudios sobre la depredación predispersión de semillas han descubierto que esta depende de la eficacia del servicio de polinización y que la intensidad de la infestación y depredación de las semillas van acompañadas de costos que varían en relación con el contexto ecológico (Leimu & Lehtilä, 2006).

Para evitar la sobreexplotación por parte de sus polinizadores las plantas de *Yucca* inducen un mecanismo de abscisión selectiva de flores y frutos que presenten un número relativamente grande de huevos o una depredación excesiva de semillas por parte de las larvas de las polillas (Althoff, 2016; Udovic & Aker, 1981). De esta manera los frutos no abortados pueden presentar un número de larvas que por lo menos en teoría no representa un costo significativo en la aptitud de las plantas (Renteria & Cantú, 2003).

Si bien se ha documentado ampliamente que esta interacción es especie específica, algunos estudios han documentado que cuando diferentes especies de *Yucca* coinciden en su distribución, las polillas pueden visitar las flores de las diferentes yucas de manera indiscriminada (Leebens-Mack et al., 1998; Smith et al., 2009; Althoff, 2016; Cole et al., 2017), compitiendo entre sí por recursos como el acceso a sitios de oviposición y semillas (Pellmyr & Leebens-Mack, 1999). En este contexto, el presente estudio se enfoca en analizar la magnitud y la variación de la depredación de semillas por larvas de *Tegeticula* en frutos producidos en localidades simpátricas, donde *Yucca filifera* coexiste con *Y. potosina*, y en localidades alopátricas. Con ello se busca evaluar el efecto que la distribución sobrelapada tiene en el uso de semillas en maduración por parte de las larvas de las polillas, y en la fecundidad de las plantas hospederas. El estudio se enfoca en analizar dicho efecto en plantas de *Yucca filifera*, y se utilizan plantas de *Yucca potosina* únicamente como “un elemento” ecológico relevante del ambiente donde ocurre la interacción con polinizadores. La implementación del trabajo aportará información que contribuirá a comprender los mecanismos ecológicos que regulan la dinámica de este mutualismo obligado y sus implicaciones para la persistencia de las poblaciones de *Yucca*.

Antecedentes

Interacción *Yucca*-Polilla de la Yuca

La interacción entre especies es parte integral del origen de la biodiversidad, particularmente de insectos y plantas. La abrumadora variedad de plantas con flores y los insectos asociados que las polinizan y se alimentan de ellas constituyen un componente dominante en la biodiversidad (Gaston, 1991; Moore & Pannell, 2011; Althoff, 2016). La interacción entre plantas e insectos a menudo resulta en costos y beneficios para alguno o ambos interactuantes. Sin embargo, existen interacciones mutualistas en donde hay una explotación recíproca, en la que ambos participantes reciben beneficios netos como resultado de la interacción. La reproducción acoplada entre *Yucca* y sus polillas polinizadoras se considera un mutualismo de polinización obligada en donde el éxito reproductivo de cada interactuante depende del éxito reproductivo del otro (Althoff et al., 2012).

Este mutualismo obligado de reproducción acoplada entre plantas y sus polinizadores es bastante raro (Keeley et al., 1984; Bronstein, 1991; Svensson et al., 2016; Cole et al., 2017; Nunes et al., 2018) y se ha documentado en algunos grupos específicos de plantas, como en el caso del cactus *Lophocereus schottii* (Cactaceae), en tres especies arbóreas del género *Glochidion* (Phyllantaceae), en los géneros *Ficus* (Moraceae), *Yucca* (Asparagaceae), y recientemente en la orquídea *Dichaea cogniauxiana* (Orchidaceae). Estas plantas tienen sistemas de polinización altamente especializados, que involucran respectivamente polillas del género *Upiga* (Crambidae) (Fleming & Holland, 1998), del género *Epicephala* (Gracillariidae) (Kato et al., 2003), avispas de la familia *Agaonidae* (Janzen, 1979), polillas del género *Parategeticula* (Davis, 1967) y *Tegeticula* (Althoff et al., 2012) y por un gorgojo del género *Montella* (Curculionidae) (Nunes et al., 2018). Las especies de los géneros *Ficus* y *Yucca* son los sistemas más estudiados y mejor conocidos de reproducción acoplada entre plantas y polinizadores.

La reproducción acoplada entre yucas y sus polinizadores ha persistido durante más de 40 millones de años (Pellmyr & Leebens-Mack, 1999). En este sistema, el éxito reproductivo de cada especie de *Yucca* depende de la polinización de una especie particular de polilla, y a su vez, éstas dependen de la producción de frutos y semillas de las yucas como alimento para el desarrollo de sus larvas (Keeley et al., 1984). Como resultado de esta interacción tan estrecha, cada fruto que se desarrolla y madura en una yuca tiene semillas y larvas de polilla (Huth & Pellmyr, 1997), de manera que las polillas de la yuca son polinizadoras y depredadoras de las semillas de las yucas (Addicott, 1986). Por lo tanto, el efecto en doble sentido de las polillas

en la producción de semillas representa un sistema idóneo para explorar los costos y beneficios que la interacción impone sobre el éxito reproductivo de las plantas.

En la literatura científica se reportan tres géneros de polillas que interactúan con las diferentes especies de *Yucca*: *Prodoxus*, *Parategeticula* y *Tegeticula*, aunque sólo los dos últimos géneros participan en la polinización activa. El género *Parategeticula* tiene cinco especies que son polinizadores específicos de sus plantas hospederas (Davis, 1967), y *Tegeticula* tiene diecisiete especies, de las cuales doce polinizan solo una especie de yuca, mientras el resto polinizan a más de dos especies de *Yucca* (Althoff et al., 2012).

La interacción entre las especies de *Yucca* y polillas del género *Tegeticula* puede presentar considerable variación relacionada con la identidad de los involucrados, sin embargo, algunos elementos básicos de la historia de vida de las polillas son comunes a las diferentes especies (Pellmyr, 2003). La polilla hembra es el único polinizador de las yucas, por lo que posterior a su apareamiento, recolecta polen de las anteras de las flores por medio de apéndices maxilares modificados (Pellmyr, 1999). Raspan el polen de las anteras y lo compactan en una bola de polen en la parte inferior de la cabeza. Una vez colectado el polen, las polillas vuelan a otra flor y ovipositan sus huevos en el ovario de las flores que visitan. El sitio y modo de oviposición varía dependiendo de la especie. Luego, utilizando sus apéndices maxilares poliniza de manera activa el estigma floral, asegurando el desarrollo de la progenie de ambos interactuantes (Pellmyr, 2003; Cole et al., 2017). Las larvas consumen un número variable de semillas, dependiendo de la especie y de factores como la presencia de semillas vanas que pueden reducir el consumo per cápita (Powell, 1992; Ziv & Bronstein, 1996; Bronstein & Ziv, 1997). Aproximadamente en el momento de maduración del fruto, la larva hace un agujero en la pared del ovario y baja al suelo sobre un hilo de seda (Keeley et al., 1984), donde perfora varios centímetros por debajo de la superficie y crea un capullo revestido de seda cubierto con tierra o partículas de arena. La larva entra en diapausa dentro del capullo en los meses de otoño, invierno, primavera y sólo se transforma al estado de crisálida unos días antes de la floración de las yucas (Riley, 1892).

La interacción de reproducción acoplada entre *Yucca* y *Tegeticula* puede incluir un tercer nivel trófico: parasitoides que depredan a las larvas de *Tegeticula*. Estos parasitoides mantienen una relación antagonica con las larvas al depositar sus huevos dentro o sobre ellas, lo que finalmente conduce a la muerte del huésped (Althoff, 2008). Específicamente, esta interacción tritrófica ocurre tras la oviposición y polinización de las flores de *Yucca* durante el desarrollo de los frutos. Las avispa parasitoides visitan los frutos y los perforan con su

largo ovipositor (Crabb & Pellmyr, 2006). Dependiendo de su estrategia de desarrollo y después de la oviposición, el hospedero sigue desarrollándose (koinobiontes) o bien es paralizado permanentemente y los huevos se depositan cerca o sobre la larva (idiobiontes) (Force & Thompson, 1984; Vilhelmsen et al., 2001). Finalmente, la larva de la avispa se alimenta del huésped, completa su desarrollo y emerge del fruto como adulto (Althoff, 2008; Crabb & Pellmyr, 2006). Esta interacción tritrófica *Yucca-Tegeticula*-parasitoides puede modificar la dinámica planta-polinizador, al reducir el número de larvas de *Tegeticula* y, por ende, el consumo y el número de semillas en los frutos maduros (Crabb & Pellmyr, 2006).

Correspondencia morfológica entre rasgos reproductivos de plantas y polinizadores

El mutualismo de reproducción acoplada entre yucas y sus polinizadores es un caso bien documentado de especialización ecológica y coevolución, donde los polinizadores presentan características anatómicas y conductuales para la polinización y oviposición (Riley, 1872; Kawakita & Kato, 2006), y las plantas presentan atributos florales que evitan su sobreexplotación (Pellmyr & Huth, 1994). En esta interacción se ha documentado un grado de coincidencia morfológica significativa entre la longitud del ovipositor de la polilla y la longitud del estilo floral (Cole et al., 2017). La variación en la longitud del estilo floral influye fuertemente en el sitio de oviposición de los huevos, por lo que las especies de polillas difieren significativamente en la longitud del ovipositor en relación con los atributos del ovario y con el lugar donde depositan sus huevos; en lo profundo del pistilo (oviposición locular) o en la superficie del pistilo (oviposición superficial) (Althoff, 2016). Acorde a la variación en los atributos del ovipositor y del sitio donde las polillas ovipositan, se ha documentado que pueden producirse deformaciones específicas en el ovario floral y posteriormente en el fruto que se desarrolla. Según el sitio donde se observa la cicatriz los frutos se clasifican en: frutos con constricción media, con constricción distal o sin deformación aparente (Riley, 1892; Villavicencio & Pérez-Escandón, 1995).

