



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

***CULTIVO DE INSECTOS DEPRADADORES DE
PROPAGULOS DE ARBOLES TROPICALES EN
LOS TUXTLAS, VERACRUZ***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

OSCAR ANDRADE LARA

AGRADECIMIENTOS.

Este trabajo se realizó gracias al apoyo, cariño y sacrificio de muchos familiares y compañeros míos, para todos ellos mi más sincero agradecimiento:

A mis padres: Rebeca y Antonio por sus atenciones y alicientes desde el inicio de la carrera.

A mis hermanos: Juan, Jorge, Hugo, Rebeca, Norma, Cristela, José Luis, Virinia y Rocio por su comprensión y apoyo.

Al Dr. Rodolfo Dirzo M. por sus sugerencias y dirección del tema de tesis así como por el apoyo que en diversos aspectos me brindo.

A los revisores: Dr. Miguel Angel Morón Ríos, M. en C. Irene Pisanty Baruch, Biol. Juan Nuñez Farfán, Biol. César Domínguez, quienes con sus comentarios y sugerencias hicieron posible terminar la tesis.

Al Dr. Daniel Janzen quien me sugirió el tema de tesis.

Al Biol. Guillermo Ibarra y al Sr. Santiago Sinaca por su invaluable ayuda en la colecta y determinación de las plantas.

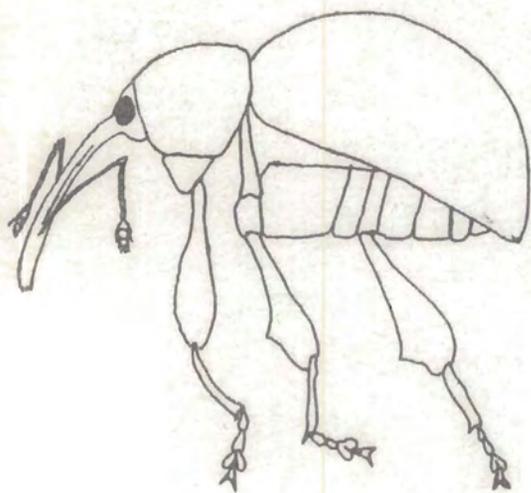
Al Dr. Charles O'Brien por su valiosa colaboración en la determinación de los insectos, así como al Dr. Miguel Angel Morón, Sr. Adolfo Ibarra y Biol. Enrique Ramírez quienes también colaboraron en la determinación de algunos grupos de insectos.

A la Biol. Marisela Illescas, a la Biol. Lucila Neyra y al M. en C. Alberto Ken Oyama por su ayuda y comprensión para resolver muchas dudas.

Al Biol. Rafael Palomeque y Consuelo Cárdenas por su solidaria compañía.

A Coco por su paciencia.

A todo el personal de la Estación de Los Tuxtlas, que de una o de otra manera hicieron posible la realización de este trabajo.



INDICE

	pag
AGRADECIMIENTOS.....	I
INDICE.....	1
RESUMEN.....	2
INTRODUCCION.....	3
ANTECEDENTES.....	5
I) Interacciones planta-animal.....	5
II) Importancia de las interacciones planta-animal.....	7
III) Depredación de semillas.....	8
IV) Metabolitos secundarios de las semillas.....	13
V) La depredación de semillas. Presión de Selección.....	16
VI) Depredación Pre y Postdispersión.....	17
MATERIALES Y METODOS.....	19
I) Descripción de la zona de Estudio.....	19
II) Metodología.....	23
RESULTADOS.....	27
I) Notas de las interacciones.....	27
II) Patrones.....	100
III) Discusión y Conclusiones.....	117
BIBLIOGRAFIA.....	123
ANEXO I. (Contenido de láminas).....	131
ANEXO II. (Lista de insectos determinados).....	133
ANEXO III. (Listado de especies de plantas).....	136

RESUMEN.

1). En este trabajo se investigó la interacción entre las semillas de 100 especies y los insectos que las parasitan. Esta muestra de plantas se encuentra repartida en 38 familias de Angiospermas (ca. del 50 % del total de la flora leñosa) de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", en el estado de Veracruz. Se describe la historia natural de la interacción para 70 especies y se ilustran las semillas dañadas (y sin daño) de cada una de estas especies.

2). Se cultivaron en el laboratorio los insectos relacionados con las semillas de 84 especies que presentaron daño; de las cuales sólo a 78 se logró cultivar el adulto.

3). Los insectos obtenidos en los cultivos pertenecen a los Ordenes: a) Coleoptera (familias Bruchidae, Cerambycidae, Curculionidae, Buprestidae, Scarabaeidae, Scolytidae, Brentidae, Anthribidae, Staphylinidae entre otras); b) Diptera (familias: Drosophilidae, Stratiomyidae, Syrphidae entre otras); c) Hymenoptera (Eurytomidae entre otras); y d) Lepidoptera (Lycaenidae, y algunos microlepidopteros de familia aún por determinar). Aunque el trabajo de identificación aún está en proceso, al momento se han encontrado ya, seis especies nuevas para la ciencia.

4). Los insectos de la familia Curculionidae (Coleoptera) están presentes en 34 especies de plantas (18 familias), siendo este grupo el más numeroso y con la mayor gama de familias atacadas. El 85.29 % de los insectos logrados de esta familia se relacionan específicamente con su presa..

5). Un número importante de plantas (50 especies) se relacionan con una sola especie de insecto; 17 con dos, seis con tres, cuatro con cuatro insectos y una especie se relaciona con cinco de insectos depredadores a la vez. Este patrón difiere de lo que se esperaría si la distribución fuese aleatoria y sugiere, en principio, un alto grado de especialismo en esta interacción.

6). En 51.19 % de las especies colectadas el daño ocurre a nivel predisposición, mientras que en 28.57 % el ataque sucede en postdispersión; en el 20.24 % restante las especies son dañadas en pre y en postdispersión. Se sugiere que existe una preferencia de los insectos por el ataque en predisposición.

INTRODUCCION.

Un enorme cúmulo de literatura señala que las interacciones de las plantas con animales tienen una gran influencia sobre la evolución de las características reproductivas y vegetativas de las mismas; esto es evidente, en particular, en el caso de las angiospermas (Breedlove & Ehrlich, 1962; 1972; Ehrlich & Raven, 1967; Janzen, 1971; Regal, 1977). Sin embargo, no es sino hasta recientemente que en los estudios de la dinámica de poblaciones de plantas se enfoca el papel proximal que juegan esas interacciones (Harper, 1977; Crawley, 1983), y se reconoce el potencial de los animales fitófagos, por ejemplo, para afectar algunos aspectos de la evolución de las plantas (véase p. ej. Harper, 1984). Las interacciones entre plantas y animales incluyen, entre otras, herbivorismo y depredación de semillas (que constituyen ambos, casos particulares de depredación (Krebs, 1985)), polinización (Janzen, 1979a; 1979b; Jordano, 1983; Bawa, 1980; Louda, 1982) y dispersión (Vander Pijl, 1969; Smythe, 1970; Mc Key, 1975).

De estas interacciones, las de tipo mutualista, como la polinización y dispersión, han sido motivo de estudio de naturalistas desde hace mucho tiempo (por ejemplo, Carlos Darwin, 1859). Sin embargo, la literatura reciente demuestra que interacciones como la herbivoría y la depredación de las semillas están estructuradas por características ecológicas y evolutivas que pueden ser tan complejas como en el caso del mutualismo (Crawley, 1985; Dirzo, 1985). Un punto de partida fundamental en este campo, la depredación de las semillas, es el estudio y la documentación de la historia natural básica subyacente al sistema.

La historia natural, por definición, contribuye a la descripción de la naturaleza para su conocimiento básico. (Hartubia, J. 1980). Las ventajas del enfoque dado por la h.n. pueden atestigüarse, sin duda, con las enormes contribuciones de naturalistas como Darwin en el siglo pasado (ver *El Origen de las Especies*, 1865) y como Daniel Janzen en la actualidad (ver Janzen, 1979c).

El presente trabajo se inscribe en un proyecto general de investigación para conocer patrones generales de herbivoría en una comunidad de selva alta perennifolia, particularizándolo en este caso, a la interacción insectos depredadores y semillas. Este proyecto, bajo la dirección del Dr. Rodolfo Dirzo M., se viene realizando desde 1980, en el Departamento de Ecología del Instituto de Biología de la UNAM durante los primeros años y más recientemente en el Centro de Ecología de la UNAM. Además éste trabajo se suscribe en el Plan General de Investigación de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", que esta dirigido

a recabar de manera sistemática, información tanto del ambiente físico como del ambiente biótico de la Selva Alta Perennifolia. En particular, en este trabajo se intenta cubrir el aspecto del inventario de la entomofauna asociada a las semillas.

OBJETIVOS.

Los objetivos para el presente trabajo son:

- I. Conocer la historia natural de la interacción insecto-planta a nivel de propágulo (fruto o semilla) de un número de especies de plantas representativas de la flora de Los Tuxtlas, Veracruz. Bajo este rubro, se pretende:
 - a). Describir el espectro de depredadores que pueda tener una "presa" dada (i.e. semilla) y complementariamente, el espectro de recursos que consume un depredador de semillas dado (i.e. insecto). En esencia, esto constituye la base para la elaboración de un catálogo de interacciones entre semillas y sus depredadores para el mayor número de especies de angiospermas leñosas trófica ("quién come a quién y quién es comido por quién") al nivel de propágulo-insecto.
 - b). Reconocer, en cada una de las interacciones propágulo depredador, el fenómeno de depredación pre y postdispersión.
- II. Realizar un inventario faunístico de los insectos asociados propágulos.
- III. Buscar y describir la posible presencia de patrones, de la forma en que se estructura la interacción insecto-propágulo en los Tuxtlas.
- IV. Como corolario, contribuir al conocimiento básico de la ecología de las interacciones planta-animal en sistemas tropicales y sentar las bases para estudios subsecuentes más específicos.

ANTECEDENTES.

A).- Interacciones Planta-Animal.

Las comunidades naturales constituyen un grupo de especies ensambladas por una serie de procesos diversos y complejos. Dichas comunidades están sometidas a un proceso de interacción entre esas especies de muy distintas formas, como puede ser por ejemplo, la competencia por alimento entre animales o el sombreado entre las plantas demandantes de luz (Begon & Mortimer, 1981) y que ocurren en el mismo o en diferentes niveles tróficos. En la interacción entre dos especies, una de ellas puede incrementar o reducir la adecuación de la otra o puede no tener efecto sobre ella. Un ejemplo muy claro de una interacción en la que una especie aumenta su adecuación a costa de otra es la relación depredador-presa; en ella, el depredador es afectado positivamente y la presa es afectada negativamente. Sin embargo, no todas las interacciones redundan en perjuicio o beneficio de los participantes. El comensalismo es una interacción entre dos o más especies en el que las condiciones para la existencia de una es mantenida por otra, pero en el que no está asociada una reducción de la adecuación para la segunda especie (Krebs, 1985). El saprofitismo entre hongos y plantas superiores podría entrar en esta categoría ya que no se afecta la adecuación de la planta (Begon & Mortimer, 1981).

El mutualismo es una interacción en la que ambos participantes resultan beneficiados; por ejemplo, la especie Acacia cornigera (cornezuelo) presenta unas espinas huecas y anchas que comunican con el tallo y/o tronco del árbol; una de las especies de hormigas que visitan esta planta, pequeña y agresiva (Pseudomyrmex ferruginea), recorre en forma apreciable el árbol en el cual vive, alimentándose del néctar producido en la base de las hojas de la acacia y son capaces de desarrollar así todo su ciclo de vida sin abandonar el árbol. En contraparte, las hormigas atacan cualquier insecto que intente comer las hojas del cornezuelo, además de cortar las raíces de plantas que tengan contacto con la planta (Janzen, 1966; 1969a; 1974). Otros casos de relaciones de beneficio mutuo de las especies es el de la polinización de plantas por diversos agentes (insectos, aves, mamíferos) (Bawa, 1980; Bullock & Bawa, 1983; Janzen, 1976a; Wiebes, 1979; Janzen et al. 1976), o dispersión de propágulos por animales (De Steven, 1982; Jordano, 1983 Smythe, 1970).

La depredación es una interacción en la que existe una especie consumidora y otra especie presa y generalmente no existe beneficio para la presa; la relación se da en varios niveles o categorías:

a).- Los verdaderos depredadores son aquellos que consumen otros animales para sostenerse y consecuentemente lograr su sobrevivencia y reproducción, y en general la presa resulta

muerta.

b).- Los parasitoides son insectos, que durante su etapa adulta son de vida libre y en los primeros estadios, huevecillos, larva y pupa, se desarrollan sobre o dentro de su presa (que puede ser otro insecto) a la cual fundamentalmente matan. En este caso la depredación queda restringida a una etapa de la vida del insecto.

c).- Los parásitos, organismos generalmente animales, que se alimentan de plantas o animales y que viven obligatoriamente una cerrada relación con su huésped, una gran proporción de su vida.

d).- Los herbívoros son animales que se alimentan de plantas, y en la mayoría de los casos éstas no mueren por la acción de consumir el tejido vegetal. Sin embargo, algunos herbívoros actúan como verdaderos depredadores al consumir totalmente a su huésped, como en el caso de los consumidores de semillas; o bien cuando el consumo es parcial, pero el daño es letal. Ejemplo de esto incluye herbívoros que consumen solamente meristemos (Begon & Mortimer, 1981).

En términos de su comportamiento algunos insectos que se alimentan de semillas (por ejemplo: brúquidos, curculionidos y cerambicidos) actúan como un depredador verdadero (Janzen, 1971a). Estos organismos se mueven a través de su hábitat buscando y matando las semillas individualmente, depositando sus huevecillos sobre o cerca de ella, pero por otro lado, las larvas de estos insectos funcionan como parasitoides, término utilizado ampliamente en la literatura sobre control biológico. En este caso la larva mata, usualmente, sólo una presa individual lentamente y no la abandona. Desde el punto de vista de la ecología de árboles conviene hablar de depredadores de semillas (Janzen, 1975a), aunque en la literatura agronómica usualmente se hace referencia a las larvas de estos insectos como parasitoides (Price, 1977; Romme *et al.*, 1986).

Por su parte, Price (1977) reconoce cinco categorías en los insectos que se relacionan con alguna presa: depredadores, herbívoros no parásitos, parásitos en plantas, parásitos en animales y saprófagos.

Jermy (1984) en forma más general reconoce que los insectos son fitófagos si la larva, o la larva y el adulto, se alimentan sobre el tejido de la planta, excluyendo al néctar y al polen.

En este sentido, es oportuno señalar que no sólo el follaje y las semillas de las plantas son utilizados por los organismos que se conciben como depredadores y/o herbívoros, tanto el tronco, raíces, flores, hojas semillas y yemas son utilizadas como recurso alimenticio, además de que los herbívoros se relacionan con la planta en distintos estados de madurez: plántula, juvenil y adulto (Harper, 1977).

II).- Importancia de los insectos en las interacciones planta-animal (Herbivoría).

La mayoría de los estudios dedicados a la herbivoría se ha concentrado en el análisis del follaje de árboles juveniles y adultos, excepción hecha de ciertas investigaciones sobre patrones y niveles de daño en semillas (ver Janzen 1981a; 1981b) y de otras investigaciones de tipo agronómico que han constatado, de igual manera, la importancia que tienen los insectos en sus relaciones con las plantas de interés comercial, cuando se alimentan de tronco, hojas, frutos, etc. (Romme *et al.*, 1986). La mayoría de los estudios realizados a la fecha, aunque en general a nivel de follaje, señalan a los insectos como los principales fitófagos de sistemas naturales (ver Crawley, 1983).