Dos casos que ejemplifican esta correspondencia morfológica se documentaron en *Y. brevifolia* (Engelm) y en *Y. jaegeriana* (McKelvey), que son polinizadas respectivamente por dos especies hermanas de polillas: *T. synthetica* y *T. antithetica* (Lenz, 2007). Ambas polillas son genética y morfológicamente distintas. *T. antithetica* en general es más pequeña que su especie hermana, tiene un ovipositor más pequeño, difiere en el patrón alar y en la morfología genital masculina y femenina (Pellmyr & Segraves, 2003). En concordancia, las yucas que utiliza cada

polinizador difieren significativamente en varias características morfológicas de las flores. Principalmente en la longitud del estilo y el sitio donde la polilla hembra inserta su ovipositor (Rowlands, 1978; Godsoe et al., 2008). La longitud de los estilos de *Y. brevifolia* y *Y. jaegeriana* se correlacionan significativamente con la variación en la longitud del ovipositor y el tamaño del cuerpo de *T. synthetica* y *T. antithetica* (Yoder et al., 2013).

Además, la coincidencia entre el canal estilar y la longitud del ovipositor refleja una importante restricción funcional que actúa tanto en la planta como en el polinizador. El ovipositor de la polilla debe ser lo suficientemente largo para alcanzar los óvulos, pero no tanto como para infligir un daño significativo a la flor en desarrollo (Smith et al., 2009). Este daño puede provocar la abscisión de la flor con el consecuente efecto negativo para la reproducción de ambos interactuantes. Algunos estudios han reportado que el grado de especificidad del uso de plantas huésped varía en zonas en donde coinciden dos o más especies de *Yucca*. En esta condición, las polillas visitan y pueden polinizar y ovipositar en diferentes especies. Sin embargo, la relajación del grado de especificidad y la oviposición en un diferente hospedero, puede imponer un costo significativo para el desarrollo de la progenie, ya que las larvas de las polillas podrían desarrollarse con mayor probabilidad de éxito dentro de su especie huésped (Althoff, 2016).

Coocurrencia de especies de *Yucca* y su impacto en la interacción con sus polinizadores específicos

En el mutualismo de reproducción acoplada entre polillas y yucas, la coocurrencia de especies es bastante raro, generalmente las polillas y su especie hospedera presentan una distribución alopatrica (Darwell et al., 2017). Cuando múltiples especies de polinizadores y diferentes especies de *Yucca* coexisten, se ha documentado el uso generalizado de los recursos florales por parte de las polillas (Leebens-Mack et al., 1998; Smith et al., 2009; Althoff, 2016; Cole et al., 2017). En esta condición de simpatria, se ha observado que los polinizadores compiten entre sí por el uso de recursos en las plantas hospederas: estructuras florales, sitios de oviposición y semillas en los frutos (Pellmyr, 1999; Darwell et al., 2017). La competencia por los recursos entre diferentes especies de polillas puede inducir mecanismos de selección en las plantas para limitar la sobreexplotación por parte de las polillas dando como resultado la abscisión selectiva de flores y frutos (Althoff, 2016).

La abscisión selectiva es un mecanismo que previene la sobreexplotación y proporciona estabilidad en las interacciones entre los parásitos polinizadores y sus huéspedes (Pellmyr & Huth, 1994). En las yucas la abscisión selectiva reduce el impacto de las polillas discriminando a aquellas que generan daño floral (Smith et al., 2009), depositan un gran número de huevos por flor, o que proporcionan una polinización de baja calidad (Huth & Pellmyr, 2000; Svensson et al., 2016). La abscisión selectiva ocurre principalmente en las flores que han sufrido daño en los óvulos durante la oviposición (Marr & Pellmyr, 2003), o en aquellas que han sufrido muchos intentos de oviposición, regulando las cargas de huevos dentro de las flores (Pellmyr & Huth, 1994; Marr & Pellmyr, 2003). Posteriormente el uso de las estructuras reproductivas por parte de las polillas puede impactar la maduración de los frutos y el número de semillas en los frutos. La retención y maduración de los frutos depende de diversos factores: la cantidad y la calidad del polen depositado en el estigma, del genotipo del polen, de la posición de la flor en la inflorescencia, del comportamiento de oviposición de las polillas y de la carga de larvas en cada fruto (Huth & Pellmyr, 1997; 2000).

Después de que ha ocurrido la polinización, la abscisión selectiva de frutos es un mecanismo común de regulación postpolinización. Este fenómeno se ha interpretado con un componente clave de una serie de mecanismos adaptativos que pueden asociarse con; la regulación de la maduración de semillas, la respuesta al estrés, la eliminación selectiva de frutos que contienen óvulos abortados o no fecundados, semillas producto de autofecundación, semillas genéticamente defectuosas o semillas dañadas por depredadores o patógenos (Udovic & Aker 1981). En general, la abscisión selectiva de flores y frutos en especies de *Yucca*, puede representar un mecanismo que restringe el uso indiscriminado de recursos por parte de polillas no específicas, favoreciendo la producción de frutos con más semillas potencialmente viables.

Costo del mutualismo en la aptitud de las yucas

Existen pocos mutualismos en los que los costos y beneficios pueden estimarse con relativa facilidad, la interacción entre las yucas y las polillas de la yuca es uno de esos casos. La polinización y depredación predispersión de semillas impactan en sentido opuesto la fertilidad femenina de las plantas, y, por tanto, la mayoría de los costos y beneficios para las yucas son medibles en la misma variable biológica, el número de semillas por fruto (Addicott, 1986).

Mientras que la polinización efectiva influye positivamente en la aptitud de la planta al aumentar el número de semillas fertilizadas, la depredación previa a la dispersión de semillas reduce la producción de semillas (Koptur, 1998; Han et al., 2018) y la aptitud de las plantas (Katz, 2016). Estudios sobre la depredación de semillas han descubierto que esta depende de la eficiencia del servicio de polinización y, que la intensidad de la infestación de larvas y la depredación de las semillas implican severos costos para las plantas (Leimu & Lehtilä, 2006). Keeley et al. (1984) registraron que la depredación de semillas por las larvas de *Tegeticula* varía de 3 a 45% entre poblaciones (24 poblaciones de 9 especies de *Yucca*); Addicott (1986) reportó pérdidas que variaban de 0.6 a 35% por población (25 poblaciones de 9 especies de *Yucca*); De la Rosa-Conroy et al. (2019) encontró que la proporción media de semillas fértiles dañadas oscilo entre el 10-26% entre poblaciones. Los resultados de estos estudios indican que el costo de la depredación predispersión de semillas varía ampliamente entre poblaciones y especies, pero, sobre todo, los datos indican que la depredación de semillas es significativa y puede representar un costo en la aptitud considerablemente alto.

Objetivos

General

Documentar y analizar la depredación de semillas por larvas de *Tegeticula* en frutos de *Yucca filifera* en localidades simpátricas (donde *Y. filifera* coincide con *Y. potosina*) y alopátricas, con la finalidad de evaluar el efecto de la distribución sobrelapada en la fecundidad de las plantas hospederas.

Específicos

- Determinar el número de larvas de *Tegeticula* en frutos de *Yucca filifera* en localidades simpátricas (donde *Y. filifera* coincide con *Y. potosina*) y alopátricas a fin de evaluar el efecto de la distribución sobrelapada en la depredación de las semillas.
- Caracterizar el peso y volumen de los frutos con el propósito de evaluar la relación entre estas variables y el número de semillas por fruto.
- Cuantificar el número de semillas fértiles y de semillas fértiles depredadas por fruto, para evaluar el impacto de las polillas polinizadoras en la fertilidad de las plantas hospederas en relación con el tipo de localidad de origen; localidades simpátricas *vs* alopátricas.

La producción y abscisión de flores y semillas en la mayoría de las plantas están relacionados en buena medida con la disponibilidad de recursos (agua, luz y nutrientes). Debido a que la evaluación de esta variable ambiental queda fuera del alcance de este trabajo, se asume que la variación espacial en la disponibilidad de recursos no difiere entre localidades.

Hipótesis

Los polinizadores pueden visitar las flores de *Yucca* disponibles en cada localidad de manera indiscriminada y utilizar las semillas de los frutos fecundados para su propia reproducción, por tanto, la depredación y dispersión de semillas puede ser mayor en localidades donde ocurren diferentes especies de *Yucca*, incrementando el costo de la asociación de las yucas con las polillas que las polinizan.

Se espera que en áreas donde diferentes especies de *Yucca* coinciden tanto en su distribución (simpatria) como en el periodo de floración, la fecundidad de *Yucca filifera* se verá impactada negativamente debido a un mayor número de larvas de polillas y al incremento del número de semillas dañadas o depredadas en los frutos.

Justificación

El sistema *Yucca-Tegeticula* constituye un modelo único para estudiar y comprender los procesos ecológicos y la relación entre costos y beneficios en las interacciones mutualistas obligadas. En este contexto, la depredación y dispersión de semillas representa un costo directo para la fecundidad de las plantas, el cual puede variar en función de la distribución geográfica y la coexistencia de diferentes especies de *Yucca*. La evaluación de estos efectos en localidades alopatricas y simpátricas de *Y. filifera* permite explorar cómo la sobreposición en la distribución de especies influye en la dinámica del mutualismo y en la reproducción sexual y fecundidad de las plantas hospedadas.

Los resultados de este estudio contribuirán a mejorar el conocimiento del grado de variación en el costo de la depredación previa a la dispersión de semillas en función del tipo de localidad en una interacción altamente específica. Asimismo, comprender los factores que regulan la intensidad de la depredación, como la abscisión de estructuras reproductivas o la acción de enemigos naturales de las larvas, resulta esencial para esclarecer los mecanismos ecológicos que modulan la estabilidad de la interacción. Este estudio, no solo aporta evidencia empírica sobre la magnitud y variación de la depredación de semillas en diferentes contextos de distribución, sino que también ofrece elementos relevantes para discutir las implicaciones evolutivas del mutualismo *Yucca-Tegeticula* y su papel en la persistencia y adaptación de las poblaciones de *Y. filifera*.

Especie de estudio

El género *Yucca* (Agavaceae) comprende cerca de 50 especies, de las cuales 29 se encuentran en México. La distribución de las especies de este género es muy amplia, extendiéndose desde el noreste de Estados Unidos, pasando por la mayor parte de México y Guatemala y algunas islas del Caribe (Thiede, 2020). Las plantas del género *Yucca* son perennes de porte arbustivo o arborescente. Con hojas sésiles, dispuestas en el ápice del tallo o de las ramas, lineares-lanceoladas o lineares. Al alcanzar su madurez reproductiva producen inflorescencias en forma de panícula pendular o erecta. Las flores bisexuales con perigonio campanulado o globoso, que varían de blanco a cremoso, a veces con tintes verdosos, rojizos o purpúreos; pedicelos con una bractéola basal; 6 tépalos, 6 estambres insertos en la base de los tépalos, filamentos claviformes, aplanados u oblongo-cilíndricos, carnosos, papilosos o lisos, anteras basifijas, dehiscencia introrsa. El gineceo presenta un ovario supero, columnar, sésil, trilobular, con numeroso óvulos, estilo corto o ausente y estigma trilobado (Mendoza, 2011). Las plantas de este género dependen para su polinización de especies de polillas de los géneros *Parategeticula* y *Tegeticula*. Algunas especies de *Yucca* son autocompatibles y pueden producir semillas por autofecundación, mientras otras tienen flores protogínicas o con hercogamia, que se consideran estrategias que favorecen el entrecruzamiento. Pero en cualquiera de estas dos condiciones las plantas requieren el servicio de sus polinizadores. Los frutos del género *Yucca* presentan amplia variación en su consistencia; frutos capsulares esponjosos (Clistocarpos), carnosos (Sarcocarpos) y leñosos (Chaenocarpos). Las semillas de todos los frutos son aplanadas, y varían de color, negras si son fértiles y blancas si son vanas o inviables (Caballero, 2021).

Yucca filífera Chabaud es la especie arbórea de *Yucca* con más amplia distribución en México. Se encuentra en planicies con suelos profundos, bien drenados o con deficiente drenaje (cuencas endorreicas); en altitudes entre 500 y 2400 msnm ubicándose en las zonas semiáridas del norte y centro de México en los estados de Coahuila, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí, Tamaulipas, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Michoacán y en las porciones menos húmedas del Estado de México (Matuda & Piña, 1979). Puede alcanzar más de 10 m de altura con muchas ramificaciones. Florece en el periodo de febrero a julio, la inflorescencia panicular y pendular sobresale del follaje con un número de flores que varían de 630 a 730 (Trejo, 2022). El fruto es colgante, oblongo, de 5-8 cm de largo por 2-3 cm de diámetro (Matuda & Piña, 1979).

Diagnosis de *Yucca filifera* y *Yucca potosina*

La diagnosis de *Y. filifera* y *Y. potosina* es fundamental para su identificación en campo, por lo que en este estudio se utiliza las diagnosis elaboradas por Trejo (2022), para las especies en estas localidades.

<i>Yucca filifera</i>	<i>Yucca potosina</i>
Planta no colonial, arborescente y ramificada. Tallos anchos aparentemente en individuos de mayor edad que miden de 6-7 m de alto. La longitud de las hojas varía de 35 a 48 cm de largo entre 2-4 cm de ancho, son lineares y rígidas con márgenes filíferos. Las hojas secas tienden a caerse de los tallos. Inflorescencias colgantes, de entre 76 a 150 cm de longitud. Pedicelos de 2-3 cm y tépalos de 3-5 cm de longitud. Los frutos presentan una longitud de 3-9 cm y pueden permanecer en la infrutescencia hasta 6 semanas (Figura 1).	Planta no colonial. Tallos que miden 5-6 m de alto. La longitud de las hojas varía de 50 a 62 cm de largo entre 2-3 cm de ancho, son lineares y menos rígidas, con márgenes filíferos, las de la mitad inferior frecuentemente están dirigidas hacia abajo. Las hojas secas tienden a permanecer en el tallo. Inflorescencia colgante, excepcionalmente erecta de 56 a 110 cm de longitud. Pedicelos de 2-3 cm y tépalos de 2-5 cm de longitud. Los frutos presentan una longitud de entre 4-8 cm y pueden permanecer en la infrutescencia hasta 6 semanas (Figura 2).



Figura 1. *Yucca filifera* en localidades alopátricas (A1 y A2) y simpátricas (S1 y S2) en la región del Valle del Mezquital, Hidalgo. Fotografías propias



Figura 2. *Yucca potosina* en localidades simpátricas (S1 y S2) en la región del Valle del Mezquital, Hidalgo. Fotografías propias.

Método

Localidad de estudio

En este estudio se evalúa el efecto de la distribución sobrelapada en la depredación previa a la dispersión de semillas de *Y. filifera* en cuatro localidades: dos alopátricas y dos simpátricas. Las localidades se ubican en el estado de Hidalgo, en los municipios de Zimapán, Tasquillo e Ixmiquilpan en la región del Valle de Mezquital. Las dos localidades alopátricas se ubican en las comunidades de Mothó (A1) y San Isidro (A2), la primera se localiza entre los municipios de Tasquillo e Ixmiquilpan y la segunda en el municipio de Zimapán. Las localidades simpátricas se ubican en los municipios de Tasquillo e Ixmiquilpan, la primera se localiza en la comunidad de Danghu (S1) y la segunda en la comunidad de Cantinela (S2) (Figura 3).

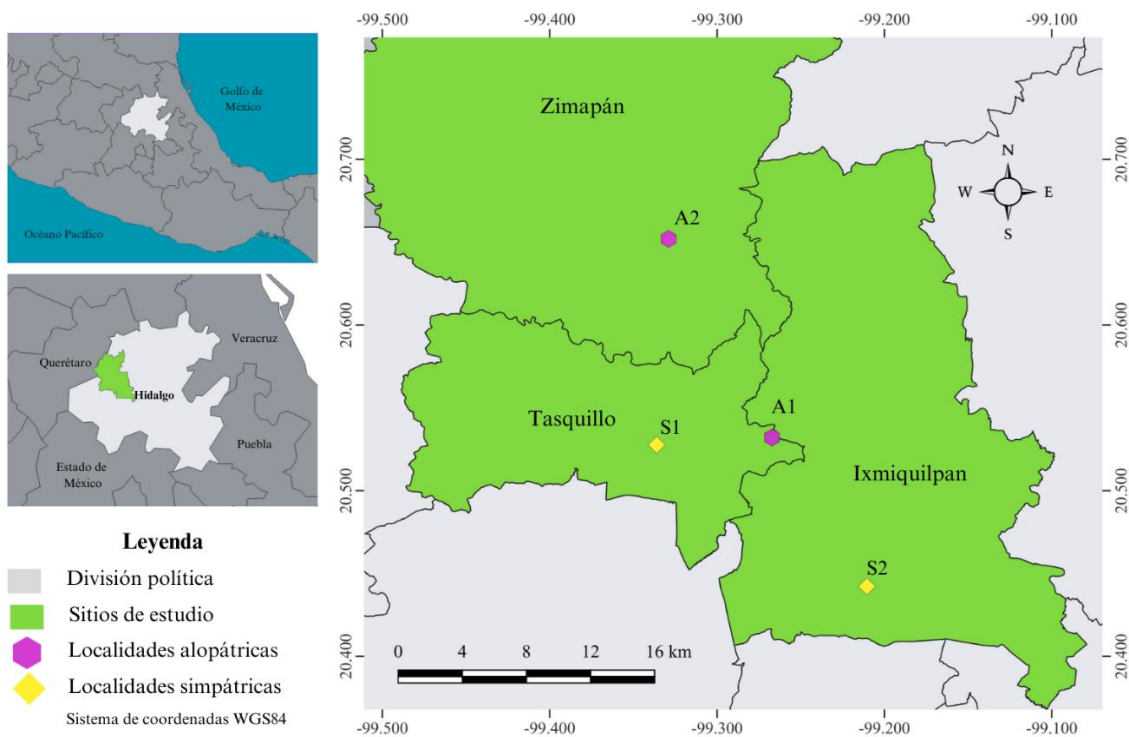


Figura 3. Ubicación de las localidades de *Y. filifera*. Los hexágonos fucsias ilustran las localidades alopátricas (A1 y A2), y los rombos amarillos indican localidades donde *Y. filifera* ocurre en simpatría con *Y. potosina* (S1 y S2).

Colecta de muestras

En febrero-marzo de 2023, se marcaron 10 plantas de *Y. filifera* en cada localidad alopátrica y 5 plantas de *Y. filifera* y *Y. potosina* en cada localidad simpátrica. A finales de abril, cuando los frutos maduraron, se recogió una muestra de 10 frutos de cada una de dichas plantas. En total se colectaron 400 frutos de 40 plantas. Para evitar la pérdida de larvas durante el transporte los frutos colectados se colocaron en bolsas ziploc individuales etiquetadas para mantener la identidad de la planta y la localidad. Los frutos se colocaron en cajas de zapatos dentro de compartimentos individuales, protegidos con tela de malla y con sustrato del sitio de procedencia de los propios frutos (Figura 4). Las cajas con los frutos colectados se transportaron y monitorearon en casa. En el periodo de mayo-julio los frutos se revisaron diariamente para colectar y contar las larvas que emergían de los frutos. Para todos los frutos colectados se registró el peso, el volumen, el sitio de constricción que produce la oviposición por parte de las polillas, y el número de semillas.