En el caso particular de Los Tuxtlas, y reconociendo la importancia que tiene la herbivoría, se emprendió la búsqueda de algún patrón que pudiera existir entre animales fitófagos y plantas tropicales (Dirzo, 1984). Se reconoció que para 56 especies de plantas de dicha localidad, los insectos folívoros participan con el porcentaje de consumo más alto, 96.5%, sobre otro tipo de consumidor: mamíferos, patógenos y otros agentes no identificados (Dirzo *op cit.*). En las plántulas se encontró que en seis especies de Los Tuxtlas, existen diversos tipos de daño en las hojas de los individuos, reconociéndose que todos los casos eran diferentes y para cada tipo de daño el herbívoro responsable resultó ser un insecto. Además en las plántulas dañadas se observaron diversas intensidades de daño que pudieran estar relacionados con la historia de vida y/o el estatus sucesional de la plántula (de la Cruz & Dirzo, 1987).

Al parecer los insectos constituyen no sólo en Los Tuxtlas, sino en otras comunidades tropicales también, el principal agente herbívoro en este tipo de sistemas (vease Dirzo, 1984; Janzen, 1981; Johnston, 1981), aunque son pocos los casos en que se ha investigado los patrones de herbivorismo en sistemas tropicales.

Louda (1982; 1983), demostró que la remoción de insectos que se alimentan de flores o semillas de plantas de dos especies del género Haplopappus (Asteraceae) incrementa el número de semillas viables y maduras, la densidad y el número de plantas jóvenes reclutadas después de un año. La aplicación de insecticidas durante la floración y el desarrollo de frutos maduros redujo la pérdida de semillas del 94% a 41%. Este estudio demuestra que el papel que desempeñan los insectos sobre la distribución y abundancia de algunas plantas puede ser crucial.

En otro estudio similar Breedlove & Ehrlich (1972) mostraron que la exclusión o reducción del número de insectos que se alimentan de flores o semillas, incrementan el número de semillas viables y maduras de varias especies de Lupinus.

La interacción entre herbívoros y plántulas, tiene una importancia considerable en el reclutamiento de nuevos individuos

juveniles a la población y en la regeneración de una comunidad (de la Cruz & Dirzo, 1987). La actividad de los insectos sobre la vegetación puede influir en el curso de la sucesión (Brown, 1985), e incluso se ha considerado que los insectos constituyen una enorme fuerza selectiva para el mantenimiento de la diversidad de las plantas (Breedlove & Ehrlich, 1968). En contraparte, la dinámica de la vegetación influye sobre las estrategias del ciclo de vida de un insecto herbívoro debido a las características del habitat donde se desenvuelve, a su complejidad y a la disponibilidad y diversidad del recurso (Brown, 1985).

III).-Depredación de semillas.

Las semillas son un posible objeto de depredación y juegan además, un papel importante en la biología de las plantas; su producción tiene mucho que ver en el reemplazo de los individuos que mueren en una población, en el incremento local del tamaño de la población, en la colonización de nuevas áreas distantes de la población parental, via dispersión, y en la exhibición de variación genética (Harper, 1977).

Si bien las plántulas y los adultos tienen un papel sumamente importante en la población, la depredación sobre las semillas puede ser letal, y en determinado momento de gran importancia, por el papel que juegan en los aspectos anotados arriba (Harper, 1977).

Ya se mencionó que el tamaño de la población depende de la producción de semillas y del flujo dentro de la población. Este flujo lo podemos resumir en tres fases: i) maduración de las semillas todavía como parte del árbol progenitor; ii) traslado de las semillas desde su progenitor hasta el área donde caen (dispersión) y iii) movilización en el banco de semillas (reservorio de propágulos). Es claro pensar que cada una de las etapas enunciadas arriba se ve afectada por diferentes factores y en cada una de las "fases", el destino de la semilla no está asegurado hasta la formación de la plántula. Existe evidencia de que para algunas especies, la muerte es un destino inmediato de muchas de sus semillas (Augspurger, 1980; 1981; Louda, 1982; 1983), y que el principal agente de mortalidad en estas fases es la depredación (ver Córdova, 1985). Además de la depredación, existen otros riesgos para la sobrevivencia de la semilla y estos consisten en la posibilidad de infección por microorganismos, ya que al emerger el adulto, éste fabrica un orificio de salida dejando expuesta a la semilla. En algunas especies, si las semillas que no han sido parasitadas no germinan antes de que éste emerge de ellas como adulto, ya no podrán hacerlo, puesto que para completar su desarrollo y hacer orificio de salida, el insecto habrá consumido casi la mitad del material de reserva y frecuentemente el embrión. De esta manera se establece una carrera entre el desarrollo del insecto y la germinación de la

semilla para la utilización de las reservas alimenticias de la propia semilla (Córdova, 1985).

Algunas veces el daño producido en las semillas no la elimina. Ocasionalmente el insecto sólo come parte de los cotiledones, cuando la larva se desarrolla dentro de la semilla, y esto puede ocurrir porque el insecto es relativamente pequeño, o porque muere antes de completar su desarrollo (Lamprey, et. al 1974, citado por Janzen, 1970); un escolitido de tamaño muy reducido, en las semillas de Euterpe sp. en Puerto Rico (Janzen, 1972; 1980); otro ejemplo similar ocurre con Nectandra ambigens, de los Tuxtlas Veracruz, cuyas semillas son invadidas por un escolitido de tamaño muy reducido, y las semillas llegan a germinar a pesar del daño ocasionado en los cotiledones (obs. pers.). El 50% de las plántulas de N. ambigens en los Tuxtlas, provienen de semillas parasitadas (Córdova, 1985). Aunque no se puede asegurar que el daño producido en esta especie sea mínimo, en cuanto a la pérdida de reservas alimenticias, puede afectar sobre la capacidad de germinación y otros componentes de la adecuación de las plantulas como el reducir la capacidad para soportar condiciones de stress del medio ambiente físico y reducir su capacidad para soportar la herbivoría. Dicho debilitamiento ha sido observado en algunas especies, por ejemplo en Mucuna andreana (Janzen, 1976b).

La semilla con su embrión y reservas alimenticias, constituye teóricamente un "bocado apetecible" y muy conveniente para muchos posibles consumidores. Sin embargo la presencia de aminoácidos no proteicos y otros componentes tóxicos (metabolitos secundarios) en el endospermo de semillas de leguminosas y otras familias, inducen a pensar lo contrario (Bell, 1972; Janzen, 1978a; Rosenthal, 1981; citados por Jermy, 1984).

En teoría dichos compuestos han evolucionado principalmente hacia la protección de las semillas contra el ataque de los herbívoros, incluyendo los insectos. Janzen (1977a), afirma que la larva de Callosobruchus maculatus fracasa para penetrar la cubierta de la semilla por lo duro y lo tóxico de ésta. La especificidad en la oviposición de las hembras de la familia Bruchidae, está restringida por la conveniencia de las semillas de leguminosas para el desarrollo de las larvas. Así, el ataque de los bruquidos (oviposición), está determinado primariamente por la pared y/o por la calidad de la testa (envoltura), y sólo secundariamente por los componentes específicos del endospermo (Jermy & Szentesi, 1978).

Sin embargo, grupos enteros de animales (géneros y familias) han evolucionado con dietas especializadas en las que las semillas conforman la parte principal de ellas (Wilson, 1983). Un ejemplo es el presentado por Herrera (1985), en el que menciona que muchas plantas producen frutos maduros que tienen una amplia variedad de componentes secundarios (venenos, inhibidores de la digestión, etc.) en la pulpa. Estas sustancias probablemente defienden al fruto de el ataque de

frugívoros que no dispersan las semillas (microorganismos, insectos y vertebrados que dañan a la semilla), y quizás filtran a algunos los componentes secundarios. Estos tóxicos de la fruta son frecuentes en muchos tipos de plantas y son comidos por aves frugívoras (Rowan, 1967; Kear, 1968; Herrera, 1982, citados por Herrera, 1985).

Un trabajo pionero y ya clásico sobre la interacción entre semillas y sus depredadores (Janzen, 1969b) reporta que las semillas del 65% de las especies muestreadas sufren depredación por insectos, principalmente brúquidos (aunque participan otras familias en una proporción importante: Curculionidae y Cerambycidae). De éstas especies, el 73% pierde entre el 40 y el 100% de su cosecha de semillas. En los Tuxtlas, Veracruz, tal cosa no se sabe, pero es de pensarse que si bien no con la misma intensidad o proporción, los insectos han de constituir el agente productor del daño más importante, incluso por arriba de mamíferos, aves u otro tipo de agente sobre las semillas.

Diversos autores han encontrado porcentajes de depredación de semillas desde el 7 al 100%, en varias especies, por diversos agentes (insectos y roedores principalmente) (ver tabla 1).

Estos trabajos, aunque no lo demuestran, sugieren que la excesiva depredación puede eliminar las semillas en una población determinada de plantas, pues a los porcentajes de depredación observada habrá que sumar otros factores (como puede ser la remoción por vertebrados y traslado a lugares no apropiados para la germinación) que disminuyan aún más el número de semillas viables (Dirzo, 1987b). Por ello es posible pensar que pueden existir consecuencias sobre la demografía de las plantas.

En otro trabajo realizado en la Isla Barro Colorado de Panamá, al evaluar la hipótesis de escape a la depredación (Janzen, 1970) en *Virola surinamensis* el porcentaje de depredación por insectos (semillas muertas) fue disminuyendo conforme la distancia al árbol progenitor aumentó (Howe, et.al., 1985).

Aunque el número de semillas que sobreviven a la depredación son suficientes para producir la densidad de plantas adultas observadas, un cambio en el número de semillas que escapan podría modificar las densidades de adultos, la eficiencia en la dispersión e incluso, la eficiencia en la colonización de nuevos hábitats a largo plazo (Brown, 1985).

De esta forma, la interacción depredador-semillas puede constituir en sí misma, una fuerte presión de selección (Janzen, 1969b; 1975; 1976b; 1978b; Silvertown, 1980; Heithaus, et.al. 1982; Wilson, 1983; Piñero & Sarukhán, 1982; Boucher, 1981). Probablemente el verdadero impacto de un nivel determinado de defoliación o de depredación de semillas esta escondido en los costos de producción, movilización y recambio de metabolitos secundarios en la planta (Janzen, 1981b) y procesos de producción

Tabla I. Especies de plantas depredadas por diversos agentes, mostrando los niveles de depredación de las semillas.

Espece	%	depredador	Autor
<u>Sheelea rostrata</u>	90.6 %	brúquidos y roedores	Janzen, 1971c
<u>Dioclea megacarpa</u>	0-100%	brúquidos	Janzen, 1971b
" "	7-42 %	roedores	"
<u>Nectandra ambigens</u>	31.2 %	curculionidos	Córdova, 1985
" "	95 %	escolitido	"
<u>Welffia georgii</u>	7-80 %	vertebrados	Van der Meer, 1977
<u>Bahuinia ungulata</u>	24 %	brúquido	Heithaus, 1982
<u>Pentaclethra macroloba</u>	3.4 %	insectos	Harsthorn, 1972
" "	4.9 %	ardillas	"
<u>Astrocaryum mexicanum</u>	90 %	roedores	Sarukhán, 1980
<u>Pithecelobium saman</u>	40-90%	brúquidos	Janzen, 1969b
<u>Virola surinamensis</u>	64 %	insectos	Howe, et.al. 1985
" "	28.6 %	mamíferos	"

y mantenimiento de maquinarias detoxificadoras en el animal (Freeland y Janzen, 1974, citado por Dirzo, 1987b). Por otro lado cualquier observación de depredación postdispersión esta destinada a un sesgo debido a remoción por vertebrados (aves y roedores) y el problema es más complicado aun, porque es probable que algunas de las semillas removidas por roedores son depositadas (almacenadas) intactas en otro sitio Dirzo y Dominguez, 1986; Dirzo, 1987b; Illescas, 1987).

Janzen (1980), reconoce que en 100 especies de plantas que usualmente tienen depredadores de semillas, 59 son comidas por una sola especie de insecto, 25 por dos, 11 por 3, 4 por 4 y 1 especie por cinco insectos; además el 75% de los insectos cultivados (110 especies en total) son específicos a una particular especie de planta. Aunque la mayoría de las especies no tienen un insecto atacante (existen 975 especies de plantas en la Provincia Guanacaste de Costa Rica, de las cuales 875 no presentan insectos depredadores de la semilla), las que sí se relacionan con insectos son altamente específicos a su presa.

De acuerdo a la amplitud y composición de su dieta, los insectos consumidores de tejido vegetal pueden ser clasificados en: i) monofagos, si se alimentan de un solo tipo de presa; ii) oligofagos, de pocos tipos de presa relacionados y iii) polifagos, si se alimentan de muchos tipos de presa. Se ha hecho la distinción entre organismos especialistas (monofagos y oligofagos) y organismos generalistas (polifagos) (Begon & Mortimer, 1981).

Muchas especies de depredadores (herbivoros) son altamente específicos al alimento que consumen. Los pandas gigantes, por ejemplo, son especialistas sobre las ramas de bambú que comen (Begon, Harper & Townsend, 1986). Entre los insectos existen especialismos y en algunos casos se ha logrado cuantificar la preferencia de su alimento (vease por ejemplo Harton, 1964, citado por Begon, *et.al.* 1986).

Janzen (1981b), reconoce que 83 especies de insectos son específicos a las semillas de una especie particular, y en los casos en que se relacionan con dos o más plantas, estas están muy relacionadas (ver Janzen, 1980a)

Existen varios componentes a considerar para contestar el porque de la especificidad. La competencia por el alimento entre los insectos podría ser una causa que contribuya a la especialización, de tal forma que los especialistas sean los favorecidos debido a que maximizan la eficiencia en seleccionar a su presa (Janzen, 1975a). Sin embargo, las características químicas, morfológicas y de comportamiento (por ejemplo la fenología) de la presa quizá sean las causas más obvias del especialismo (Janzen, 1980a).

IV).- Metabolitos secundarios en las plantas.

Las poblaciones de plantas están sujetas al ataque de patógenos y herbívoros en todos los estados de su ciclo de vida. Las plagas constituyen un fuerte problema en las plantas cultivadas y aún en las silvestres. El ataque de estos diversos agentes puede, en casos extremos de herbivoría, traer consigo la desaparición local de una planta. Aún siendo atacada mínimamente la pérdida de tejido trae como consecuencia la reducción de la actividad fotosintética o de recursos de reserva (Dirzo, 1984). Esto puede provocar, a su vez, una pérdida en la habilidad competitiva y mayor vulnerabilidad al ataque de otros agentes de mortalidad, como pueden ser enfermedades o infecciones (Levin, 1976).

Sin embargo, las plantas no constituyen una fuente "inagotable" de alimentos para los herbívoros, en particular a los insectos, y el enorme potencial destructivo de éstos es una buena razón para creer que la sobrevivencia de las plantas con respecto a esta presión de consumo, es debido a una estrategia defensiva (Feeny, 1975).

La defensa contra los herbívoros y patógenos podría llevarse por diversos mecanismos: i) modificaciones morfológicas, ii) emigración y iii) modificaciones bioquímicas (Harborne, 1977), y iv) ajustes fenológicos. (Smythe, 1970). Las modificaciones morfológicas, al parecer producidas en respuesta al ataque de los herbívoros, incluye el armado de las más atractivas y accesibles partes de la planta con espinas, púas, picos, aguijones y pelos urticantes (Harborne, 1977) o la presencia de ductos de resina (Levin, 1976), así como de la textura y composición de la superficie de la planta (Johnson, 1975; Levin, 1973).

La emigración, vía semillas, constituye otra alternativa de las plantas para evitar el ataque por depredadores si la plaga es muy localizada (Harborne, 1973); aunque las semillas no siempre escapan de esa forma a la depredación.

La tercera alternativa, la modificación bioquímica de la planta, va desde la ausencia de los nutrientes requeridos por la plaga (House, 1961), la presencia de sustancias hormonales que afecten el desarrollo de los insectos (Williams, C.M. 1970, citado por Levin, 1976), modificaciones en la presión osmótica y el pH de los líquidos de la planta, o la acumulación de productos secundarios diversos, como son alcaloides, terpenos, compuestos fenólicos, cianogénicos, aminoácidos no proteicos, etc. (Levin, 1976).

Los ajustes fenológicos incluyen modificaciones en el periodo en que el tejido vegetal está disponible, de tal forma que la disponibilidad no coincida con el pico de abundancia del fitófago. Un ejemplo clásico es el ajuste fenológico de las hojas de encino (Quercus rubus) para evitar la defoliación por orugas de la polilla Operopthera brumata (Feeny, 1970).

La presencia de estructuras y mecanismos bioquímicos pueden ser interpretada de muy diversas formas. Por ejemplo, algunas plantas leñosas tropicales en las selvas del SE de México, liberan sustancias urticantes al tacto de animales herbívoros y una interpretación obvia que pudiera surgir, sería la de que esas sustancias urticantes están ahí para proteger a la planta contra el forrajeo de un herbívoro particular; sin embargo, otra interpretación alternativa sería que esas sustancias se originan por la presión de selección ejercida por otro herbívoro (quizá ya extinto), y más aún que esa capacidad urticante sea consecuencia de otros procesos metabólicos que no tienen que ver con la defensa de la planta (Dirzo, 1985). Una gran cantidad de plantas, si no es que todo el reino vegetal, posee un gran número de metabolitos, algunos participan en los procesos primarios del metabolismo (fotosíntesis, respiración, etc.) y otros procesos que en su mayoría no son conocidos pero a los que se les asigna cierto papel adaptativo que tiene que ver con la defensa, en algunos casos (Dirzo, 1985), y con la resistencia al ataque por herbívoros y patógenos en otros (Levin, 1976).

El mecanismo de defensa de las plantas contra el ataque a depredadores más significativo, es el formado por un "armamento" químico. La efectiva y algunas veces drástica reducción en la alimentación por insectos de algunas plantas, que podría deberse a una alteración de los componentes químicos de una hoja, por ejemplo, o de cualquier tejido vegetal, es una razón para creer lo anterior (Feeny, 1975). Sin embargo, la interpretación correcta de un atributo supuestamente defensivo en general es difícil y debe sustentarse en evidencias convincentes (Dirzo, com. pers.).

Si bien las semillas son aparentemente un paquete de alimento por su alto contenido de carbohidratos, proteínas y nitrógeno, constituyen, y quizá más dramáticamente que otros tejidos vegetales, un paquete de sustancias tóxicas (Janzen, 1969b). Por ejemplo las semillas de Mucuna andreana (Leguminosae), contienen una extraordinaria cantidad de L-DOPA (L-dihidroxifenilalanina), un aminoácido no proteico muy conocido por sus efectos tóxicos sobre mamíferos (Janzen, 1975a).

Otra leguminosa, Dioclea megacarpa, tiene alrededor del 13% de su peso seco de L-canavanina, que constituye una barrera química efectiva contra la depredación de las semillas, aunque un coleóptero de la familia Bruchidae (Caryedes brasiliensis) ha desarrollado un mecanismo bioquímico excepcional para degradar la L-canavanina, detoxificándola y utilizándola para su propio metabolismo (Rosenthal, Daltman, & Janzen, 1978).

En algunas especies, como Heteromeles arbustifolia, un arbusto de chaparral, la defensa química actúa manteniendo grandes concentraciones de taninos y glicósidos cianogénicos en la pulpa de sus frutos inmaduros. En la madurez, la concentración de estos compuestos declina rápidamente y los glicósidos se concentran en las semillas (Dement & Mooney, 1974 citados por

Crawley, 1983).

Greig-Smith y Wilson (1985) mostraron que existe una tendencia de algunas aves (Pyrrhula pyrrhula), de alimentarse de las semillas del fresno (Fraxinus excelsior), incrementando su preferencia cuando aumenta la concentración de grasas y reduciéndola al aumentar el contenido de fenoles. Sin embargo, existen casos en los que los metabolitos secundarios llegan a ser utilizados como nutrientes por algunos herbívoros (Bernays & Woodhead, 1982).

Es común por lo tanto, que muchos insectos pueden desarrollar rápidamente la capacidad para lidiar con muchos químicos "defensivos" y estar expuestos a la selección por resistencia a la toxina; los insectos han demostrado lo anterior en forma significativa, pues su capacidad para adaptarse a un enorme rango de compuestos "extraños", los insecticidas, en pocas generaciones lo confirma. (Futuyma, 1983).

Sin embargo, hay que hacer notar que el grado de aceptabilidad relativa del tejido de la planta, seguramente está determinado por otros atributos intrínsecos a la planta, que además pueden ser o no atributos adaptativos per-se (Dirzo, 1985).

El estado nutricional de la planta destaca como un atributo de este tipo, pues cierto es que una planta es mucho más que su química tóxica. El contenido de agua y el contenido de nitrógeno en forma general, determinan la calidad de una planta como dieta, pues se ha observado que a mayor contenido de aguaes mayor la eficiencia de asimilación y crecimiento del insecto (Scriber, 1977; Mc. Neil & Southwood, 1978; Mattson, 1980; citados por Dirzo, 1985).

Además, algunas características extrínsecas a la planta determinan que para el herbívoro. ésta sea algo más que su química, estas características extrínsecas podrían ser los depredadores y parásitos de los herbívoros. Realmente existe evidencia muy escasa que en forma inequívoca demuestre que muchos metabolitos tienen un papel defensivo; esto hace cuestionable, en la mayoría de los casos, el argumento de evolución recíproca o coevolución entre un herbívoro y la planta consumida con metabolitos secundarios, bajo el argumento defensivo de dichos compuestos (Dirzo, 1983; 1985).

A la luz de lo mencionado anteriormente, resulta recomendable manejar el concepto de coevolución, en la interfase depredador-semillas, con ciertas precauciones y en todo caso dilucidar si los metabolitos secundarios, presentes por ejemplo en las semillas, son de valor adaptativo o simplemente atributos sin ningún valor adaptativo (ver Dirzo, 1985).

V) La depredación de semillas, presión de Selección.

La depredación de semillas es muy intensa en los trópicos y un hecho que pueda dar idea de su magnitud es la rapidez con que germinan la mayoría de las especies de la vegetación primaria (Moreno, 1976; Sarukhán, 1980).

La presión de selección ejercida por la depredación de semillas parece haber sido la causa de la modificación de varios parámetros en el ciclo de vida de Hymenaea courbaril (Leguminosae). La población continental en Costa Rica, está sujeta a la depredación de sus semillas por la larva de un curculiónido (Rhinocheus sp.) que no se encuentra en la población insular de Puerto Rico. En contraste con la población insular, H. courbaril en Costa Rica, presenta vainas más duras intervalos de fructificación más largos y mayores cosechas (Janzen, 1975b). Asimismo, Janzen (1971c) dice que el comportamiento reproductivo de Sheelea rostrata podría verse afectado por la depredación de semillas retardando la edad de la primera reproducción e incrementando el dioicismo de la población. Es decir, la diferencia entre algunos parámetros, como el número promedio de semillas, el tamaño de la cosecha, el tamaño de las semillas, los periodos de fructificación de las especies que son atacadas por insectos y las que no lo son, y el peso de las semillas entre cosechas, podrían interpretarse como una respuesta evolutiva a la depredación (Janzen, 1977b; 1978b).

Harstshorn (1972, citado por Cordova, 1979), argumenta que Pentaclethra macroloba (Leguminosae) presenta un porcentaje bajo de depredación de semillas debido a la presencia de compuestos secundarios. Si consideramos el argumento de que la actividad de un animal, en este caso un depredador de semillas, origina la evolución de un mecanismo de respuesta defensiva de la planta, éste (el depredador) podría producir por su cuenta un mecanismo de respuesta subsecuente, contradefensa, que pondría al animal en condición de explotar a la planta nuevamente. De esta forma se crearía una situación en la que la respuesta del animal surge como consecuencia de la respuesta de la planta, es decir, recíprocamente. Bajo este razonamiento, podría interpretarse que los bajos niveles de depredación en P. macroloba representan una etapa intermedia en el proceso coevolutivo con su (s) depredador(es) (Dirzo, 1983; Janzen, 1980a; Rosenthal & Janzen, 1983). Según lo anterior los compuestos presentes en las plantas fueron "elaboradas" en "respuesta" al ataque de insectos, sin embargo, es necesario esclarecer que la observación proximal (ecológica) de una interacción específica, que para el caso ocurre entre depredadores insectos y semillas, no necesariamente implica una justificación de una interpretación coevolutiva (Janzen, 1980a; Dirzo, 1984; citados por Oyama, 1984).

Feeny (1976) menciona que algunos de los insectos asociados a plantas evolucionaron métodos de tolerancia a los nuevos compuestos químicos y lograron mantenerse asociados a ellos, pero en realidad son escasos los eventos de coevolución entre un

depredador de semillas y las plantas (Janzen, 1980a).

Smith (1970), al hacer algunas observaciones sobre el comportamiento alimenticio de ardillas (Tamiasciurus sp.) en coníferas, descubrió cierta actitud discriminadora en su alimentación, indicando con esto, que en el proceso de maximización en la eficiencia de alimentación, las ardillas actúan como agentes selectivos sobre diversas características de la reproducción de las plantas. Además señala que la acción de un depredador de semillas, podría tener una marcada influencia sobre la evolución de las características reproductivas de las plantas. Una variación en el patrón de reproducción puede considerarse como una respuesta o mecanismo de defensa. Un depredador que se alimenta de dos "presas", podría influir en la evolución de mecanismos de defensa en esas especies "presa", esto es en la variación de sus patrones reproductivos (Smith, 1980).

Como se argumentó anteriormente, la presencia generalizada de los metabolitos secundarios en las plantas ha originado que muchos ecólogos y evolucionistas les asignen un papel defensivo y consecuentemente se ha difundido una concepción de ellos como atributos de valor adaptativo. Aunque esto en algunos casos está plenamente justificado, en muchos otros es necesario plantear interpretaciones alternativas a la presencia de esos compuestos (Dirzo, 1985).

VI). Depredación pre y postdispersión.

A diferencia de las plántulas y los árboles maduros, el daño que sufren las semillas es más intenso, en el sentido de que la semilla puede sufrir daño antes y después de ser dispersada, y con frecuencia el consumo es total. A pesar de que antes y después de ser dispersada, la semilla presenta diferencias químicas y morfológicas, pueden existir depredadores que se alimenten de esa semilla con sus distintas características o tener un distinto depredador antes y después de ser dispersadas (Dirzo, 1984).

La depredación pre y postdispersión, son fenómenos frecuentes en las poblaciones naturales (Heithaus, Stashko & Anderson, 1982; Brown, 1985; Bullock & Bawa, 1983; Smythe, 1970; De Steven, 1983; Jordano, 1983). El registro de estos eventos resulta complicado, detectar y cuantificar el daño a las semillas a varios metros de altura con un método no destructivo, presenta serios problemas técnicos y puede ser muy laborioso. Igualmente, si los frutos maduros han caído, se descomponen fácilmente, son atacados por hongos y microorganismos de inmediato, además de que pueden ser removidos con gran rapidez por dispersores y/o depredadores; sin embargo es posible mediante métodos adecuados cuantificar la invasión y el ataque en pre y postdispersión y observar, por ejemplo, que el insecto sólo come parte de los cotiledones, cuando la larva se desarrolla dentro de la semilla o muere antes de completar su desarrollo (Lamprey, et. al. 1974, citado por Janzen, 1970); un escolitido de tamaño muy

reducido, que se alimenta de las semillas de Euterpe sp. en Puerto Rico (Janzen, 1972; 1980a) ejemplifica lo anterior.

Existen diversos efectos de la depredación de semillas, tanto si ocurre en predispersión como en postdispersión. El efecto más obvio e inmediato de la depredación predispersión es la reducción de la cosecha de semillas de la planta invadida (Dirzo & Domínguez, 1986), aunque también hay un efecto en la eficiencia de la dispersión, pues las preferencias de los depredadores de alimentarse de semillas grandes o pequeñas (por ejemplo) pueden producir consecuencias en el establecimiento subsecuente y la dinámica de las plántulas (Illescas, 1987).

Otros efectos de tipo cuantitativo tienen que ver con la reducción del número de visitas de los agentes dispersores, así como la alteración del tamaño óptimo de cosecha y en la sombra de semillas (Dirzo & Domínguez, 1986).

La depredación predispersión afecta también a la depredación postdispersión, pues la actividad de un depredador postdispersión está determinada por la cantidad de frutos disponibles después de haber sido dispersados, que a su vez es resultado de la intensidad de la depredación antes de la dispersión. Los efectos de la depredación postdispersión se ven reflejados en la intensa mortalidad de las semillas y plántulas en las cercanías del árbol padre que disminuye conforme se aleja de él, argumento central en la "Hipótesis de Escape" propuesta por Janzen (1970) y Conell (1971). Por lo anterior, resulta indudable que el reconocimiento del daño ocasionado en las semillas en pre o postdispersión es de una importancia considerable en los estudios de depredación de semillas.

Estos antecedentes sirven como marco de referencia conceptual para el presente estudio en que para una comunidad neotropical se intenta detectar la historia natural básica de la interacción insecto depredador-propágulo, que permita investigar en una etapa subsecuente problemas como los reseñados arriba.

MATERIALES Y METODOS.

I. Descripción de la Zona de Estudio.

A) Localización Geográfica.

El presente trabajo se desarrolló en una comunidad de Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández, X., 1963), ubicada en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" dependiente del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La estación comprende un área cercana a 700 hectáreas y se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México al SE del estado de Veracruz, en la región denominada como Sierra de Los Tuxtlas (mapa en la figura 1) (95° 04' y 95° 09' de longitud oeste y 18° 34' y 18° 36' de latitud norte) (Lot-Helgueras, 1976). La estación se ubica aproximadamente sobre el km. 35 de una carretera de terracería que va del poblado de Catemaco al de Montepio, este último perteneciente al Municipio de San Andrés Tuxtla, al igual que la estación.

B) Geología y Suelos.

Esta reserva biológica se localiza en las estribaciones de la Sierra de los Tuxtlas y actualmente no existen trabajos específicos que hayan estudiado la geología de la estación. Sin embargo existen algunos antecedentes para la región de los Tuxtlas en general.

Rios Macbeth (1952, citado por Ibarra, 1985), menciona que el macizo de San Andrés Tuxtla está considerado como un Alto Estructural de Diorita, con extrusiones más recientes, andesíticas y basálticas, cubiertas casi totalmente por depósitos piroclásticos y derrames de lavas, en los cuales aparecen esporádicamente ventanas de sedimentos marinos del Terciario. El material geológico subyacente de edad más antigua que aflora en la zona, pertenece a la formación "Depósito La Laja", del Oligoceno, constituida esencialmente de arcillas tobáceas y arenisca, de grano medio a grueso y con alto porcentaje de material volcánico (Rios MacBeth, op. cit.). Andrieu (1964, citado por Ibarra, 1985), al comentar sobre la historia geológica de la Sierra, afirma que ésta es conocida de manera general y concluye que estuvo compuesta originalmente por andesitas y de forma más reciente, por derrames basálticos y tobas del Pleistoceno.