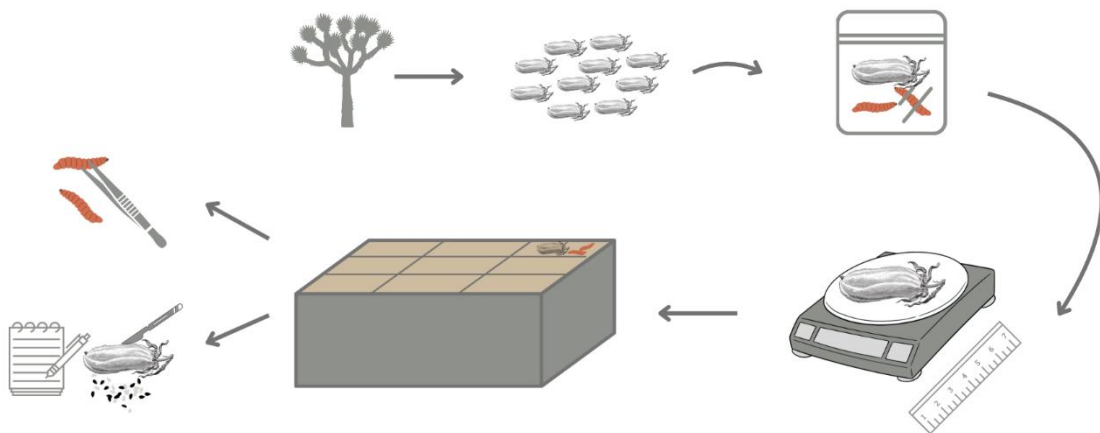


Figura 4. Procedimiento de colecta, mantenimiento y registro de larvas y semillas en frutos de *Yucca*. En cada caja se colocaron 10 frutos de la misma planta y se registró el peso, volumen, el sitio de constricción, y el número de larvas y semillas de cada fruto. Imagen propia.

Caracterización de atributos morfológicos de frutos

Se caracterizaron los atributos morfológicos de los frutos de las diferentes localidades. Esta caracterización se realizó con material colectado a finales de abril del 2023 cuando los frutos alcanzaron su madurez. La muestra incluyó 10 frutos de cada uno de 10 individuos en las dos localidades alopátricas y en las localidades simpátricas (S1 y S2) se colectaron 10 frutos de 5 individuos por especie, para un total de 400 frutos. Con el empleo de una regla graduada se midió el largo, ancho, y utilizando una balanza digital se registró el peso de cada fruto. Para analizar los datos de esta sección se implementó un análisis de varianza (ANOVA), donde se examinó el efecto de la localidad (A1, A2, S1 y S2) anidada en el tipo de localidad (Alopátrica *vs* Simpátrica), sobre los atributos morfológicos de los frutos. Para registrar y analizar la frecuencia del tipo de constricción (media *vs* distal) que presentaban los frutos en cada localidad se utilizó como referencia el reporte de Villavicencio y Pérez-Escandón (1995) (Figura 4). Para implementar los análisis en esta y las demás secciones se utilizó el programa JMP® Pro versión 16 (2021).

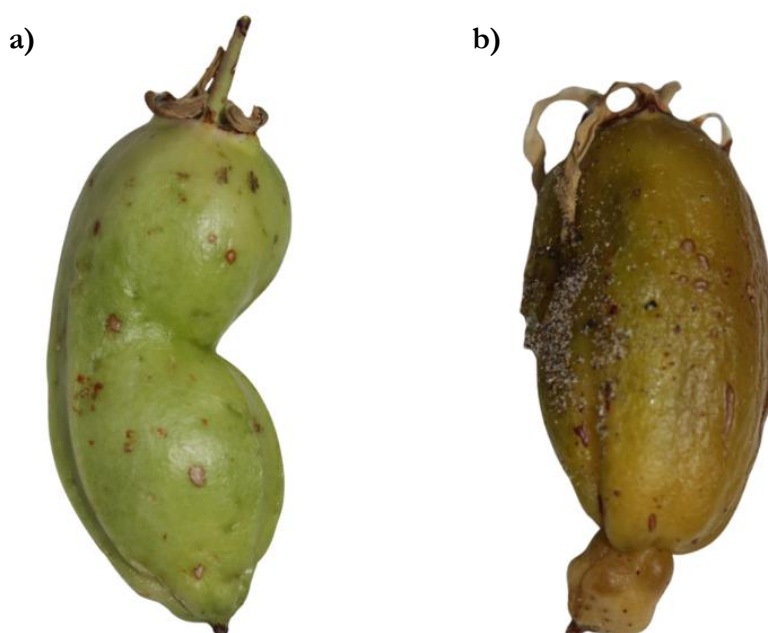


Figura 5. Tipos de frutos en relación con la posición de la constricción: a) Fruto con constricción media y b) constricción distal. Fotografías propias.

Infestación de frutos y depredación de semillas

Se registró la presencia y ausencia de larvas, así como el número de larvas por fruto. Los datos de esta sección se analizaron implementando pruebas de Wilcoxon o Kruskal-Wallis, contrastando el efecto del tipo de localidad (A vs S) y especie sobre las variables de respuesta. Asimismo, para cada fruto se registró el número de semillas fértiles (con cubierta negra) e infértiles (cubierta blanca y vanas), y el número de semillas intactas y dañadas. Para obtener un estimador del costo de la depredación de semillas se calculó la proporción de semillas fértiles que presentan daño, utilizando una versión de la fórmula reportada por De la Rosa-Conroy y sus colaboradores (2019).

$$d = \frac{\text{Semillas fértiles dañadas}}{\text{Total de semillas fértiles}}$$

Los datos de esta sección se analizaron implementando pruebas para comparar dos grupos (t o bien Wilcoxon) o análisis de varianza dependiendo del diseño y del tipo de distribución de los datos de cada variable. En las pruebas se contrastó el efecto de las localidades y del tipo de localidad sobre las variables de respuesta.

Resultados

Características morfológicas de frutos

Tamaño de frutos considerando largo, ancho y peso

Parte de la variación observada en el tamaño de los frutos de *Y. filifera* es explicada por el tipo de localidad de origen. Los frutos de localidades alopátricas son más largos (6 vs 5.5 cm), anchos (2.9 vs 2.7 cm) y pesados (31 vs 26.4 g) que los frutos de localidades simpátricas (Tabla 1). Los análisis mostraron que los tres atributos difieren significativamente entre localidades alopátricas y simpátricas ($t_{298} \geq -3.6$, $p < 0.05$, en todos los casos).

El tamaño de los frutos de *Y. potosina* varía considerablemente, en general miden 5.9 cm (± 0.14 SE) de largo y 2.6 cm (± 0.05 SE) de ancho. A pesar de la variación observada, la comparación entre localidades (S1 vs S2) no detecto diferencias significativas asociadas con estos dos atributos, pero los frutos de la población S1 (31g) son significativamente más pesados que los frutos de la población S2 (26 g) ($t_{98} = -2.1$, $p < 0.05$) (Tabla 1).

La comparación de los atributos morfológicos de frutos de *Y. filifera* y *Y. Potosina* en localidades simpátricas no mostró diferencias significativas relacionadas con el ancho y el peso, pero si con el largo. Los frutos de *Y. potosina* son más largos que los de *Y. filifera* en la población S1 ($t_{98} = 4.84$, $p < 0.01$) (Tabla 1).

Tabla 1. Características de los frutos de *Y. filifera* y *Y. potosina* en cuatro localidades (media \pm error estándar).

Localidad		Especie	Largo	Ancho	Peso
Alopátrica	1	<i>Y. filifera</i>	5.6 \pm 0.1	2.9 \pm 0.0	30.2 \pm 0.9
	2		6.3 \pm 0.1	2.9 \pm 0.0	31.3 \pm 0.9
Media			6 \pm 0.1	2.9 \pm 0.0	30.7 \pm 0.6
Simpátrica	1	<i>Y. filifera</i>	5.1 \pm 0.1	2.8 \pm 0.0	26.6 \pm 1.3
		<i>Y. potosina</i>	6.2 \pm 0.1	2.7 \pm 0.0	31 \pm 1.7
	2	<i>Y. filifera</i>	5.9 \pm 1.1	2.6 \pm 0.0	26.3 \pm 1.3
		<i>Y. potosina</i>	5.8 \pm 0.1	2.7 \pm 0.1	25.7 \pm 1.7
Media <i>Y. filifera</i>			6 \pm 0.1	2.7 \pm 0.0	29 \pm 0.5
Media <i>Y. potosina</i>			6 \pm 0.1	2.7 \pm 0.1	28.3 \pm 1.7

Tipos de frutos en relación con la posición de la constricción

Se registró que el 76 % de los frutos colectados presentaban constricción distal, y el 24 % restante constricción media. En tres de las cuatro localidades estudiadas predominan los frutos con constricción distal. En localidades alopátricas el porcentaje de frutos de *Y. filifera* con constricción distal varía relativamente poco, de 92 a 95%. En contraste, se observó que el porcentaje de frutos con constricción distal varía considerablemente entre las dos localidades simpátricas; de 100 % (S1) a 30 % (S2) (Figura 6 a).

En el caso de *Y. potosina* se observó que el porcentaje de frutos con constricción distal varía de 96 % en la localidad S1 a 8 % en la localidad S2 (Figura 6 b).

En localidades simpátricas se observó que el tipo de constricción más frecuente en los frutos es muy diferente entre las dos localidades. En la localidad S1 el 98 % de los frutos tiene constricción distal, mientras que en la localidad S2, únicamente el 19 de los frutos presenta este tipo de constricción (Figura 6 b).