Si bien la Estación carece de estudios edáficos detallados, basándonos en los trabajos preliminares que al respecto hacen Sousa (1968), Flores (1971) y Rico (1972), puede decirse que las características del suelo son de color moreno rojizos, con pH

LOCALIZACIÓN DEL ÁREA NATURAL DE LA ESTACIÓN DE BIOLÓGICA TROPICAL.

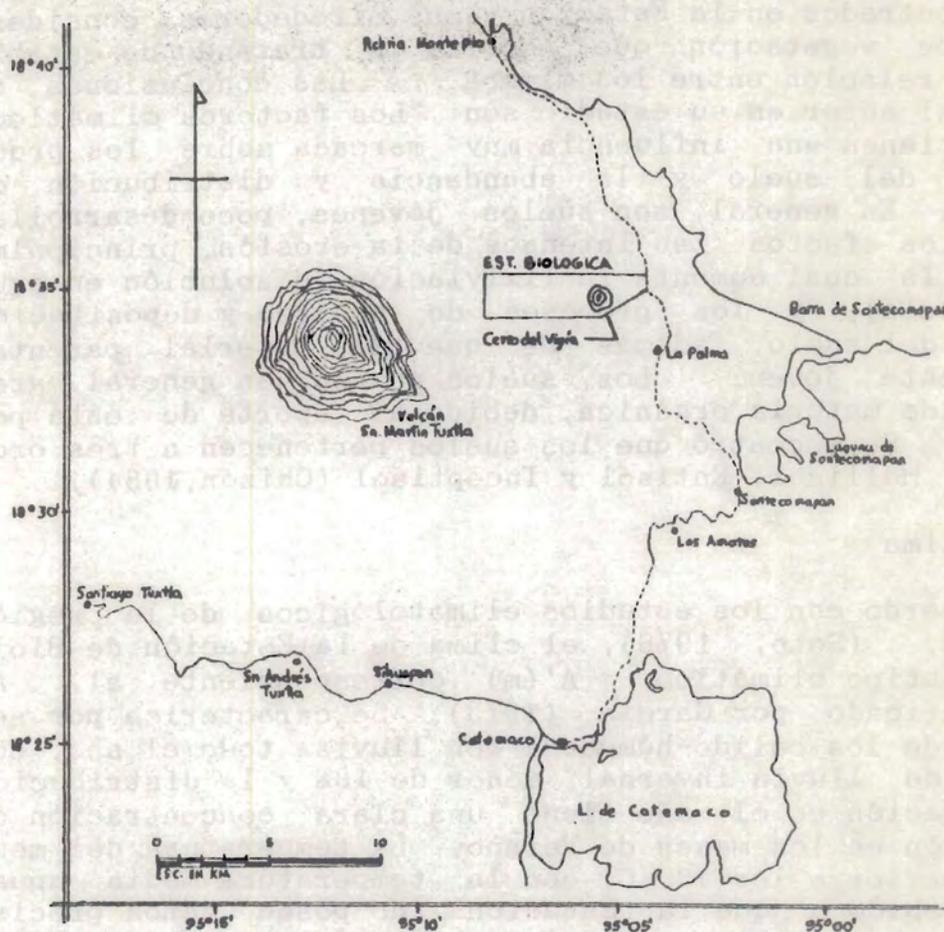


Figura 1. Localización geográfica de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". (Tomado de Ibara Manríquez y Sinaca, 1987).

ácido (6 a 6.5), cantidades variables de nitrógeno, fósforo, calcio, potasio y materia orgánica, menos abundantes en la cima de la principal elevación de la estación, el cerro "El Vigía", y que son abundantes en las partes bajas de dicho cerro.

Un intento de ofrecer un conocimiento más detallado es el trabajo de Chizón (1984), en el que caracteriza los tipos de suelos encontrados en la Estación y sus alrededores, considerando el tipo de vegetación que soporta y tratando de establecer además, la relación entre los mismos. Las conclusiones a las que llega el autor en su estudio son: "Los factores climáticos de ésta zona tienen una influencia muy marcada sobre los procesos evolutivos del suelo y la abundancia y distribución de la vegetación. En general, son suelos jóvenes, poco desarrollados, debido a los efectos tan intensos de la erosión, principalmente la lluvia, la cual aumenta la lixiviación (disolución en agua de una sustancia), y los procesos de acarreo y depositación de materiales del suelo, además de que el material parental es geológicamente joven. Los suelos poseen, en general, grandes cantidades de materia orgánica, debido al aporte de ésta por la vegetación. Se encontró que los suelos pertenecen a tres ordenes diferentes: Mollisol, Entisol y Inceptisol (Chizón, 1984).

C) Clima

De acuerdo con los estudios climatológicos de la región de Los Tuxtlas, (Soto, 1976), el clima de la Estación de Biología tiene el subtipo climático A'(m) correspondiente al Af de Köepen modificado por García (1973). Se caracteriza por ser el más húmedo de los cálido-húmedos, con lluvias todo el año, con un porcentaje de lluvia invernal menor de 18% y la distribución de la precipitación en el año tiene una clara concentración de la precipitación en los meses de Verano. La temperatura del mes más frío es superior a los 18 C, con la temperatura media anual de 22 C. Debido a que la Estación no posee datos precisos y completos sobre clima, se toman los datos de la Estación Meteorológica más cercana (Coyame). Lot-Helgueras (1976), menciona que las condiciones de Coyame prevalecen en toda la vertiente de la Sierra expuesta a los vientos húmedos del Golfo, de manera que la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas por estar en la región probablemente tiene el subtipo climático Af(m). Ibarra (1985), con datos más actualizados de precipitación y temperatura de la Estación deduce el tipo de clima, el cual es Af(m)w n (1')g, que se caracteriza por tener la precipitación del mes más seco mayor de 60 mm, concentrándose principalmente durante los meses de Verano, existiendo una canícula o sequía intraestival en la mitad caliente y lluviosa del año. La precipitación promedio anual es de 4725.2 mm para la Estación de los Tuxtlas. La temperatura media anual es de 24.3 C; la máxima de 32.18 C y la mínima de 16.4 C. El mes más caliente del año se presenta antes del solsticio de verano (Junio). Los "nortes" (vientos del norte, que traen gran cantidad de lluvia), evidentes en esta zona, resultan del desplazamiento de masas de aire continental hacia el Golfo de

México, producen bajas temperaturas de Diciembre a Febrero y suman aproximadamente el 15% de la precipitación anual (Sarukhán, 1978).

D) Vegetación.

En las 700 hectáreas que comprende la Estación de Biología, predomina un sólo tipo de vegetación, que corresponde al de Selva Alta Perennifolia de la clasificación de Miranda y Hernández X. (1963). No obstante, en la Estación se detectan algunas variantes de este tipo de vegetación, en particular un selva perennifolia de menor altura localizada hacia la cima del cerro "El Vigía", y la exuberante selva alta que crece sobre derrames de lava (pedregal) en la parte Oeste de la Reserva (R. Dirzo, com. pers.). Pennington y Sarukhán (1968) y Rzedowsky (1978), dan descripciones generales de este tipo de vegetación. Sousa (1968) y Sarukhán (1968) (citados por Martínez Ramos, 1980), dan algunas consideraciones particulares de la Selva Alta Perennifolia encontrada sobre las laderas del bloque montañoso del macizo volcánico de los Tuxtlas.

La vegetación en la Estación insinúa la presencia de tres estratos arbóreos, aunque su delimitación no es tajante: un estrato superior, de 20 a 35 m., en el que se encuentran especies como Nectandra ambigens (Lauraceae), Poulsenia armata (Moraceae), Omphalea oleifera (Euphorbiaceae), Dussia mexicana (Leguminosae), Brosimum alicastrum (Moraceae), Pithecellobium arboreum (Leguminosae) y Cordia megalantha (Boraginaeae).

En el intervalo de altura de 10 a 20 m, se encuentran: Pseudolmedia oxyphyllaria (Moraceae), Quararibea funebris (Bombacaceae), Croton schiedeanus (Euphorbiaceae), Stemmadenia donnel-smithii (Apocynaceae).

Un estrato inferior de aproximadamente 10 m, está caracterizado por la abundancia de Astrocaryum mexicanum (Palmae), Faramea occidentalis y Psychotria faxluscens (Rubiaceae) y Trophis mexicana (Moraceae).

Esparcidos en sitios donde hubo perturbaciones naturales o humanas en la comunidad, se pueden encontrar árboles de especies secundarias: Cecropia obtusifolia (Moraceae), Heliocarpus donnel-smithii y H. appendiculatus (Tiliaceae), Trema micrantha (Ulmaceae), Ochroma pyramidale (Bombacaceae) y Piper amalago (Piperaceae).

También se encuentran arbustos de especies secundarias tales como Piper auritum, Piper hispidum, P. sanctum (Piperaceae), Acalypha skutchii (Euphorbiaceae), Urera caracasana y Myriocarpa longipes (Urticaceae) (Martínez-Ramos, 1980), así como algunas hierbas heliófilas tales como Heliconia uxpanapensis (Musaceae) y Xanthosoma (Araceae). En la selva, en esta zona el piso forestal físicamente está cubierto por plantas entre la que destacan

varios miembros de la familia Araceae y por carpetas densas de plántulas de varias especies arbóreas, entre ellas Nectandra ambigens (Lauraceae) (Dirzo, 1987).

II. Metodología.

Dados los objetivos de este trabajo, las especies fueron seleccionadas, con base en los siguientes criterios:

a) Abundancia de semillas. El cultivo de insectos requiere una gran cantidad de semillas, por lo tanto es necesaria una gran disponibilidad durante la época de fructificación de la especie en cuestión.

b) Tamaño. En general se usaron especies con semillas medianas o grandes (0.3 cm a 7.5 cm) ya que en las muy pequeñas, es difícil observar insectos alimentándose de ellas; además en semillas inferiores a 0.2 mm de diámetro, es imposible observarlas en forma individual, una vez que han sido dispersadas. Una excepción a este caso fue el de las semillas de Ficus spp. (Moraceae), ya que en estas especies todas las semillas se encuentran agrupadas en el sicono, donde es fácilmente observable la interacción con los insectos. Aunque el tamaño de las semillas colectadas puede sesgar la muestra, de tal forma que se excluyen del estudio a gran parte de las especies pioneras presentes en Los Tuxtlas, no se pretenden hacer comparaciones entre distintas historias de vida.

c) Forma de Vida. En general se utilizaron especies arbóreas, aunque se hicieron observaciones en algunas palmas y bejucos por ser elementos importantes de la selva alta perennifolia (por ejemplo Chamaedorea tepejilote, Astrocaryum mexicanum, Abuta panamensis, etc.). No se consideró como un criterio de selección a priori la historia de vida de las planta, esto es, si eran nómadas, pioneras o tolerantes (cf. Martínez-Ramos, 1985). Se colectaron las semillas sin importar qué historia de vida tenían, aunque por los criterios b) y c), una gran proporción de las especies estudiadas fueron nómadas y tolerantes.

Colecta de semillas. Las semillas colectadas fueron obtenidas de árboles que crecían en lugares poco o nada perturbados, esto es, se desecharon las especies que se desarrollaron a orillas de caminos grandes (p. ej. el camino a Laguna Escondida o la terracería al poblado de Montepio), a orillas de campos de cultivo, o aquellos árboles que crecían en forma aislada, en cultivos o potreros. Se realizaron observaciones en el campo en busca de evidencia de daño en las semillas en estado pre y postdispersión. Dichas evidencias consisten en la presencia de daño sobre el fruto o semilla y/o la presencia del insecto en alguno de sus estadios en el interior del fruto o semilla. Una vez observadas las evidencias se procedió a colectar las semillas. También se colectaron aquellas

semillas que no mostraron evidencias de daño, pues en algunas ocasiones éste es imperceptible.

Las semillas se colectaron antes y después de ser dispersadas. Las semillas no dispersadas fueron colectadas del árbol progenitor directamente, en tanto que las semillas dispersadas, fueron obtenidas de alrededor y bajo el árbol progenitor; aunque algunos autores consideran que las semillas colectadas bajo el árbol progenitor no han sido dispersadas, de acuerdo a el síndrome de dispersión que presenten (Janzen, 1980a; Domínguez, com. pers.), aquí se les considera a todas las semillas que ya han sido separadas del árbol progenitor por diversos mecanismos: viento, animales, etc., como frutos o semillas dispersadas.

Dada la dificultad, en algunos casos, de colectar las semillas en la etapa de predispersión debido a la altura del árbol, se colectaban los propágulos que caían en esos momentos del árbol madre (i.e. sin que se dispersaran o permanecieran por algún tiempo en el suelo, en la base del árbol). En los casos en los que fue posible o necesario, se colectó material destinado a ejemplar de herbario de referencia, para su posterior identificación o corroboración.

No se evaluó el porcentaje de semillas parasitadas en cada una de las fases, pues en muchos casos implicaba abrir el fruto para comprobar si se encontraba parasitado y ello conlleva la muerte casi segura de la larva. A excepción de las frutas donde una marca sobre el pericarpio indicaba que la semilla se encontraba invadida, en la mayoría no es posible saberlo si no es abriéndolo.

Una vez colectadas las semillas, se colocaron en bolsas de plástico para ser llevadas a un laboratorio de condiciones 'ambiente' (es decir, sin aire acondicionado o mecanismos de extracción de aire), en donde se separaron en semillas pre y postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico de boca ancha cubiertos por una malla fina; esto se hizo con el propósito de: i) permitir el crecimiento de los insectos en condiciones relativamente cercanas a las ambientales; ii) prevenir contaminaciones de patógenos, parasitoides y otros depredadores; iii) impedir que los insectos desarrollados escaparan, y iv) observar el comportamiento del animal. Las semillas de la mayoría de las especies fueron sometidas a diferentes condiciones en los recipientes:

a) frutos no dispersados, con todo y rama, simulando su permanencia en el árbol, con el fin de conocer si el insecto se alimenta del fruto, de la semilla, o de ambos; el desarrollo de algunos insectos se ve alterado si el fruto cae al suelo anticipadamente y la simulación trata de evitar alteraciones en los insectos.

b) frutos predispersión pero separados de la rama con la idea de que como pasa con algunos insectos, la separación

temprana de los frutos favorece el desarrollo de los insectos, además de identificar la preferencia del insecto: fruto, semilla o ambos.

c) Semillas predispersión separadas del resto del fruto, con tierra y hojarasca húmeda. Tratando de evitar la presencia de pulpa, arilo, y estructuras diferentes a la semilla en el fruto, que favorecen la entrada de patógenos, que en muchos casos aceleran la muerte tanto de la semilla como del insecto.

d) Frutos dispersados, colocados en recipientes que contenían tierra, hojarasca o algodón húmedo.

e) Semillas separadas del fruto ya dispersado, en condiciones iguales a d).

f) Semillas separadas del fruto en harina de maíz y trigo.

La separación de semillas dentro del fruto y fuera de él, (incisos d), y e)) fue con el fin de conocer si los insectos que emergieron se desarrollan alimentándose de la semilla (i.e., depredadores) o de otras partes de el fruto (arilo, pulpa, etc..) (i.e., no depredadores de semillas). Hay que agregar que no todas las plantas colectadas fueron sometidas a las mismas condiciones, pues conforme se requería se cambiaban las condiciones.

Algunos insectos durante su desarrollo abandonan la semilla, sin llegar al estado adulto, exponiéndose a morir rápidamente; los recipientes con harina de maíz y trigo posibilitan que terminen su desarrollo hasta el estado adulto.

No se estableció un tamaño de muestra determinado para cada tratamiento, pues el propósito fundamental era obtener el adulto que se alimenta de las semillas; además no siempre existían cantidades suficientes de frutos que permitieran evaluar numericamente el fenómeno de la depredación de semillas.

En algunos casos se observaron insectos adultos alimentándose de las semillas en el campo, antes de ser colectadas; estos se depositaron en frascos de vidrio y fueron fijados en alcohol al 60%. Las larvas observadas, se mantuvieron con las semillas esperando su desarrollo hasta el estado adulto.

Dado que muchos insectos requieren condiciones específicas de humedad, temperatura, etc., los medios utilizados en este estudio no necesariamente fueron los óptimos para algunas especies. Cuando esto era previsible o evidente y si el árbol materno se prestaba, los frutos fueron embolsados "in situ". Para algunas especies, se hicieron ajustes metodológicos específicos a lo largo del estudio. Estos se describen en los resultados.

En todos los casos, una vez emergidos los adultos, se dejaron en los recipientes durante un tiempo adicional para el endurecimiento de los élitros (en el caso de coleópteros), o el despliegue de las alas (en el caso de lepidópteros, himenópteros y dípteros). Después se fijaron y montaron y una vez etiquetados se depositaron en la Colección Entomológica de la Estación para

su posterior identificación.

En las etiquetas se anotó: la fecha de emergencia, altura sobre el nivel del mar donde se colectó la semilla de donde procede el insecto y un número clave asociado a cada especie de planta. Por ejemplo, el número 11.A de la colección lograda indica la especie 11, Sapindus saponaria, y la letra A define a la especie o morfoespecie de insecto. Evidentemente, la presencia de otras letras (B, C, etc.) en el mismo número indica las diferentes (morfo) especies de insectos desarrollados en esa planta.

Posteriormente, se realizaron dibujos de la semilla sana y de la semilla dañada, así como del principal insecto asociado, incluyendo una descripción del comportamiento del insecto y su interacción con el propágulo, así como las características de la semilla y el daño para cada una de las 100 especies de plantas utilizadas.

Las semillas, así como los ejemplares de herbario, fueron determinados casi en su totalidad por Guillermo Ibarra M. y Santiago Sinaca C., ambos técnicos y colectores botánicos de la Estación Los Tuxtlas durante el tiempo de este estudio. En pocos casos (23%), no se logró una determinación hasta especie (por ejemplo Ficus sp.), así como de algunas especies que sólo se tiene anotado la familia a la que pertenecen (por ejemplo los ejemplares de la familia Bignoniaceae), debido a que se conoce poco de dichos géneros y familias en Veracruz. Estas determinaciones están aún en proceso.

La determinación de insectos ha sido un proceso mucho más complejo debido a i) la ausencia de especialistas en los grupos obtenidos; ii) la poca o nula disponibilidad de literatura y iii) lo complejo y poco conocidos que son algunos grupos. No obstante algunos organismos han sido determinados a nivel de especies y todos han sido por lo menos definidos y codificados como morfoespecies.

Las determinaciones logradas hasta ahora, a diferentes niveles, se deben a la ayuda de: Vicente Hernández de la Colección Entomológica del Instituto de Biología de la UNAM; Miguel Angel Morón, del Instituto de Ecología A.C.; a R.A. Terrón de UAM-X; Adolfo Ibarra, encargado de la colección entomológica en la Estación de Biología Tropical durante el tiempo de este estudio y a Charles W. O'Brian de la Florida Agricultural and Mechanical University. Algunos grupos de insectos se encuentran al momento en proceso de identificación por especialistas.

Por las razones expuestas, la presente tesis se enfoca a los resultados obtenidos hasta ahora, y tiene un énfasis fitocéntrico. En publicaciones subsecuentes se reportará la información más entomológica, en particular en lo referente a la catalogación de especies y otros aspectos taxonómicos.

RESULTADOS.

I. Notas sobre la historia natural de las semillas y la interacción con sus depredadores.

En seguida se describen, por orden alfabético de las especies de planta investigadas, algunas características sobresalientes de la historia natural y su relación con la depredación por insectos. Las notas sobre historia natural son precedidas por el nombre técnico de cada especie, su autor, el número del ejemplar de referencia indicando si hay duplicados (D) y en el caso de que no haya ejemplar de referencia, se anota el nombre del autor y el número de ejemplar consultado seguido de la familia de planta y el nombre común local. Los datos de fenología para cada una de las especies son tomadas de: Ibarra, (1985); Carabias, datos no publicados; y observaciones personales.

Abuta panamensis (Standl.) Kruk. & Barn. (78-OAL; D)
 MENISPERMACEAE. "Costilla de Vaca"

Fruto: drupa de forma oblonga, de 2.5 cm de largo y de 1.3 cm de diámetro; color amarillento a verde grisáceo, densamente pubescente con pelos cortos y sésiles. Fructificación: enero y febrero (marzo y abril).

Esta especie, trepadora, se desarrolla entre las copas de los árboles, por lo que resulta difícil observarla y colectarla. Sin embargo, se observaron evidencias de daño en los frutos (arilo) colectados del suelo, y no en la semilla. Los frutos se colocaron en recipientes de plástico sin que se lograra obtener el adulto responsable. Es muy probable que las semillas de A. panamensis sean depredadas principalmente por mamíferos y aves; probablemente participan en la interacción algunas palomillas, pues se encontró la exuvia en el interior de la semilla.

R. Dirzo (com. pers.) ha colectado semillas post-dispersión de esta especie, con evidencia de daño por insecto, en donde es claro el consumo del interior de la semilla y el agujero de salida del insecto.

Acacia cornigera (L.) Willd (130 -OAL; D)
LEGUMINOSAE. "Cornezuelo"

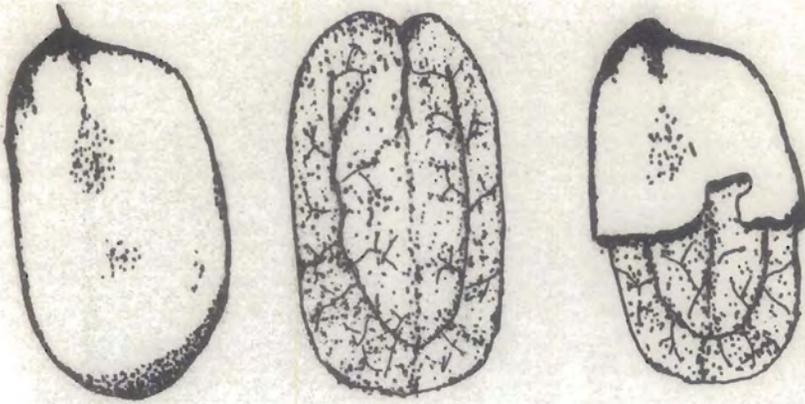
Fruto: vaina indehisciente de 10 cm de largo y 2 cm de diámetro, de forma cilíndrica; color rojo cuando maduro y algunas veces pardo pálido o amarillo; presenta 18 a 22 semillas por fruto. Cada semilla mide aproximadamente 5 mm de largo, de forma elipsoidal, de color negro brillante, rodeadas y sostenidas por mesocarpo esponjoso amarillento y de un olor fuerte y penetrante. Fructificación: octubre, noviembre (diciembre).

La técnica utilizada, que permitió el desarrollo de los insectos, consistió en depositar las semillas colectadas del árbol, maduras e inmaduras y semillas colectadas de el suelo, (que generalmente ya son maduras) en recipientes de plástico cubiertos con una malla fina, y en bolsas de plástico suspendidas sobre un cordel. En los botes de plástico se depositaron solamente las vainas, con un trozo de algodón húmedo. En las bolsas suspendidas se colocaron únicamente las semillas.

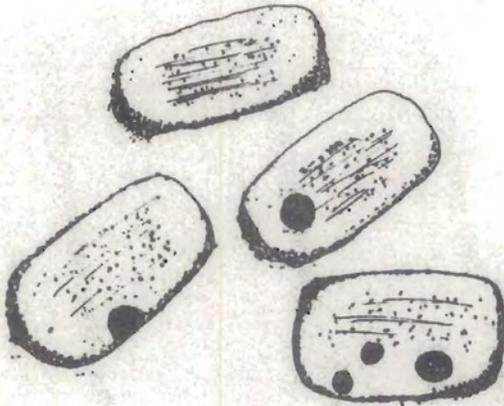
Aunque el árbol es mirmécófilo (la hormiga característica de ésta especie en ésta zona es Pseudomyrmex ferruginea ver Janzen, 1983), un coléoptero de la familia Bruchidae (No. ref. 130-A) oviposita un número no determinado de huevecillos sobre la cáscara de la vaina; la larva mina en el interior de la semilla donde se desarrolla hasta el estado adulto. No todas las larvas, una vez que han eclosionado los huevecillos, logran penetrar a la semilla. Una sola puede dar cabida a una larva; la vaina, que contiene aproximadamente 20 semillas, mantiene a más de una larva. Una vez que las vainas han madurado, caen al suelo y probablemente algunos roedores las rompen y se alimentan de las semillas. Ocasionalmente, las larvas del brúquido se mantienen dentro de la vaina, y el adulto emerge cuando ésta ya ha caído del árbol progenitor, aunque generalmente emergen poco antes de que se desprendan las vainas del árbol. Al emerger, el brúquido adulto fabrica un orificio en la testa de la semilla, que es muy delgada; este orificio de salida llega a medir 2 mm de diámetro; a pesar de ello, el insecto aún se mantiene en el interior de la vaina durante un tiempo no determinado después de que han fabricado el orificio. Daniel Janzen, (com. pers.) menciona que las larvas de los brúquidos del cornezuelo en Costa Rica (Stator sp.) inician la fabricación de el orificio de emergencia, y los adultos lo terminan. En este caso, no fue posible conocer esto; sin embargo, son los adultos quienes finalmente fabrican otro orificio sobre la pared de la vaina, y emergen al exterior. En cada vaina puede haber hasta diez larvas; sin embargo no se conoce un número constante de larvas por vaina. Una vez que el primer adulto fabricó el orificio sobre la pared de la vaina, el resto de los insectos no necesariamente hacen el propio, ya que utilizan el primero que se fabrica.

El tiempo que duró el desarrollo desde huevecillo a larva, no fue posible medirlo, pero de pupa a la etapa adulta utilizó

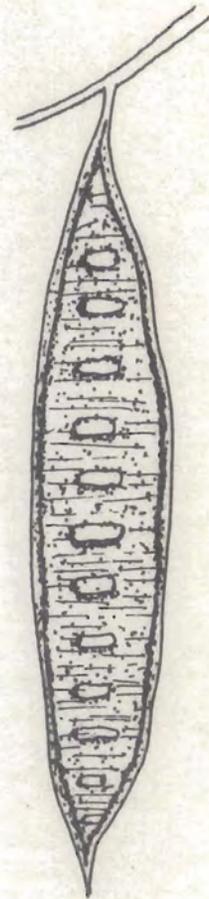
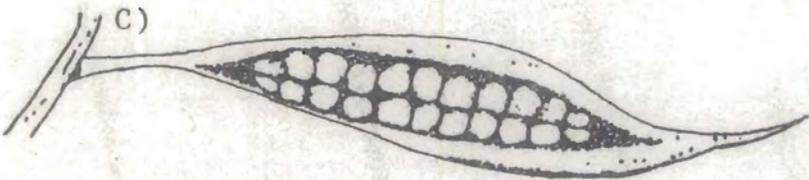
A)



B)



C)



aproximadamente 5 meses. Es evidente que esta estimación de tiempo es aproximada, es probable que el cultivo altera la duración del ciclo de vida.

El insecto depreda a nivel predisposición, minando la semilla aún inmadura y es posible coleccionar que un mismo adulto que ha emergido de una vaina puede volver a ovipositar sobre la misma, si ésta no ha madurado y caído ya. Lo anterior fue observado en frutos embolsados en el campo, evitando el escape de los adultos que emergieron. Durante una semana se mantuvieron las bolsas conteniendo los frutos aparentemente invadidos por insectos; posteriormente, la rama que tenía los frutos en el interior de una bolsa de plástico, fue cortada y separada del árbol para que en el laboratorio se observara durante cuatro meses la emergencia de insectos. La emergencia de algunos adultos sugiere que, en efecto, un adulto puede "re-ovipositar" sobre la misma vaina de la cual emergió. Sin embargo, tal experimento ocurrió en forma forzada y probablemente en condiciones naturales no suceda así.

Las semillas colectadas fueron obtenidas de las vainas inmaduras de el árbol y directamente del suelo. En ambos casos se observaron insectos sobre la semilla y se comprobó que las vainas recogidas de el suelo habían sido ya invadidas antes de caer, con lo que se confirmó que para A. cornigera el ataque por el coleóptero Bruchidae es en estado predisposición. Es de hacer notar que no se encontró otro insecto que atacara a las semillas.

Albizia purpusii Britton & Rose (111-OAL; D)
LEGUMINOSAE. "Tepozonte"

Fruto: vaina dehiscente de 10 cm de largo y 3 cm de ancho, cilíndrica y aplanada, con una costilla muy delgada; color pardo con pequeñas manchas alargadas de color amarillo. Al abrirse quedan expuestas de 5 a 10 semillas elipsoides 10 mm de largo, de color amarillo y muy brillantes. Fructificación: septiembre y octubre.

La técnica de cultivo específico consistió en colocar en los recipientes, semillas colectadas en el árbol, con la vaina y sin ella. No se colectaron semillas del suelo pues se encontraron muy pocas y éstas no presentaban daño. A los recipientes se les colocó un trozo de algodón húmedo.

Se observó que los huevecillos son depositados sobre la vaina, justamente encima de las semillas, en etapa predisposición; aunque también los depositan cuando la vaina se abre y deja expuestas a las semillas. Dos especies de coleópteros de la familia Bruchidae (2 a 3 mm de ancho), son los causantes del daño; es posible observar en cada una de las semillas 3 o 4 insectos (en ocasiones hasta más); se observó un caso en el que

la semilla dio cabida a siete individuos, aunque esto se presenta en pocas ocasiones. El insecto se desarrolla desde huevecillo hasta adulto y cuando llega a esta etapa emerge de la semilla produciendo su propio orificio de salida; . Generalmente, una sola larva no mata a la semilla, pero si el número de insectos es mayor, es más fácil que muera.

Los adultos generalmente emergen una vez que han sido dispersadas las semillas. Las dos especies de insectos, aun no identificadas, producen un daño diferente: i) el insecto A (111-A) produce una pequeña cavidad, del tamaño del adulto, y ii) la especie B (111-B) fabrica un pequeño túnel más largo que su cuerpo; el primero de ellos, fabrica un orificio redondo de borde liso y el segundo, rompe la testa de la semilla dejando el borde del orificio aserrado. Las semillas invadidas, presentan una apariencia normal, pero al oprimirlas se rompen fácilmente, a diferencia de las no invadidas que son muy duras. El orificio de emergencia de ambas especies mide alrededor de 1.5 mm y debido a ello se promueve la invasión de microorganismos (patógenos) que aceleran la muerte de la semilla.

Allophyllus campostachis Radlk (121-OAL; D)
SAPINDACEAE. "Palo de ratón"

Fruto: drupa de aproximadamente 1 cm de diámetro, piriforme; de color blanco brillante, dejando ver en ocasiones el pireno amarillento ligeramente inferior en tamaño. Floración: julio a septiembre. Fructificación: noviembre a enero (marzo).

El método de cultivo utilizado consistió en colocar en recipientes cubiertos con malla: i) frutos inmaduros colectados del árbol en tierra húmeda; ii) frutos maduros colectados antes de que fueran dispersados en tierra húmeda; iii) frutos colectados en el suelo con hojarasca.