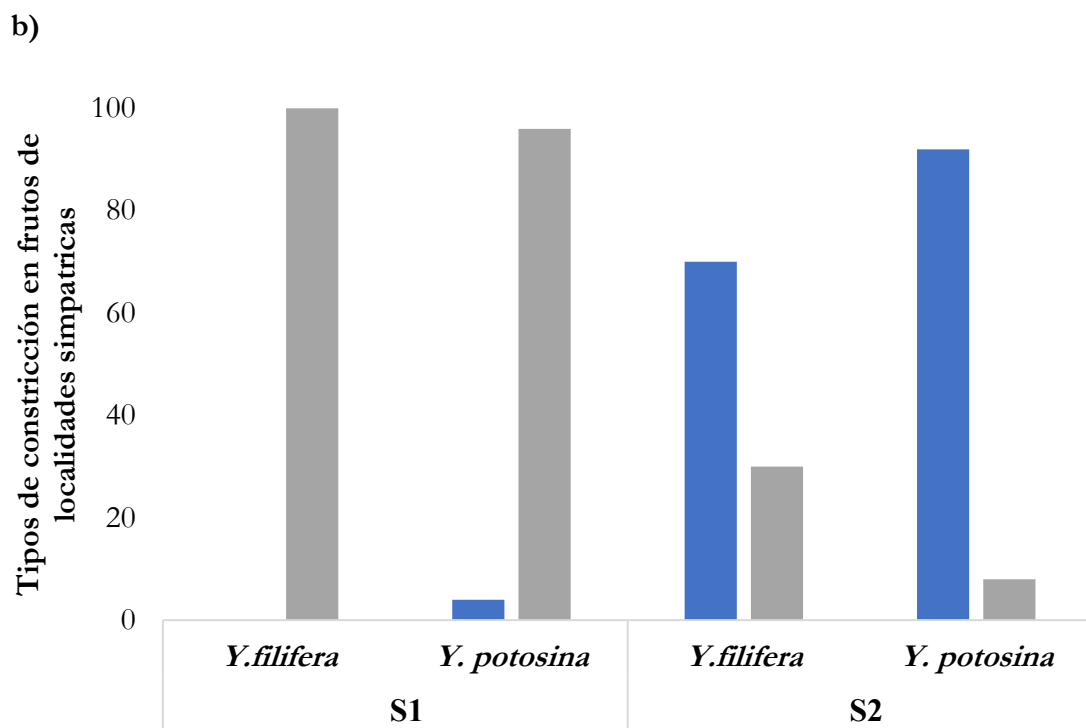
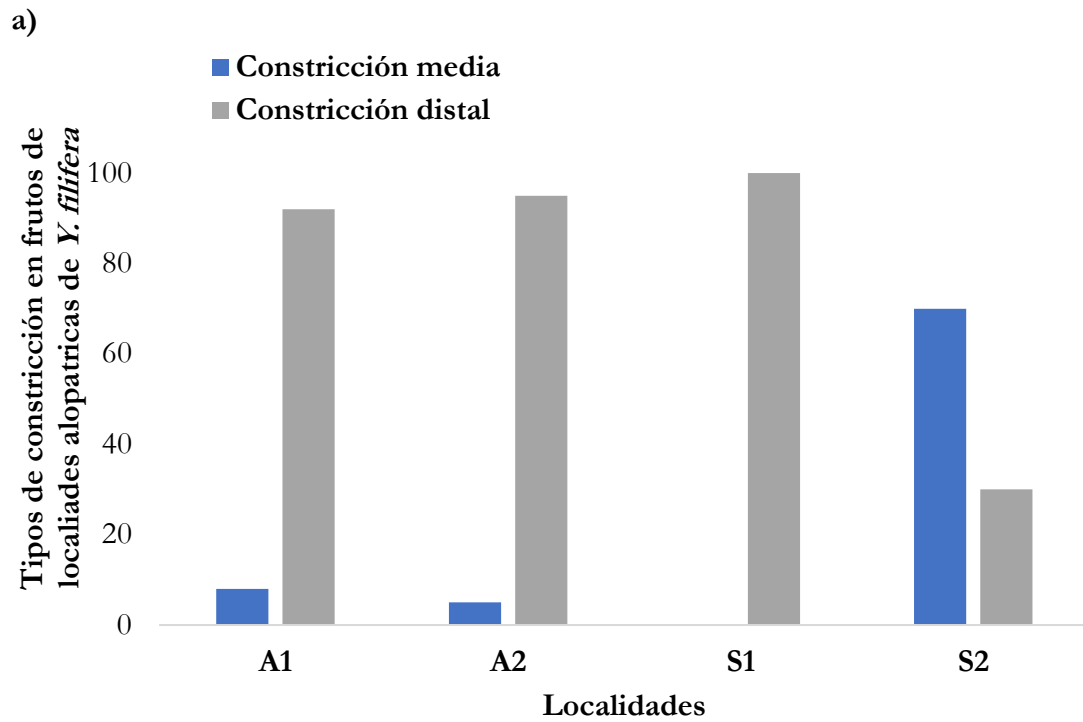


Figura 6. Tipos de constricción en frutos de a) localidades alopátricas de *Y. filifera* y b) *Y. potosina* en localidades simpátricas.

Infestación de frutos y producción de semillas

Infestación de frutos

Se registraron larvas en el 87 % de las plantas y en el 42 % de la muestra total de frutos ($N = 400$), en general el número de larvas por fruto varía de 0 a 6 con promedio de $0.87 (\pm 0.06 \text{ SE})$. Para *Y. filifera* se registró que el porcentaje de frutos infestados con al menos una larva, varía de 37 a 40 % en las localidades alopátricas y hasta 44% en las dos localidades simpátricas. El análisis no detectó un efecto significativo relacionado con el tipo de localidad (A *vs* S), ni entre localidades ($Z \leq 0.6, p > 0.05$ para ambos niveles de contraste).

En *Y. potosina* se registraron larvas en el 38% (S1) y 54% (S2) de los frutos. El número de larvas por fruto osciló entre 0 y 6, con un promedio de $1.02 (\pm 0.13 \text{ SE})$. A pesar de la variación observada en la infestación de frutos, no se detectaron diferencias significativas entre las dos especies de *Yucca* en las localidades simpátricas ($Z = 0.73, p > 0.05$).

Número de semillas por fruto

Se cuantificó el número de semillas por fruto para un total de 400 frutos. El número de semillas en los frutos de *Y. filifera* varió de $96 (\pm 2.5 \text{ SE})$ a $102 (\pm 2.5 \text{ SE})$ en las localidades alopátricas, y de $90 (\pm 3.5 \text{ SE})$ a $97 (\pm 3.5 \text{ SE})$ en las localidades simpátricas (Tabla 2). El análisis no detectó diferencias relacionadas con el tipo de localidad (A *vs* S), pero si entre localidades ($F_{3, 296} = 2.8, p < 0.05$). En el caso de *Y. potosina* el número total de semillas por fruto varió entre $105 (\pm 2.6 \text{ SE})$ y $84 (\pm 2.6 \text{ SE})$, y el análisis mostró que los frutos de la población S1 tienen significativamente más semillas que los de la población S2 (Tabla 2) ($t_{98} = -5.6, p < 0.01$). Asimismo, el análisis mostró que en la localidad S1 los frutos de *Y. potosina* tienen más semillas que los de *Y. filifera* ($t_{98} 2.9, p < 0.05$), y en la localidad S2 ocurre lo contrario ($t_{98} -2.6, p < 0.05$).

Número de semillas fértiles e infértiles

El número de semillas fértiles en los frutos de *Y. filifera* varió de 54 (± 2.3 SE) a 63 (± 2.3 SE) en las localidades alopátricas y de 49 (± 3.3 SE) a 64 (± 3.3 SE) en las localidades simpátricas (Tabla 2). El análisis no mostró diferencias significativas relacionadas con el tipo de localidad (A vs S), pero, si detectó diferencias significativas entre localidades del mismo tipo ($F_{(3, 299)} = 6.1, p < 0.05$). Por otra parte, el número de semillas infértiles varió entre 33 (± 1.8 SE) y 48 (± 1.8 SE) en las localidades alopátricas; y de 33 (± 2.5 SE) a 41 (± 2.5 SE) en las localidades simpátricas. Del mismo modo, el análisis no detectó diferencias significativas relacionadas con el número de semillas infértiles por el tipo de localidad (A vs S), pero si entre localidades ($F_{(3, 299)} = 15, p < 0.01$).

En *Y. potosina* el número de semillas fértiles por fruto varió de 50 (± 2 SE) a 71 (± 2 SE), y el análisis mostró que los frutos de la localidad S1 tienen significativamente más semillas fértiles que los de la localidad S2 ($t_{(98)} = -7.4, p < 0.01$). En contraste, no se encontraron diferencias significativas en el número de semillas infértiles entre ambas localidades.

Acorde a la variación observada, el análisis mostró que en la localidad S1 los frutos de *Y. potosina* presentan más semillas fértiles que los de *Y. filifera* ($t_{(98)} = 5.2, p < 0.01$) mientras que en la localidad S2 ocurre lo contrario ($t_{(98)} = -4.3, p < 0.01$). Por otro lado, en S1 se encontraron más semillas infértiles en *Y. filifera* que en *Y. potosina* ($t_{(98)} = -2.13, p < 0.05$), mientras que en S2 no se detectó diferencia entre ambas especies.

Se exploró la relación entre el tamaño de los frutos (largo, ancho y peso) y el número de semillas totales en frutos de *Y. filifera*. Los análisis mostraron que el largo ($r_{(298)} = 0.7532, p < 0.0001$), el ancho ($r_{(298)} = 0.2420, p < 0.0001$) y peso ($r_{(298)} = 0.6123, p < 0.0001$), se correlacionan positiva y significativamente con el número de semillas por fruto. A mayor tamaño mayor número de semillas.

Tabla 2. Producción y depredación de semillas en frutos de *Y. filifera* y *Y. potosina* en cuatro localidades (media \pm error estándar).

Localidad		Especie	Frutos (n)	Total	Infértil	Fértil	Fértil intacto	Fértil dañado	Costo
Alopátrica	1	<i>Y. filifera</i>	100	96 \pm 2.5	33 \pm 1.8	63 \pm 2.3	56 \pm 2.2	7 \pm 1.1	0.1 \pm 0.0
	2		100	102 \pm 2.5	48 \pm 1.8	54 \pm 2.3	46 \pm 2.2	8 \pm 1.1	0.1 \pm 0.0
Simpátrica	1	<i>Y. filifera</i>	50	90 \pm 3.5	41 \pm 2.5	49 \pm 3.3	42 \pm 3.2	7 \pm 1.5	0.1 \pm 0.0
		<i>Y. potosina</i>	50	105 \pm 2.6	35 \pm 1.8	70 \pm 2	61 \pm 2	9 \pm 1.5	0.1 \pm 0.0
	2	<i>Y. filifera</i>	50	97 \pm 3.5	33 \pm 2.5	64 \pm 3.3	60 \pm 3.2	4 \pm 1.5	0.1 \pm 0.0
		<i>Y. potosina</i>	50	84 \pm 2.6	34 \pm 1.8	50 \pm 2	46 \pm 2	4 \pm 1.5	0.1 \pm 0.0

Depredación predispersión de semillas

El número de semillas fértiles depredadas en los frutos de *Y. filifera* varió de 7 (± 1.1 SE) a 8 (± 1.1 SE) en las localidades alopátricas, y de 4 (± 1.5 SE) a 7 (± 1.5 SE) en las localidades simpátricas (Tabla 2). A pesar de la variación observada en la depredación de las semillas fértiles, no se detectaron diferencias relacionadas con el tipo de localidad ($Z = -0.29$, $p > 0.05$) ni entre localidades del mismo tipo ($X_{i3}=0.59$, $p > 0.05$). En *Y. potosina* el número de semillas fértiles depredadas varió de 4 (± 1.5 SE) a 9 (± 1.5 SE), sin embargo, el análisis no detectó diferencias significativas entre las localidades ($Z = -0.76$, $p > 0.05$) (Tabla 2). De la misma manera, en las localidades simpátricas no se detectó que el número de semillas fértiles depredadas difiera entre *Y. filifera* y *Y. potosina* ($Z \leq 0.19$, $p > 0.05$, en ambas localidades). Los datos de esta sección se analizaron utilizando pruebas no paramétricas para contrastar dos grupos, debido a que la variable de respuesta no tiene una distribución normal.