La flor es visitada por diversos agentes, probablemente polinizadores, pues la flor presenta un aroma fragante que hace pensar lo anterior; moscas, pequeñas mariposas, avispa, escarabajos y otros insectos visitan la flor y muy probablemente actúan como tales. Una vez producido el fruto, que conserva el aroma de las flores, es también visitado por esos insectos, quizá atraídos por el aroma. Muchos de esos visitantes ovipositan sobre el óvulo, dando posibilidades de que se desarrolle la larva depredadora hasta el estado adulto. Se observaron "nubes" de insectos alrededor de un árbol en fructificación y anteriormente en floración. Se colectaron frutos en formación y al hacerles un corte se observaron larvas alimentándose de la semilla recién formada; posteriormente, en los frutos colectados completamente maduros (pero aún formando parte del árbol), se observaron y se mantuvieron en cultivo en donde se desarrollaron Hymenopteros (No. ref. 121-B) y Lepidopteros (121-A).

Algunos insectos se desarrollan durante algunas etapas larvarias, alimentándose de la pulpa que rodea al pireno sin tocar a la semilla. Las larvas que se alimentan de la semilla probablemente son depositadas, en forma de huevecillo, cuando la flor es visitada para polinizarla (aunque esto es probable, lo cierto es que la invasión ocurre a nivel de predispersión); en este caso, las avispas y pequeñas mariposas obtenidas en cultivo emergieron de la semilla produciendo un orificio de salida en la pared del pireno. Dicho orificio, presenta un diámetro de aproximadamente 2 mm, con un reborde a todo lo largo del orificio, semejando un cráter. Para A. campostachis el daño producido en las semillas es iniciado en estado de predispersión y los adultos emergen cuando el árbol está en fructificación, 2 ó 3 meses después de desarrollo en el interior de la semilla. Cada semilla puede soportar hasta dos larvas, y no se observaron casos en los que hubiera más de dos insectos por semilla; sin embargo, en ningún caso ase observó que una larva de himenóptero se desarrollara en la misma semilla que la utilizada por la larva de una palomilla; en la pulpa podían desarrollarse dípteros que generalmente se encuentran en grupos. El pireno es rápidamente invadido por hongos, pero las larvas que se encuentran en el interior de la semilla, no se ven afectadas.

Ampelocera hottlei (Standl.) Standl. (13- OAL; D)
ULMACEAE. "Guaya de Monte"

Fruto: drupas solitarias de 1.5 cm de largo y de 1 cm de ancho aproximadamente; color verde y apariencia pulberulenta; forma elipsoidal con estilos persistentes. Cada drupa tiene una semilla, aunque excepcionalmente puede presentar dos. Presenta un endocarpo amarillento y de apariencia fisurado. Fructificación: mayo y julio, aunque no presenta períodos regulares cada año.

Se colectaron frutos en pre y en postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico, con tierra húmeda como sustrato.

Las flores de esta especie probablemente son monoicas; las flores pistiladas, son visitadas por avispas; no se sabe si éstas actúan como polinizadores, pero si es claro que estos visitantes ovipositan sobre el óvulo fecundado y las larvas se desarrollan hasta llegar al estado adulto. Aunque con mucha variación, dentro y entre árboles, un lote dado de propágulos puede tener niveles de infestación hasta de 93% (R. Dirzo, com. pers.) Los himenópteros, aún no identificados, no siempre se alimentan del endocarpo, ya que se observó que las avispas emergían y las semillas permanecían intactas; en estos casos la larva probablemente se alimenta de la pulpa que rodea al endocarpo.

Las avispas (No. de ref. 13-A) emergen después de que el fruto maduro cae al suelo. El ataque ocurre en etapa

predispersión; entre la oviposición y la emergencia del insecto pasan 6 semanas aproximadamente. Sin embargo, este periodo no es preciso, ya que no se sabe cuándo ocurrió la oviposición con exactitud.

En cada semilla se observó una sola larva; ésta al emerger produce un orificio de salida, similar al observado en Allophylus campostachis, con un reborde semejando un cráter. En el interior de la semilla, se observa una pequeña cavidad, comunicada al exterior por un estrecho túnel. Al emerger, la exuvia queda atrapada en dicho túnel y el adulto emerge. Al final se puede observar, en un corte transversal de la semilla, la exuvia "atrapada" en el túnel.

Las semillas son invadidas fuertemente por hongos llegando en ocasiones a desaparecer, sin embargo; las larvas se desarrollan a pesar de ello en las semillas a pesar de ello.

Astrocaryum mexicanum Liebm. (43-OAL; Ibarra 475)
PALMAE. "Chocho"

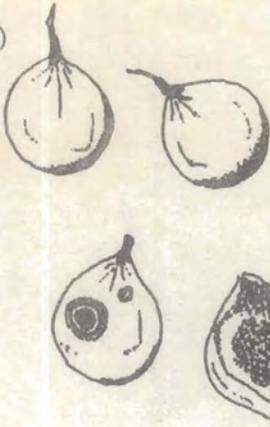
Fruto: nuez espinosa de 5 cm de largo y 3 cm de ancho aproximadamente, de color pardo. Las espinas un poco más oscuras rodean completamente el fruto. Cada fruta tiene una sola semilla que está fuertemente unida al fruto; tiene un color blanquecino y sólido cuando maduro; la semilla no presenta espinas y son comestibles. Fructificación: septiembre y octubre; sin embargo, es posible encontrar individuos reproductivos durante todo el año (Ibarra, 1986).

Las semillas colectadas en pre y postdispersión se colocaron en los recipientes de la siguiente forma: los frutos maduros exponiendo la semilla con un trozo de papel húmedo y los frutos sin exponer la semilla con tierra húmeda como sustrato.

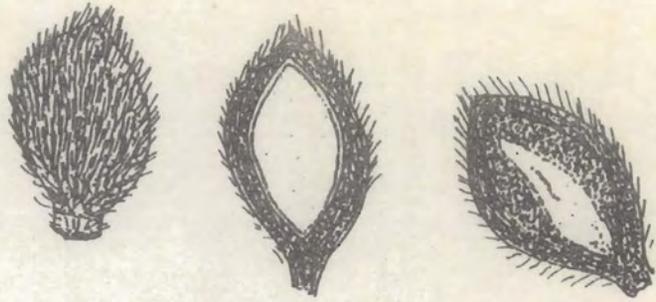
La semilla de esta especie es muy depredada por pequeños mamíferos (ratones, ardillas, tepescuintles, (ver Daniel Navarro, 1985)). En muchos casos los frutos inmaduros con evidencias de daño producido por esos animales, la semilla expuesta y en ocasiones con el endospermo en estado líquido, son un magnífico caldo de cultivo para el desarrollo de larvas de moscas que ovipositan sus huevecillos ahí. Adultos de la familia Tephritidae (No. de ref. 43-A) emergen después de un mes de desarrollo dentro de la semilla en estado líquido. El endospermo en ese estado también es invadido por hongos y otros patógenos, y las larvas que se desarrollaban en la semilla son invadidas y mueren rápidamente.

Solo se desarrollaron larvas en las semillas colectadas en el suelo y con el endospermo expuesto. La larva no deja evidencias sobre el fruto, y al parecer solo se desarrolla en el endospermo líquido, expuesto al exterior.

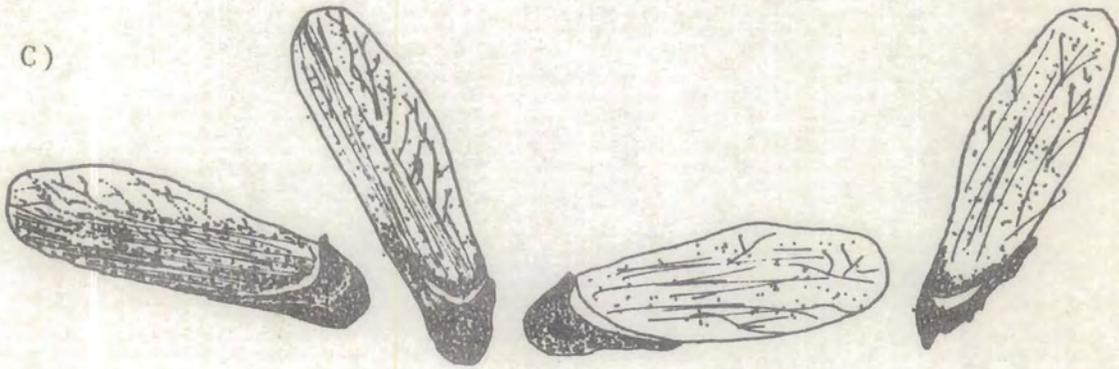
A)



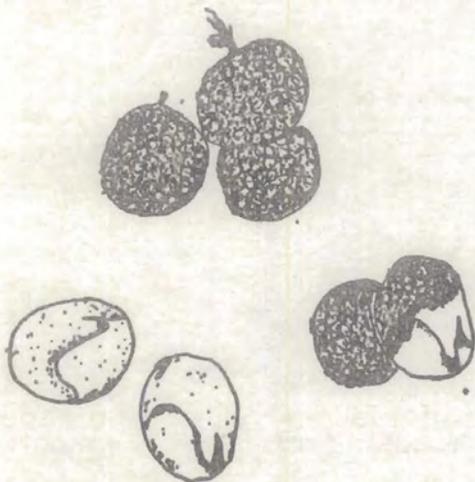
B)



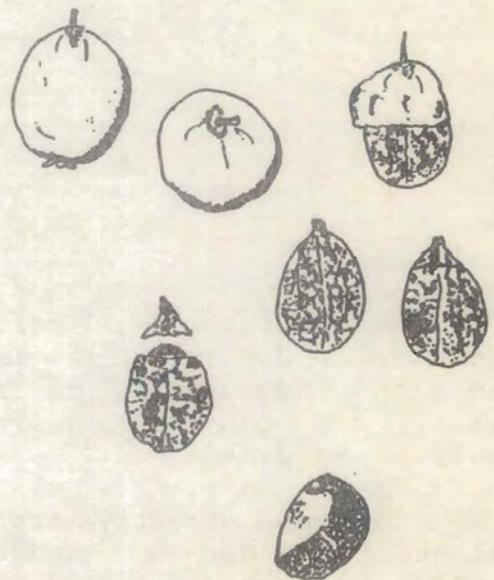
C)



D)



E)



Bernoullia flammea Oliv. (56)
BOMBACACEAE. "Palo de tortilla"

Fruto: cápsula que mide 30 cm de largo y 10 cm de ancho de color pardo oscuro, leñosa y dehiciente por cinco valvas en sentido longitudinal. En cada cápsula puede haber hasta 150 semillas aunque en ocasiones se encuentran con un número inferior a 70. Estas son aladas de color similar a la de la cápsula. B. flammea. Fructificación: diciembre-abril.

Al fructificar sus semillas son dispersadas por el viento, ya que la cápsula se abre por las valvas. En ocasiones esto no sucede y la cápsula cae al suelo manteniéndose cerrada donde se favorece la germinación de las semillas que quedaron dentro de la cápsula.

Las semillas así atrapadas son fácil presa de insectos, principalmente moscas, ya que las condiciones promueven la putrefacción rápida del fruto y de las semillas.

Se colectaron semillas del suelo, a la sombra de árbol progenitor, y se colocaron en los recipientes de plástico sobre tierra húmeda; éstas semillas se colocaron sin la cápsula, pero cuando se colectaron se encontraban en el interior. No se colectaron semillas en predispersión, debido a que se dispersan estando la cápsula en el árbol.

Las semillas de B. flammea germinan rápidamente, aproximadamente 3 días después de que son dispersadas. Sin embargo, en el caso de que la cápsula no abra, las semillas germinan en el interior y dadas las condiciones de humedad que existen, rápidamente entran en un proceso de putrefacción.

Pequeños coleópteros, aún no determinados, se alimentan de la semilla en estado de putrefacción; al mismo tiempo larvas de moscas de la familia Drosophilidae se alimentan de la semilla en esas condiciones. Se encontraron pocas semillas dispersadas por el viento, pero en ellas no se encontró ninguna evidencia de daño. No existen señales externas que indiquen que una semilla este parasitada, a no ser su estado putrefacto. Por lo tanto, en esta especie el daño ocurre a nivel de postdispersión.

Brosimum alicastrum Sw. spp. alicastrum (2)
MORACEAE. "Ojoche" "Ramón"

Fruto: drupa de 1 a 2 cm de largo y de 1 a 2.5 cm de ancho, esférica, verde amarillenta a rojiza con la superficie escamosa. Generalmente presenta una semilla por fruto, aunque en forma excepcional, se pueden observar hasta tres semillas en cada drupa. Cada semilla puede medir 1 cm de largo y son esféricas y

aplanadas en los extremos. Su color es pardo brillante con una testa papirácea. Fructificación: abril y mayo. Los frutos maduran casi al mismo tiempo, razón por la cual, en el periodo de fructificación hay una gran cantidad de frutos bajo el árbol progenitor. Tal es la cantidad de frutos, que se puede formar una "alfombra" de ellos, que originan un aroma muy penetrante en derredor y quizá por ello concurren gran cantidad de insectos; larvas de moscas se alimentan de la fruta dejando intacta la semilla. Sin embargo, debido a la producción en masa y a que se acumulan, invaden a la pulpa patógenos que promueven su pudrición; muchas semillas inmersas en la pulpa, se pudren rápidamente y moscas y coleópteros se alimentan de ella en pudrición.

B. alicatrum es utilizada como alimento por otros organismos, roedores y monos silvestres, pero no posee depredadores insectos de la semilla, y en todo caso, las moscas lo hacen a nivel postdispersión.

Capparis baduca L. (71)
CAPPARIDACEAE.

Fruto: baya de 3.5 a 7 cm de largo y 2 cm de ancho, fusiforme y verdoso muy brillante. Cada baya puede tener entre 7 y 11 semillas de 5 cm de grueso, de color negro a pardo y muy oscuras al secar. Presenta endospermo. No tiene un periodo definido de fructificación.

Se encontraron evidencias de daño sobre la pulpa, pero no en la semilla. El fruto cae del árbol y como es muy blando se rompe fácilmente y todas las semillas quedan inmersas en la pulpa; esta pulpa se descompone rápidamente; es muy visitada por moscas y coleópteros y la invasión de hongos es predecible. Las semillas al no ser dispersadas no logran sobrevivir pues generalmente se pudren. Estos visitantes de la pulpa, ovipositan y las larvas se desarrollan de forma adecuada. En el laboratorio se obtuvieron adultos de moscas y coleópteros (No. ref. 71-A y 71-B).

Algunos insectos y vertebrados retiran la pulpa que rodea a las semillas es retirada y algunas quedan "limpias"; esto permite que no se echen a perder y se mantengan con posibilidades de llegar a plántulas. Se puede decir que para Capparis baduca hay depredadores que operan a nivel postdispersión pero que no se alimentan de la semilla en predispersión.

Calatola laevigata Standl. (99)
ICACINACEAE. "Nuez"

Fruto: drupas de 8 cm de largo y 5 cm de ancho, de forma elipsoidal, de color verde y negra al secar con una semilla por fruto. El endocarpo de 6 cm de largo y 4 cm de ancho de color pardo, con numerosas crestas longitudinales, prominentes y entrecruzadas por otras menos evidentes. Semilla elipsoide blanca. Fructificación: noviembre a enero.

Se colectaron las semillas, pre y postdispersión, y se colocaron en los recipientes, dejando semillas con pulpa y semillas sin ella, ambos tipos con tierra húmeda y hojarasca.