En general, el porcentaje de semillas fértiles intactas, infértiles y depredadas varió (dentro y entre tipo de localidad) de 45% a 62% de 34% a 47% y de 4% a 8% en los frutos de *Y. filifera* y de 58% a 54% de 33% a 41% de 5% a 9% en frutos los frutos de *Y. potosina* (Figura 7).

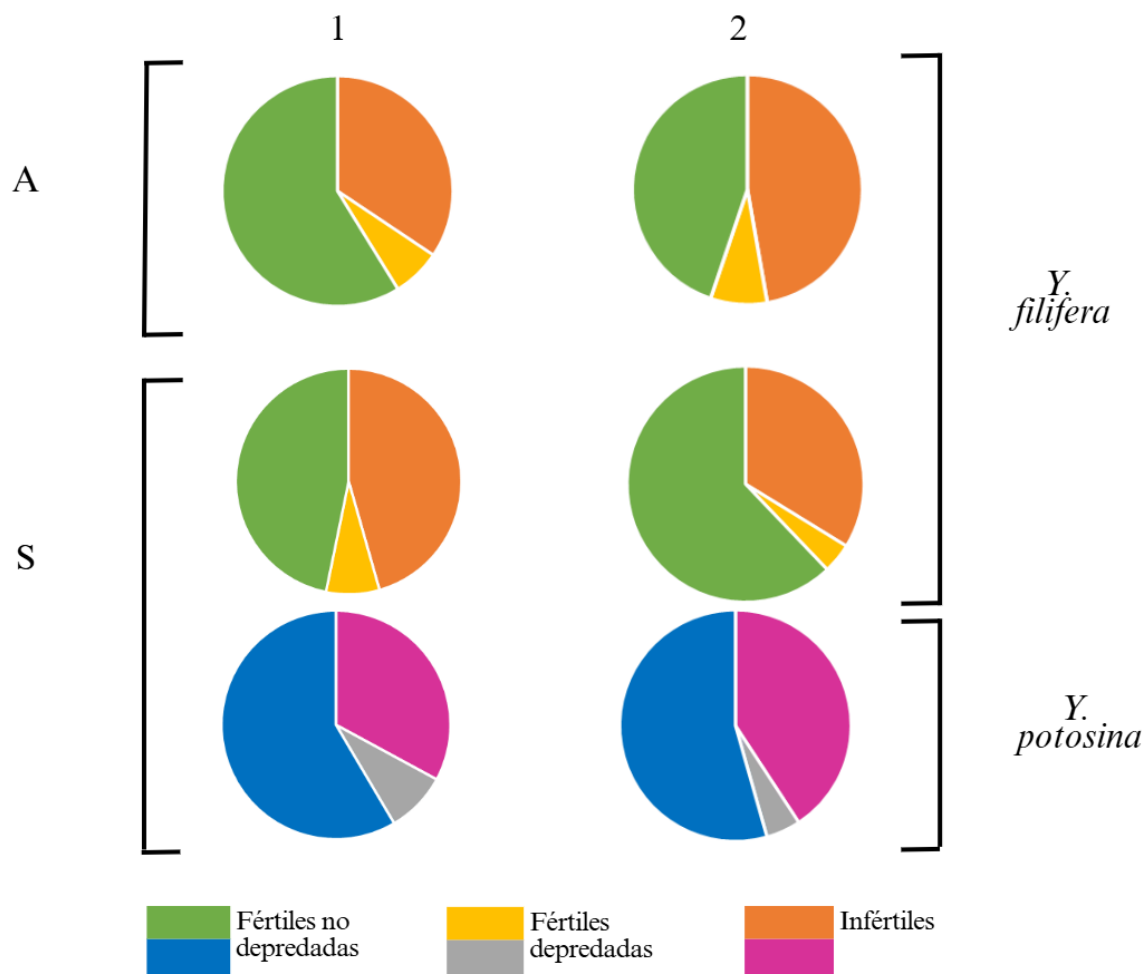


Figura 7. Variación en la depredación predispersión de semillas en cuatro localidades de *Y. filifera* y en dos localidades de *Y. potosina*. Las gráficas muestran la proporción de: semillas fértiles que escaparon a la depredación (verde/azul), semillas fértiles depredadas (amarillo/gris) y semillas infértiles (naranja/rosa), por población (1 y 2) y por tipo de localidad (A y S).

Discusión

Para sintetizar los principales hallazgos en este trabajo se elaboró un resumen gráfico que integra las variables de fecundidad evaluadas (tamaño de frutos, número de semillas/fruto, tipos de constricción) y la depredación de semillas como estimador del costo de la polinización especializada (número de larvas y semillas depredadas) en frutos de *Y. filifera* en localidades alopatricas y simpátricas (Figura 8). Los resultados del trabajo muestran que el tamaño de los frutos de *Y. filifera* varía entre el tipo de localidad (Figura 8 a). En las localidades alopatricas el tamaño de los frutos es mayor que en las localidades simpátricas. Al mismo tiempo, el tamaño de los frutos mostró una correlación positiva con el número de semillas. Además, el número de semillas/fruto varía dentro de las localidades, pero no entre el tipo de localidad (Figura 8 b). En las localidades simpátricas se observó que el número de semillas fértiles e infértiles varía considerablemente entre *Y. filifera* y *Y. potosina*, lo que sugiere que el ambiente local impacta de manera diferencial la fecundidad de ambas especies. El tipo de constricción observada en los frutos varió en relación con el tipo de localidad (Figura 8 c), lo cuál puede ser un indicador de la variación en la identidad de polinizadores que utilizan las yucas en diferentes ambientes. También, encontramos que el número de larvas/fruto y la proporción de semillas fértiles consumidas no difirieron entre localidades ni entre el tipo de localidad (Figura 8 d). Por último, en los frutos de las localidades simpátricas se observaron polillas fenotípicamente diferentes y avispas parasitoides de larvas de *Tegeticula*, en contraste, en las localidades alopatricas sólo se observó un fenotipo de polillas y no se detectaron parasitoides (Figura 8 d).

	Alopátricas	Simpátricas
Localidades		
a) Tamaño de frutos		
b) Número de semillas por fruto		
c) Tipos de constricciones en los frutos		
d) Número de larvas y semillas depredadas		

Figura 8. Resumen gráfico del efecto del tipo de localidad (A *vs* S) en componentes de fecundidad y en la depredación de semillas de *Y. filifera*.

a) Variación en el tamaño de los frutos: localidades alopátricas vs simpátricas

Los resultados muestran que el tamaño de los frutos de *Yucca filifera* fue significativamente mayor en localidades alopátricas que en aquellas donde coexiste con *Y. potosina* (localidades simpátricas). Esta diferencia puede estar relacionada con diversos factores ecológicos y evolutivos que afectan la interacción planta-polinizador en contextos de simpatria. En particular, la presencia de diferentes especies del mismo género puede generar competencia por el servicio de los polinizadores o alterar la dinámica de oviposición de las polillas, lo que repercute en el desarrollo del fruto (Addicott, 1986; Althoff et al., 2005).

Los frutos de menor tamaño en localidades simpátricas pueden ser una respuesta al incremento en el costo reproductivo de la interacción, derivado de una mayor presión de oviposición o depredación por parte de las polillas. Estudios previos han documentado que, bajo condiciones de competencia o presión de polinización no específica, las plantas pueden reducir la inversión en estructuras reproductivas para limitar el daño asociado a la oviposición excesiva (Huth & Pellmyr, 1997; Althoff et al., 2013). Por tanto, el menor tamaño de los

frutos en simpatria podría reflejar una estrategia para contener los efectos negativos de una mayor carga de larvas o una reducción en la eficiencia de polinización por parte de los polinizadores. Lo anterior puede apoyar la noción de que la variación ecológica relacionada con la distribución geográfica influye directamente la dinámica de cooperación y conflicto entre yucas y polillas en este mutualismo obligado (Addicott & Bao, 1999; Pellmyr, 2003).

b) Variación en el número de semillas por fruto

Aunque se observó una relación positiva entre el tamaño de los frutos y el número de semillas por fruto, no se encontraron diferencias significativas en esta variable al comparar localidades alopatricas y simpáticas. Esto indica que la fecundidad, medida como número total de semillas, es semejante entre localidades alopatricas y simpáticas. Este patrón sugiere que la polinización se mantiene en ambas condiciones, y que las polillas de *Tegeticula* continúan desempeñando su papel como polinizadores, independientemente de la coexistencia de diferentes especies de *Yucca*. Sin embargo, es relevante destacar que, en localidades simpáticas, el número de semillas fértiles e infértiles mostró variación entre *Y. filifera* y *Y. potosina*, lo cual podría reflejar diferencias específicas en la calidad de la polinización o en la compatibilidad entre planta y polinizador en este contexto ecológico (Leebens-Mack et al., 1998; Althoff et al., 2012).