En esta especie no se observaron insectos depredadores de la semilla, ni en estado pre ni en postdispersión. Hay evidencias de que ciertos dípteros, moscas y mosquitos, ovipositan sobre la pulpa; las larvas de estos insectos se desarrollan en ella, promoviendo además la entrada de patógenos que a su vez promueven la descomposición de dicho tejido. Sin embargo, no llegan a penetrar a la semilla. Algunos mamíferos utilizan a ésta semilla como alimento; los roedores las transportan, al parecer, a sus madrigueras (Daniel Navarro, 1985).

Aunque no se observaron insectos alimentándose de la semilla en todo el tiempo de estudio, S. Sinaca (colector botánico de la Estación), encontró un coleóptero de la familia Scarabaeidae (No. de referencia 99-A) que aparentemente se alimenta de la semilla; éste se observó en el interior de una "nuez", y los cotiledones habían desaparecido; probablemente el insecto se alimenta de la semilla en estado larvario y eventualmente emerge en estado adulto. En el interior de la nuez se observaron evidencias de que el escarabajo se alimentó de los cotiledones, pues sólo se observaron residuos o desechos. No se observaron evidencias de que el insecto produjera un orificio de emergencia a través de las paredes del endocarpo; es preciso hacer notar que los adultos no poseen la maquinaria necesaria para la fabricación de orificios en el endocarpo tan duro de C. laevigata. Este hallazgo es el único que ha sido observado, aunque con anterioridad se había encontrado que las semillas desaparecían, y el endocarpo se encontraba vacío, pero sin conocer el agente responsable de la desaparición de las semillas. C. Domínguez (com. pers.) no ha encontrado en varios años de estar observando a esta especie, insectos que se alimenten de la semilla.

Chamaedorea tepejilote Liebm. (62)
PALMAE. "Tepejilote"

Especie tolerante a la sombra que presenta infrutescencias de hasta 50 cm de largo, el pedúnculo que la sostiene puede medir

30 cm de largo con un color anaranjado que contrasta con el color negro de las frutas cuando están maduras. Cada infrutescencia tiene decenas de drupas y cada una de éstas mide de 10 a 15 mm de largo y hasta 1 cm de ancho; de forma elipsoidal y brillante, con una sola semilla. El endocarpo es amarillento y muy duro. Fructificación: julio a septiembre (enero).

Durante los días previos a la madurez de las semillas, la planta es visitada por un coleóptero de la familia Curculionidae, aún no determinado (No. de ref. 62-A) pero que al parecer pertenece al género Apion (H. H. Figueroa, com. pers.). Este insecto oviposita sobre la masa de frutos que se encuentran en la planta; probablemente oviposite en más de una drupa, pues hace un recorrido en todos los frutos.

Se colectaron semillas que presentaban evidencias de daño, quizá producido por insectos, antes y después de la dispersión. Esta evidencia consiste en manchas oscuras sobre la superficie de la fruta; aparte del manchado, no se encontraron evidencias de perforaciones en las semillas. Se hicieron cortes transversales a las semillas que presentaban daño, y en muchos de los casos coincidía con la presencia de una larva de ese insecto. Oyama (1987) describe con más detalle esa interacción. Las semillas e infrutescencias fueron colocados en recipientes, distinguiendo entre las semillas predispersión y las semillas postdispersión, que permitieron desarrollar las larvas contenidas en las frutas. Prácticamente todas las larvas morían, pues salían de la semilla y rápidamente el medio las desecaba o eran invadidas por patógenos, de tal suerte que sólo se obtuvieron dos adultos. Lo más probable es que las larvas hayan modificado su comportamiento debido a las condiciones del medio, buscando lugares o situaciones propicias.

Las larvas que se "salían" de la semilla se colocaron en un medio de cultivo consistente en harina de maíz comercial donde se lograron los adultos. Esto imposibilitó conocer con precisión el tiempo que requería para desarrollarse. En cada semilla se desarrolla una sola larva, no se encontraron semillas que poseyeran más de una larva. Esta fabrica un túnel, que en un momento dado es ocupado por el cuerpo de la larva completamente. Es probable que este insecto ingrese al periodo de pupa enterrándose entre la hojarasca, sin embargo, muchas especies de curculiónidos que se alimentan de semillas pupan en el interior de esta, y emergen en estado adulto.

En Ch. tepejilote el daño producido por Apion sp. ocurre a nivel predispersión; éste insecto no es el único relacionado con el fruto, palomillas e himenópteros se desarrollan alimentándose de la pulpa que rodea a la semilla, sin embargo, no se logró obtener los adultos de estos insectos, además de que se observaron en pocas ocasiones.

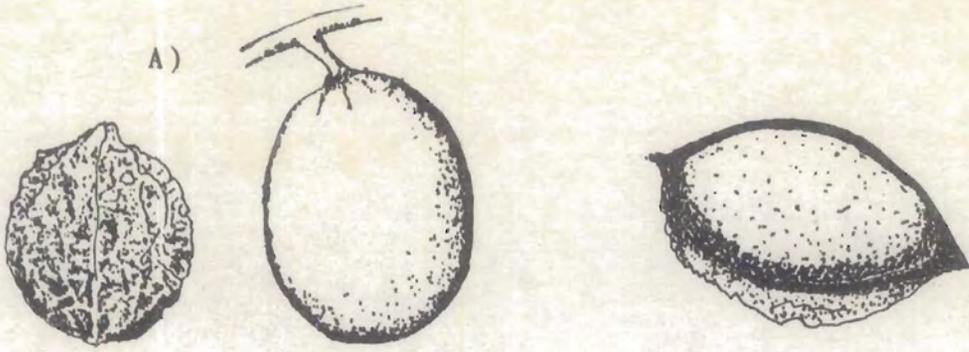
Clarisia biflora R & P ssp. mexicana (Liebm.) W. Burger
MORACEAE. "Lecherillo" (30-OAL; D-4)

Fruto: drupas de 16-22 mm de largo y 13-18 mm de ancho, de forma elipsoidal y cilíndrica. De color amarillo a rojiza, con los estilos persistentes y con una semilla por fruto. Cada semilla puede medir de 11 a 20 mm y de 9 a 17 mm de ancho. Las semillas tienen forma similar a la de la drupa y color pardo claro con manchas amarillentas y testa papirácea. Fructificación: junio a julio.

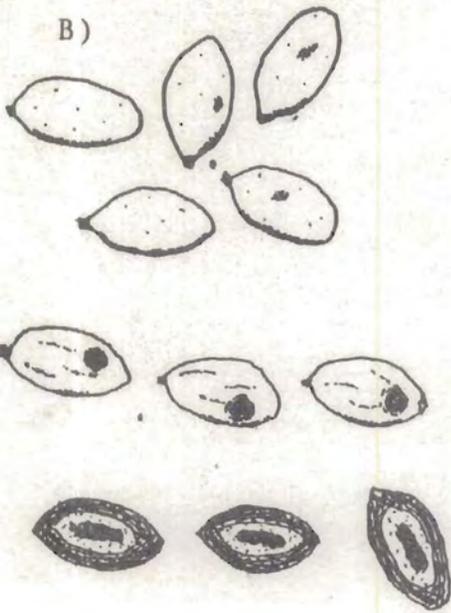
Esta especie tiene una semilla muy similar a la de B. alicastrum; se colectaron propágulos de el árbol a los cuales se les observó daño, así como también evidencias de que tuviera insectos visitantes antes de que fuera dispersada. Esta especie es visitada abundantemente por aves y mamíferos que remueven grandes cantidades de frutos. Las semillas que caen al suelo, son visitadas por moscas y pequeños coleópteros que se alimentan de la pulpa. Igualmente, algunas palomillas visitan al fruto maduro ovipositando sobre la superficie del fruto. Insectos de la familia Curculionidae (Anchonus sp. # 2, No ref. 30-A) ovipositan en el fruto en estado predispersión. Estos últimos se alimentan de la semilla de C. biflora produciendo una serie de túneles con varias salidas; esto permite reconocer cuando una semilla ha sido invadida, pues en el orificio de salida se acumulan desechos de la larva. Solo se obtuvo un ejemplar adulto del curculionido, único insecto que se alimenta de la semilla, que además lo hace en estado predispersión. El insecto pupa dentro de la semilla y emerge como adulto después de algunas semanas. Mientras que las larvas de moscas y palomillas se alimentan de la pulpa y lo hacen en postdispersión.

Ch. O'Brien, (com. pers.), menciona que el género Anchonus no es considerado como depredador de semillas; y que debe ser incidental el que se le haya encontrado en C. biflora. Usualmente este insecto se encuentra sobre raíces en putrefacción de diversas especies.

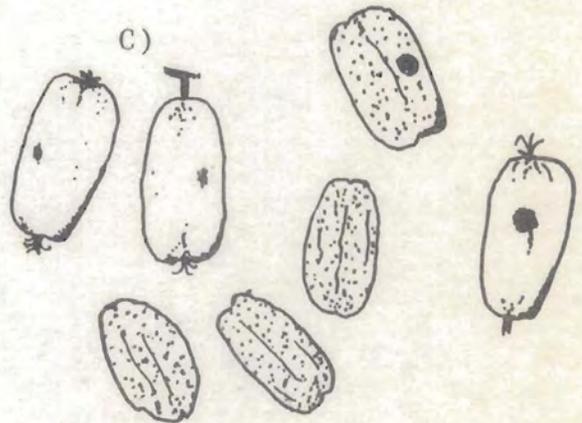
A)



B)



C)



D)



E)



Coccoloba barbadensis Jacq. (58-OAL; D-4)
POLYGONACEAE. "Uvero".

Fruto: drupa de 8-11 mm de largo y 8-10 mm de ancho esférico y elipsoide, rojo a negruzco según el grado de madurez. Presenta una semilla por fruto. El endocarpo de 9-10 mm de largo y de 5 a 8 mm de ancho es elipsoide con el ápice agudo y pardo brillante. Fructificación: agosto a octubre. Historia de Vida: Nómada. Número de insectos asociados: dos (Pseudomopsis nigrosignatus Champion) y Conotrachelus sp. # 3.

Se revisaron sólo dos árboles en fructificación y se colectaron tanto semillas inmaduras aún no dispersadas, como semillas maduras del suelo, a la sombra del progenitor. Al mismo tiempo se hicieron observaciones, referentes a si ésta especie es atacada antes de dispersar sus semillas directamente en el árbol. Al parecer no hay visita de insectos en éste periodo, pero si se observaron himenópteros cuando el fruto maduro ha sido tirado. Las semillas fueron colocadas en recipientes de plástico; en las colectadas del árbol se observaron marcas que evidenciaban que el fruto estaba invadido. En casi todos los casos la marca, una mancha oscura, anticipaba que la semilla estaba siendo comida, y para comprobarlo se cortaron algunas semillas que poseían esa marca y la mayoría presentó una larva de la familia Curculionidae, que se desarrolla alimentándose del endospermo y emerge después de cinco semanas aproximadamente. Al mismo tiempo se observaron algunas avispas pequeñas, que posiblemente sean parásitos de las larvas del curculiónido. Una sola larva se desarrolla en una semilla exclusivamente. La larva al llegar a estado adulto emerge produciendo un orificio de salida en la pared de la drupa, en tanto que la semilla ha sido reducida en su totalidad a un fino polvillo de color pardo rojizo; El adulto (Pseudomopsis nigrosignatus Champion, No.ref. 58-A) oviposita en las semillas en estado predispersión, y emerge cuando el fruto es retirado del árbol. Un gran porcentaje de semillas se encontraban invadidas en el momento de la colecta; 8 de cada 10 semillas presentaban un insecto en estado larvario, sin embargo no todas las larvas llegaron al estado adulto. Al mismo tiempo se observó una alta remoción de semillas a la sombra del árbol progenitor, probablemente por roedores, y muy seguramente por aves en la copa del árbol. Suponemos por lo tanto, que gran cantidad de semillas utilizadas por mamíferos y aves contenían larvas del curculionido en desarrollo en esos momentos. Originalmente se pensó que los insectos logrados pertenecían a una sola especie y que presentaban dimorfismo sexual, pues se observaron dos formas distintas, posteriormente el Dr. Charles W. O'Brien determinó que las formas eran en realidad dos especies diferentes. La segunda especie lograda es Conotrachelus sp. # 3 con el No. de Ref. 58-B.

familia Curculionidae, la cual utiliza las semillas en estado predispersión para su alimentación.

Coccoloba sp. (97- OAL; D-4)
POLYGONACEAE. "Uvero"

Fruto: drupa. Especie nómada, que presenta similares características y dimensiones al fruto de Coccoloba barbadensis, aunque en promedio quizá el tamaño sea ligeramente menor. El tamaño de la infrutescencia es similar, solo que ésta especie posee mayor número de frutos. De todos modos aún no está claro que sea otra especie o una forma de C. barbadensis. Fructificación: octubre (septiembre). Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas en estado pre y postdispersión y se colocaron en recipientes en condiciones similares a las de otras especies. Se encontró evidencia de ataque a semillas estado postdispersión únicamente, y las semillas infectadas presentan una marca que facilita el reconocimiento de la semilla atacada y no atacada, de forma similar a C. barbadensis. La marca consiste en una mancha oscura, de consistencia blanda, en la superficie del fruto.

El insecto responsable de el daño, es un coleóptero de la familia Curculionidae (Conotrachelus rubidus Champion, No. ref. 97-A), es muy similar al de C. barbadensis, pero seguramente es una especie diferente; al parecer en este insecto existe dimorfismo sexual, ya que se observaron dos formas que probablemente sean de la misma especie. No se observó otro insecto distinto de éste alimentándose de Coccoloba sp. Una sola larva de este insecto se desarrolla en cada semilla y emerge como adulto en la misma forma en la que lo hace el insecto en C. barbadensis. Fabrica un orificio de salida en la pared del fruto, reduciendo la semilla a un polvillo pardo rojizo. El adulto visita a la planta en estado predispersión y oviposita sobre las semillas aún estando inmaduras, para posteriormente emerger como adulto.