La semejanza en el número de semillas por fruto también podría deberse a mecanismos de regulación por parte de las plantas, como la abscisión selectiva de flores con exceso de oviposiciones o daño del ovario floral, que han sido reportados como formas de control de la interacción por parte de las yucas (Huth & Pellmyr, 2000; Holland & DeAngelis, 2002; Shapiro & Addicott, 2003). Es importante resaltar que en las mismas localidades que se han monitoreado en este trabajo, previamente se ha evidenciado una mayor abscisión de flores y frutos iniciados en las localidades simpáticas, probablemente debido a abscisión selectiva derivada de daño floral o de una carga excesiva de larvas en los frutos iniciados (Trejo, 2022). Así, aunque no se detectó que el número de semillas en los frutos maduros difiera entre los dos tipos de localidad, es probable que otros procesos intrínsecos que ocurren en etapas anteriores a la maduración de frutos y semillas estén compensando un mayor costo de la reproducción sexual en simpatria.

c) Tipos de constricciones en los frutos: implicaciones de la oviposición

El tipo de constricción observada en los frutos de *Y. filifera*, particularmente en simpatría, constituye una evidencia morfológica del sitio de inserción del ovipositor de las polillas durante la polinización. Estas constricciones reflejan directamente la interacción entre el polinizador y el tejido reproductivo de la planta, y pueden tener consecuencias tanto mecánicas como fisiológicas sobre el desarrollo del fruto y la viabilidad de las semillas (Marr & Pellmyr, 2003). En localidades simpátricas, la variabilidad en las constricciones podría estar asociada a la presencia de múltiples fenotipos de polillas o incluso a la interacción entre *Tegeticula* y distintas especies de *Yucca*. Tal variabilidad puede traducirse en diferencias en la ubicación de la oviposición, lo cual no solo afecta la tasa de depredación de semillas, sino también puede inducir abscisión floral o generar zonas estériles dentro del ovario (Shapiro & Addicott, 2003; Cole et al., 2017).

En su estudio, Trejo (2022) documentó que el coeficiente de variación de la longitud del ovario en *Y. filifera* es significativamente mayor en localidades simpátricas, debido probablemente al uso indiscriminado de los recursos florales por parte de polillas no específicas. Esto podría contribuir a explicar la mayor variación observada en el tipo de constricciones de los frutos de *Y. filifera* en las localidades simpátricas. El tipo de daño y su localización se han propuesto como un mecanismo importante en la evolución del mutualismo, ya que impone una presión selectiva sobre el comportamiento de oviposición de las polillas y sobre la morfología floral de las yucas, promoviendo así la divergencia ecológica y potencialmente la especiación (Pellmyr & Segraves, 2003; Althoff, 2016).

d) Variación en el número de larvas y semillas depredadas

Los resultados indican que ni el número de larvas por fruto ni la proporción de semillas fértiles consumidas difieren significativamente entre localidades simpátricas y alopátricas. No obstante, es importante considerar que, en simpatría, pero no en alopatría, se registraron avispa parasitoides de larvas de *Tegeticula*, lo cual introduce una nueva dimensión que escala este sistema de interacción a tres niveles tróficos. La presencia de parasitoides en localidades simpátricas podría estar regulando indirectamente la densidad de larvas en frutos maduros, lo que explicaría la ausencia de diferencias significativas en los niveles de depredación de semillas entre tipos de localidad. Este control natural podría representar un mecanismo que atenúa los costos de la interacción en contextos de mayor complejidad de la comunidad, como se ha documentado en otros sistemas de polinización especializada (Csotonyi & Addicott, 2001; Althoff et al., 2013).

Además, la menor diversidad fenotípica de las polillas en localidades alopátricas, donde no se observaron parasitoides, sugiere que las poblaciones de *Tegeticula* pueden estar especializadas localmente, lo que también podría explicar la uniformidad en la depredación de semillas que se observó. Tal especialización ha sido reportada como un factor clave en la estabilidad de la interacción a nivel local (Smith et al., 2009; Althoff et al., 2014). Finalmente, aunque no se detectaron diferencias significativas asociadas a la depredación de semillas entre tipos de localidad, la variación observada entre localidades resalta la importancia de factores microambientales y demográficos que influyen en el éxito reproductivo de las plantas y en la intensidad de la interacción mutualista con sus polinizadores obligados.

Implicaciones evolutivas del mutualismo en contextos de simpatría y alopatría

Los hallazgos de este estudio tienen implicaciones relevantes para la comprensión de la evolución de los mutualismos obligados, como el que ocurre entre *Yucca filifera* y las polillas del género *Tegeticula*. La coexistencia de especies del mismo género en localidades simpátricas puede introducir una mayor complejidad ecológica influenciando la divergencia evolutiva tanto en las plantas como en sus polinizadores. Tal como lo han propuesto Althoff y sus colaboradores (2012), la separación geográfica y la especialización en hospederos pueden ser factores más determinantes para la diversificación de linajes que la pura coevolución entre pares específicos de especies.

En este contexto sería conveniente que la similitud en el número de semillas y larvas por fruto documentada en este trabajo entre tipos de localidades, no se interprete como ausencia de conflicto entre yucas y polillas que las polinizan, sino más bien como resultado de procesos de compensación que mantienen un equilibrio entre cooperación y antagonismo, como se ha planteado en este sistema (Addicott, 1986; Pellmyr, 2003). La presencia de avispas parasitoides en localidades simpátricas puede funcionar como un componente de estabilización del mutualismo, limitando la sobreexplotación de recursos por parte de las polillas, y reforzando indirectamente la reproducción sexual de las plantas (Althoff et al., 2013). Asimismo, la ocurrencia de constricciones que se diferencian entre localidades, puede reflejar una divergencia morfológica de las flores (Trejo, 2022), o un cambio en los patrones de oviposición de las polillas, posiblemente inducido por la coexistencia de especies similares. Este patrón de variación puede constituir un mecanismo temprano de aislamiento reproductivo entre poblaciones, con implicaciones para la especiación tanto en *Yucca* como en *Tegeticula* (Pellmyr & Segraves, 2003; Althoff, 2016).

Conclusiones específicas

No se detectaron diferencias significativas en el número de larvas de *Tegeticula* ni en el número de semillas consumidas en los frutos de las localidades simpátricas y alopátricas de *Yucca filifera*. Esta uniformidad sugiere que, a pesar de la coexistencia de especies, la intensidad de la depredación se mantiene constante, probablemente debido a la abscisión de flores y frutos previo a la maduración de los frutos que no fueron el foco de este objetivo específico pero que se han explorado en trabajos previos.

Se confirmó una correlación positiva entre el tamaño de los frutos (peso y volumen) y el número de semillas. Los frutos de mayor tamaño albergan una mayor cantidad de semillas fértiles, independientemente del tipo de localidad, sugiriendo que la función polinizadora de *Tegeticula* es relativamente estable aun cuando diferentes especies de *Yucca* y sus polinizadores especializados coexisten en la misma localidad.

El número de semillas fértiles y la proporción de semillas fértiles depredadas no difirió entre localidades simpátricas y alopátricas. Con base en los resultados puede concluirse que la fecundidad, estimada con base en estas variables no se ve afectada de manera negativa. Contrario a lo esperado, la ocurrencia de distintas especies de *Yucca* en simpatría y la sincronía en su floración no disminuyeron la fecundidad de *Y. filifera*.

Conclusión general

Este estudio proporciona evidencia empírica sobre cómo la distribución geográfica y la coexistencia de especies de *Yucca* afectan distintos componentes del mutualismo con sus polinizadores obligados. La diferencia en el tamaño de los frutos entre localidades simpátricas y alopátricas sugiere una modulación de la inversión reproductiva en relación con los atributos de la comunidad, posiblemente como respuesta al costo derivado de la oviposición de *Tegeticula*. Aunque el número de semillas por fruto se mantiene constante, la presencia de constricciones que varían entre localidades, así como de parasitoides introduce complejidad adicional en el sistema.

Los resultados apoyan la idea de que el mutualismo *Yucca-Tegeticula*, lejos de ser una relación estática, está sujeta a mecanismos de regulación ecológica y evolutiva que varían espacialmente. La coexistencia de especies de *Yucca* puede alterar la dinámica del mutualismo al modificar el comportamiento de oviposición de las polillas o al favorecer la aparición de enemigos naturales como los parasitoides, afectando así la fecundidad y la viabilidad de las semillas.

En general este trabajo destaca la importancia del contexto ecológico en la estabilidad y evolución del mutualismo entre *Yucca* y sus polillas. Las interacciones entre múltiples especies, los mecanismos de control por parte de las plantas, y la participación de parasitoides como un tercer nivel trófico deben considerarse al estudiar los costos y beneficios de estas interacciones altamente especializadas.

Bibliografía

- Addicott, J. F. (1986). Variation in the costs and benefits of mutualism: the interaction between yuccas and yucca moths. *Oecologia*, 70(4), 486-494.
- Addicott, J. F. (1998). Regulation of mutualism between yuccas and yucca moths: population level processes. *Oikos*, 81(1), 119-129.
- Addicott, J. F. & Bao, T. (1999). Limiting the costs of mutualism: multiple modes of interaction between yuccas and yucca moths. *Proceedings Of The Royal Society B Biological Sciences*, 266(1415), 197-202.
- Álamo-Herrera, C. R., Arteaga, M. C., & Bello-Bedoy, R. (2024). Diversidad genética y variación fenotípica en una avispa parasitoide involucrada en la interacción entre yucas y sus polillas polinizadoras. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 95, e955461.
- Althoff, D. M. (2008). A test of host-associated differentiation across the 'parasite continuum' in the tri-trophic interaction among yuccas, bogus yucca moths, and parasitoids. *Molecular Ecology*, 17, 3917-3927.
- Althoff, D. M., Segraves, K. A. & Pellmyr, O. (2005). Community context of an obligate mutualism: pollinator and florivore effects on *Yucca filamentosa*. *Ecology*, 86(4), 905-913.
- Althoff, D. M., Segraves, K. A., Smith, C. I., Mack, J. L. & Pellmyr, O. (2012). Geographic isolation trumps coevolution as a driver of yucca and yucca moth diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(3), 898-906.
- Althoff, D. M., Xiao, W., Sumoski, S. & Segraves, K. A. (2013). Florivore impacts on plant reproductive success and pollinator mortality in an obligate pollination mutualism. *Oecologia*, 173(4), 1345-1354.
- Althoff, D. M., Fox, K. A. & Frieden, T. (2014). The role of ecological availability and host plant characteristics in determining host use by the bogus yucca moth *Prodoxus decipiens*. *Ecological Entomology*, 39(5), 620-626.
- Althoff, D. M. (2016). Specialization in the yucca-yucca moth obligate pollination mutualism: A role for antagonism? *American Journal of Botany*, 103(10), 1803-1809.
- Bronstein, J. L. (1991). The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*, 61(2), 175-186.

- Bronstein, J. L. & Ziv, Y. (1997). Costs of two non-mutualistic species in a yucca/yucca moth mutualism. *Oecologia*, 112(3), 379-385.
- Caballero-Villalpando, A. (2021). Modelación del nicho ecológico de *Yucca* (Asparagaceae, Agavoideae) para evaluar categorías de riesgo. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Crabb, B. A., & Pellmyr, O. (2006). Impact of the third trophic level in an obligate mutualism: do yucca plants benefit from parasitoids of yucca moths? *International Journal of Plant Sciences*, 167, 119-124.
- Csotonyi, J. T. & Addicott, J. F. (2001). Competition between mutualists: the role of differential flower abscission in yuccas. *Oikos*, 94(3), 557-565.
- Cole, W. S., James, A. S. & Smith, C. I. (2017). First recorded observations of pollination and oviposition behavior in *Tegeticula antithetica* (Lepidoptera: Prodoxidae) suggest a functional basis for coevolution with Joshua Tree (*Yucca*) Hosts. *Annals Of The Entomological Society Of America*, 110(4), 390-397.
- Davis, D. R. (1967). A revision of the moths of the subfamily *Prodoxinae* (Lepidoptera: Incurvariidae). *Bulletin Of The United States National Museum*, 255, 1-170.
- Darwell, C. T., Segraves, K. A. & Althoff, D. M. (2017). The role of abiotic and biotic factors in determining coexistence of multiple pollinators in the yucca-yucca moth mutualism. *Ecography*, 40(4), 511-520.
- De la Rosa-Conroy, L., Arteaga, M. C., Bullock, S. H., Eguiarte, L. E. & Bello-Bedoy, R. (2019). Population variation in the intensity of fruit infestation and pre-dispersal seed predation in *Yucca schidigera* (Asparagaceae) by its obligate pollinator. *Plant Ecology*, 220(7-8), 711-720.
- Fleming, T. H. & Holland, J. N. (1998). The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia*, 114(3), 368-375.
- Force, D. C., & Thompson, M. L. (1984). Parasitoids of the immature stages of several southwestern yucca moths. *The Southwestern Naturalist*, 29, 45-56.
- Gaston, K. J. (1991). The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, 5(3), 283-296.

- Godsoe, W., Yoder, J. B., Smith, C. I. & Pellmyr, O. (2008). Coevolution and divergence in the Joshua tree/yucca moth mutualism. *The American Naturalist*, 171(6), 816-823.
- Han, Y. J., Baskin, J. M., Tan, D. Y., Baskin, C. C. & Wu, M. Y. (2018). Effects of predispersal insect seed predation on the early life history stages of a rare cold sand-desert legume. *Scientific Reports*, 8(1), 3240.
- Holland, J. N. & DeAngelis, D. L. (2002). Ecological and evolutionary conditions for fruit abortion to regulate pollinating seed-eaters and increase plant reproduction. *Theoretical Population Biology*, 61(3), 251-263.
- Huth, C. J. & Pellmyr, O. (1997). Non-random fruit retention in *Yucca filamentosa*: consequences for an obligate mutualism. *Oikos*, 78(3), 576-584.
- Huth, C. J. & Pellmyr, O. (2000). Pollen-mediated selective abortion in yuccas and its consequences for the plant-pollinator mutualism. *Ecology*, 81(4), 1100-1107.
- Janzen, D. H. (1979). How to be a fig. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 10(1), 13-51.
- Kato, M., Takimura, A. & Kawakita, A. (2003). An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 100(9), 5264-5267.
- Kawakita, A. & Kato, M. (2006). Assessment of the diversity and species specificity of the mutualistic association between *Epicephala* moths and *Glochidion* trees. *Molecular Ecology*, 15(12), 3567-3581.
- Katz, D. S. W. (2016). The effects of invertebrate herbivores on plant population growth: a meta-regression analysis. *Oecologia*, 182(1), 43-53.
- Keeley, J. E., Keeley, S. C., Swift, C. C. & Lee, J. (1984). Seed predation due to the yucca-moth symbiosis. *The American Midland Naturalist*, 112(1), 187-191.
- Koptur, S. (1998). Effect of seed damage on germination in the common vetch (*Vicia sativa* L.). *The American Midland Naturalist*, 140(2), 393-396.
- Leebens-Mack, J., Pellmyr, O. & Brock, M. (1998). Host specificity and the genetic structure of two yucca moth species in a yucca hybrid zone. *Evolution*, 52(5), 1376-1382.
- Leimu, R. & Lehtilä, K. (2006). Effects of two types of herbivores on the population dynamics of a perennial herb. *Basic And Applied Ecology*, 7(3), 224-235.

- Lenz, L. (2007). Reassessment of *Yucca brevifolia* and recognition of *Y. jaegeriana* as a distinct species. *Aliso*, 24(1), 97-104.
- Marr, D. L. & Pellmyr, O. (2003). Effect of pollinator-inflicted ovule damage on floral abscission in the yucca-yucca moth mutualism: the role of mechanical and chemical factors. *Oecologia*, 136(2), 236-243.
- Matuda, E. & Piña, I. (1979). Las plantas mexicanas del género *Yucca*. Miscelanea. Estado de México. Gobierno del Estado de México.
- Mendoza, A. J. G. (2011). Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán: Agavaceae.
- Moore, J. C. & R. Pannell. (2011). Sexual selection in plants. *Current biology*, 21(5): 176-182.
- Nunes, C. E. P., Maruyama, P. K., Azevedo-Silva, M. & Sazima, M. (2018). Parasitoids turn herbivores into mutualists in a nursery system involving active pollination. *Current Biology*, 28(6), 980-986.
- Pellmyr, O. & Huth, C. J. (1994). Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature*, 372(6503), 257-260.
- Pellmyr, O. & Leebens-Mack, J. (1999). Forty million years of mutualism: evidence for eocene origin of the yucca-yucca moth association. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 96(16), 9178-9183.
- Pellmyr, O. (1999). Systematic revision of the yucca moths in the *Tegeticula yuccasella* complex (Lepidoptera: *Prodoxidae*) north of Mexico. *Systematic Entomology*, 24(3), 243-271.
- Pellmyr, O. (2003). Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals Of The Missouri Botanical Garden*, 90(1), 35-55.
- Pellmyr, O. & Segraves, K. A. (2003). Pollinator divergence within an obligate mutualism: two yucca moth species (Lepidoptera; *Prodoxidae*; *Tegeticula*) on the Joshua tree (*Yucca brevifolia*; Agavaceae). *Annals Of The Entomological Society Of America*, 96(6), 716-722.
- Powell, J. A. (1992). Interrelationships of yuccas and yucca moths. *Trends In Ecology & Evolution*, 7(1), 10-15.
- Riley, C. V. (1872). The fertilization of the yucca plant by *Pronuba yuccasella*. *Canadian Entomologist*, 4, 182.

- Riley, C. V. (1892). The yucca moth and yucca pollination. *Missouri Botanical Garden Annual Report*, 1892, 99-158.
- Rowlands, P. G. (1978). The vegetation dynamics of the Joshua tree (*Yucca brevifolia* Engelm.) in the southwestern United States of America. PhD diss. University of California, Riverside.
- Shapiro, J. M. & Addicott, J. F. (2003). Regulation of moth-yucca mutualisms: mortality of eggs in oviposition-induced 'damage zones'. *Ecology Letters*, 6(5), 440-447.
- Smith, C. I., Drummond, C. S., Godsoe, W., Yoder, J. B. & Pellmyr, O. (2009). Host specificity and reproductive success of yucca moths (*Tegeticula* spp. Lepidoptera: *Prodoxidae*) mirror patterns of gene flow between host plant varieties of the Joshua tree (*Yucca brevifolia*: Agavaceae). *Molecular Ecology*, 18(24), 5218-5229.
- Svensson, G. P., Raguso, R. A., Flatz, R. & Smith, C. I. (2016). Floral scent of Joshua trees (*Yucca brevifolia* sensu lato): divergence in scent profiles between species but breakdown of signal integrity in a narrow hybrid zone. *American Journal Of Botany*, 103(10), 1793-1802.
- Thiede, J. (2020). *Yucca* Agavaceae. En: Egli, U., Nyffeler, R. (eds.) Monocotiledóneas. Manual Ilustrado de Plantas Suculentas. *Springer*, 363-421.
- Trejo-Arteaga, O. (2022). Variación en atributos florales y abscisión de flores y frutos de *Yucca filifera* Chabaud (Asparagaceae) en localidades simpátricas y alopátricas del centro de México. Tesis de maestría. Laboratorio de Conservación Biológica, Área Académica de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Udovic, D. & Aker, C. (1981). Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. *Oecologia*, 49(2), 245-248.
- Vilhelmsen, L., Isidoro, N., Romani, R., Basibuyuk, H. H., & Quicke, D. L. J. (2001). Host location and oviposition in a basal group of parasitic wasps: the subgenual organ, ovipositor apparatus and associated structures in the Orussidae (Hymenoptera, Insecta). *Zoomorphology*, 121(2), 63-84.
- Villavicencio, M. Á. & Pérez-Escandón, B. E. (1995). Tipos de fruto de *Yucca filifera* y formas asociadas de *Tegeticula yuccasella* (Lepidoptera). *Botanical Sciences*, 57, 121-123.
- Yoder, J. B., Smith, C. I., Rowley, D. J., Flatz, R., Godsoe, W., Drummond, C. & Pellmyr, O. (2013). Effects of gene flow on phenotype matching between two varieties of Joshua tree

(*Yucca brevifolia*; Agavaceae) and their pollinators. *Journal Of Evolutionary Biology*, 26(6), 1220-1233.

Ziv, Y. & Bronstein, J. L. (1996). Infertile seeds of *Yucca schottii*: a beneficial role for the plant in the yucca-yucca moth mutualism? *Evolutionary Ecology*, 10(1), 63-76.