Cordia megalantha (R. & P.) O. Ken. (87-OAL; D-4)
BORAGINACEAE. "Suchil"

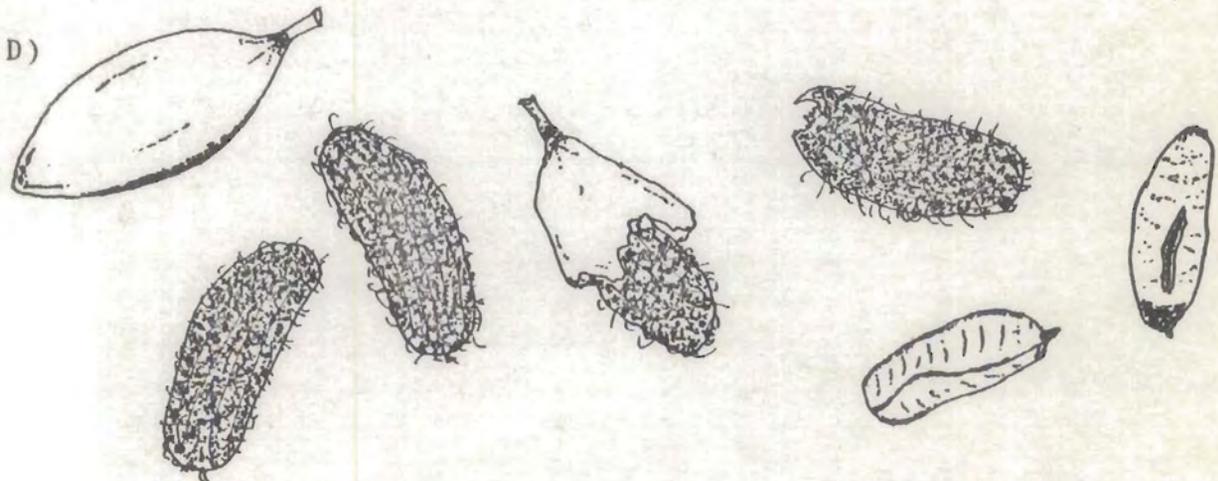
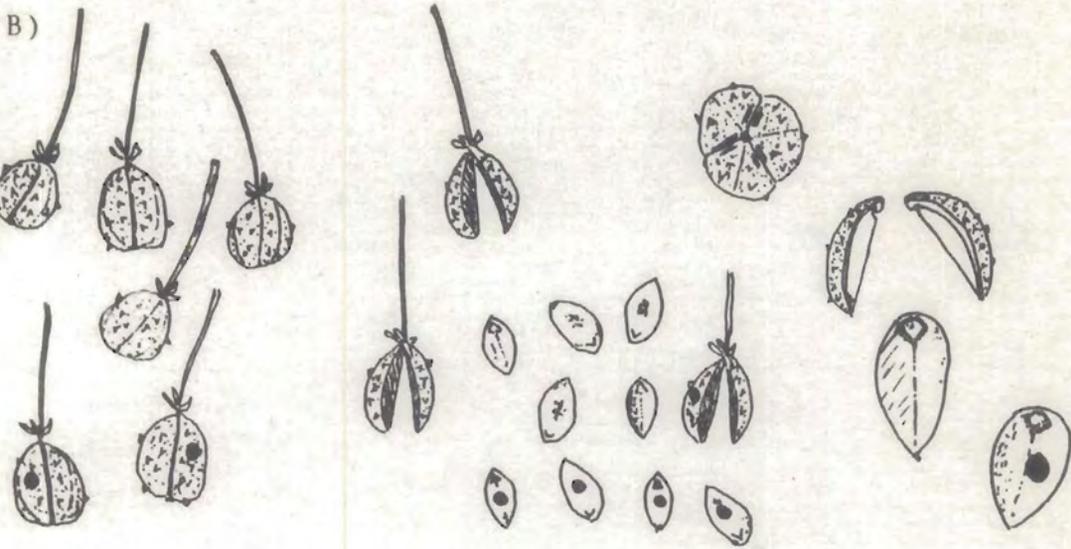
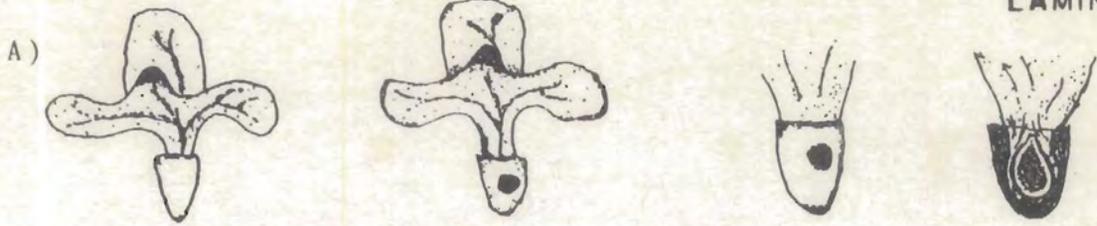
Frutos: nuez de 10 a 13 mm de largo y 10 mm de ancho, con todas sus partes florales persistentes, o sólo el cáliz en algunos casos. El propágulo presenta color pardo cuando maduro y con una semilla por fruto. Semillas de 5-6 mm de largo y 2 mm de ancho de color blanco y de forma elipsoide. Fructificación: junio y julio. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron frutos inmaduros y maduros con el fin de observar si el ataque ocurre a nivel pre o postdispersión; La semilla, aún como parte del árbol progenitor es visitada por un insecto coleóptero de la familia Bruchidae (No. ref. OAL-87), no identificado; tal vez lo visite desde antes de la formación del fruto y oviposita sobre el óvulo, pues se encontraron varias flores, con el fruto en formación, con larvas desarrollándose en ellas. El fruto maduro se desprende del árbol, llevando consigo la larva del brúquido. Normalmente se desarrolla en una sola semilla una larva, aunque en forma excepcional se pueden encontrar hasta dos. Desde que el fruto es desprendido del progenitor hasta que el insecto emerge como adulto ocurren normalmente seis semanas, sin embargo no se sabe cuanto dura el ciclo de vida completo. Semillas colectadas de el árbol presentaron ese comportamiento, de la misma forma que propágulos colectadas en el suelo, por lo que el ataque a Cordia megalantha ocurre a nivel predispersión, aunque puede darse el caso de que se oviposite en la semilla ya dispersada. El adulto al emerger fabrica un orificio redondeado en la testa de la semilla; dicho orificio en ocasiones no es del tamaño adecuado que permita la salida del insecto, quedándose en ocasiones atrapado; lo anterior no es muy común, pero ocurre algunas veces. En la mayoría de las ocasiones los cotiledones han sido consumidos en su totalidad y sólo permanece la testa de la semilla, aunque en algunas ocasiones el insecto forma un túnel que llega a convertirse en "caverna" la mayoría de las ocasiones. Una sola semilla de C. megalantha soporta únicamente una larva.

Couepia polyandra (H.B.K.) Rose (68-OAL; D-4)
 CHRYSOBALANACEAE. "Olosapote"

Fruto: drupa de 60 mm de largo (30 mm) de forma cilíndrica, elipsoide de color anaranjada intenso con una semilla por fruto. El endocarpo tiene de 23 a 45 mm de largo y de 13 a 16 mm de ancho, de la misma forma que la drupa, de color pardo amarillento, con abundantes y conspicuos tricomas en toda la superficie del endocarpo. El endocarpo es comestible y tiene una consistencia muy suave. Fructificación: julio a agosto (septiembre) en forma masiva y simultáneamente. Historia de Vida: Nómada.

Al madurar, las semillas son tiradas al suelo casi simultáneamente. El fruto es muy oloroso, lo que ocasiona la concurrencia de gran cantidad de insectos que se alimentan de materia orgánica en descomposición; estos son dípteros y coleópteros de diferentes familias. En general, los insectos asociados se alimentan de la pulpa y no de la semilla. Los insectos que concurren además promueven la entrada de diversos microorganismos que aceleran la descomposición del fruto y de la semilla. Se encontraron tres especies de coleópteros (Nos. ref. 68-B, 68-C, 68-D) que aunque se alimentan de la semilla, lo



hacen cuando esta en estado putrefacto. Muchos de estos insectos colaboran a "limpiar" a la semilla de la pulpa, pero a pesar de ello no prosperan y rápidamente son atacadas por patógenos. El cultivo de insectos fue difícil ya que la mayoría de los casos las semillas se descomponían y promovían la muerte de los insectos, que si se alimentan del endospermo de la semilla.

El insecto Conotrachelus sp. # 5, (No. ref. 68-A) se encontró relacionado con las semillas de C. polyandra, se alimenta de las semillas en postdispersión, pero no hay evidencia de que la oviposición ocurra en predispersión.

La gran mayoría de las semillas se descomponen en el campo, y son esta clase de insectos, no depredadores de semillas, los que aprovechan ese recurso. Hay evidencia de que mamíferos y aves utilizan los frutos de C. polyandra como alimento, pero se observó una nula remoción por parte de ellos.

Croton schiedeanus Schlecht. (109-OAL; D-5)
EUPHORBIACEAE.

Fruto: cápsula de 10-12 mm de largo y 4 a 9 mm de ancho, de forma globosa, lepidota. Su color es verde seco grisáceo, y blanco cuando inmaduro. El cáliz es persistente y presenta generalmente 3 semillas por fruto, aunque se observaron algunas con cuatro. La semilla llega a presentar de 7 a 9 mm de largo y 5 mm de ancho. La semilla semeja un gajo de naranja, de su perficie lisa y de color negruzco a rojizo, brillante. Fructificación: abril a mayo. Historia de Vida: Tolerante a la sombra. El árbol maduro no llega a tener alturas muy sobresalientes (menor o igual a 12 m), y la producción de frutos por individuo, no es muy alta. La cápsula es dehiscente y al secarse, abre por las líneas de dehiscencia dejando expuestas a las semillas.

Para observar a los depredadores asociados a las semillas de C. schiedeanus se colectaron frutos pre y postdispersión; éstos fueron colocados en recipientes de plástico. Dos especies de la familia Curculionidae (Anthonomus albolineatus Champion, No. ref. 109-A; y Anthonomus sp. # 2, No. ref. 109-B), se alimentan únicamente de las semillas de C. schiedeanus, sin utilizar alguna otra estructura del fruto. Los insectos cultivados se alimentaron de las semillas colectadas en pre y postdispersión, por lo que probablemente invaden a la semilla en predispersión y emergen, en la mayoría de los casos, cuando el fruto ya ha sido separado del progenitor. Se sospecha que el ataque ocurra en estado predispersión, incluso en los momentos de la floración, pues se observaron algunas semillas inmaduras, que presentaban larvas alimentándose de los cotiledones.

En los dos tipos de semillas, pre y postdispersión, solo se desarrolla una larva por semilla; ésta llega a ser completamente comida, inclusive la testa, dejando la larva tan sólo un polvillo blanquecino.

Cada cápsula posee hasta cuatro semillas; se observó que no todas son depredadas pues generalmente queda, al menos, una semilla libre de daño. Cada cápsula, por lo tanto, solo posee de 2 a 3 larvas. Las semillas invadidas, solo soportan una larva alimentándose de los cotiledones, a diferencia de otras especies donde se han observado varias larvas en una misma semilla.

El adulto de ambas especies emerge después de cinco semanas a partir de la oviposición, produciendo en la pared de la cápsula un orificio de salida de borde liso. El daño producido por una especie no se diferencia el daño producido por la otra, el daño consiste en una pequeña caverna, al interior de la testa, cuando esta no es comida; si la testa ha sido comida el daño en la semilla es tal, que sólo queda un polvillo blanquecino. En ocasiones una larva pasa de uno a otro lóculo perforando la pared entre los loculos. Al emerger, el insecto produce una perforación, un orificio redondeado, en la pared de la cápsula. El insecto sale al exterior después de permanecer en estado de pupa durante casi dos semanas. Otros insectos observados fueron unos pequeños himenópteros (No. ref. 109-C); éstos al parecer, son parásitos de las larvas de los curculionidos.

Los insectos logrados en el cultivo, fueron determinados en forma preliminar por Dr. Charles W. O'Brien de Florida Agricultural and Mechanical University. El Dr. Horace Burke, de la misma Universidad y autoridad en el grupo, menciona que la especie Anthonomus sp. # 2 probablemente sea una especie no descrita, y la relación con C. schiedeanus no se conocía con anterioridad (Ch. O'Brien, com. pers).

Cupania dentata Moc. & Sessé ex. DC. (31)
SAPINDACEAE.

Fruto: cápsulas de cerca de 2 cm de largo incluyendo el estipite; trivalvadas y agudamente trilobadas, cortamente estipitadas, con el estilo y en ocasiones, los sépalos persistentes hasta la formación del fruto. Presentan un color verde oscuro cuando madura, pero la semilla es negro-brillante y en el fruto se presenta una por cada lóculo. La semilla se encuentra sentada sobre un arilo amarillo brillante. Fructificación: junio y julio (agosto). Historia de Vida: Tolerante a la Sombra. Los individuos de esta especie, llegan a tener una altura de 20 m y son visitados abundantemente por aves en periodo de fructificación, pues las semillas se hacen muy

negra, hacen a éstas muy llamativas. La producción de semillas es muy alta por individuo y constante a lo largo de dos o tres meses, durante los cuales los frutos caen al suelo. No se hicieron observaciones ni colecta en semillas inmaduras, sin embargo se colectaron semillas en el suelo, en la vecindad del progenitor. Se obtuvo, mediante cultivo, un coleóptero no identificado. Este insecto se desarrolla alimentándose de la semilla que acaba de caer. El insecto observado, se le ha encontrado asociado a otras especies como un insecto que se alimenta de la pulpa, no de la semilla; sin embargo aquí se desarrolla alimentándose de los cotiledones (No. ref. 31-OAL). Se observó que pueden haber hasta dos larvas por cada semilla, aunque no se sabe si en todas las semillas del fruto. Al emerger, después de aproximadamente ocho semanas, la semilla está prácticamente destruida pues sólo queda un poco del endospermo y la testa que fácilmente es rota por el adulto. Se encontró también asociado a esta especie un lepidóptero, de familia aun no determinada. Este insecto, no se observó durante su estadio larvario alimentándose de la semilla, ya que se encontró en estado de pupa. Sin embargo, hubo un caso en el que se observó a la larva, no precisamente alimentándose de la semilla, sino simplemente recorriéndola y posteriormente entrar en reposo para iniciar el proceso de pupa. No hay seguridad de que está palomilla (No. ref. 31-B) se alimente de la semilla. Las semillas colectadas fueron depositadas para favorecer el cultivo en botes de plástico con tierra húmeda y algodón húmedo en otros. Las semillas, en general, son atacadas por patógenos, descomponiendo el resto de la semilla.

Cymbopetalum baillonii R. E. Fr. (89-OAL; D-3)
ANNONACEAE. "Huevo de mono".

Infrutescencia de 8 a 20 frutos por racimo, insertos sobre el disco floral. Los frutos inmaduros permanecen en el árbol durante largo tiempo. Miden de 15 a 25 cm de largo y de 6 a 10 cm de ancho; de forma cilíndrica, semejante a un plátano. de color rojo cuando maduro y lustroso. Cada fruto posee de 18 a 40 semillas de 13 a 18 mm de largo y 9 a 15 mm de ancho. La forma de las semillas es cilíndrico aplanada, de color pardo a rojizo, cubiertas por un arilo rojizo muy delgado y papiráceo. El endospermo es ruminado. Fructificación: febrero y mayo. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas y frutos en estado inmaduro y semillas maduras. Las semillas inmaduras, aún presentan el arilo y se encuentran encerradas en el fruto; éste al madurar, se abre dejándolas expuestas, mostrando el arilo muy brillante que atrae a aves y mamíferos; las semillas al parecer son depredadas de esta forma, pues se observaron gran cantidad de frutos con evidencias de daño, al igual que gran cantidad de semillas dispersadas. Los frutos y semillas maduros e inmaduros que se

colectaron se colocaron en recipientes de plástico. Los frutos inmaduros, de color verde, presentan manchas oscuras que no necesariamente se relacionan con el ataque por depredadores. Los frutos en estado predisposición son muy atacados por insectos ocasionándoles cierto daño, sin embargo no todas las marcas provienen de el ataque de insectos. Las flores de C. baillonii son visitadas por palomillas, estas al mismo tiempo que ovipositan en el ovario, probablemente polinizan las flores, permitiendo a las larvas que se desarrollen alimentándose de las semillas. La palomilla (No. ref. 89-C) invade el fruto de esta especie en estado predisposición, pues todos los individuos adultos que se lograron, se originaron a partir de semillas (frutos) inmaduras, mientras que los coleópteros logrados en esta especie se relacionan con la pulpa exclusivamente. La palomilla emerge aún estando inmaduro el fruto, por lo que se fabrica un orificio de salida, semejante a un túnel, a través de la pulpa que rodea a las semillas. Los cerambícidos obtenidos no se relacionan con la pulpa unicamente, pues al parecer utilizan el arilo de las semillas. Los insectos de la familia Scarabidae se alimentan del fruto en estado de putrefacción.

Cynometra retusa Britton & Rose (46-OAL; D-3)
LEGUMINOSAE.

Fruto: vaina de 3 cm de diámetro, esférica a subsférica, parda y glabra, con el pericarpio endurecido, seco y una semilla por fruto, semillas de 2 a 3 cm de diámetro, de la misma forma que el fruto, de color amarillento. Fructificación: agosto a noviembre. El fruto se mantiene durante mucho tiempo en el suelo, sin evidencia de ataque por patógenos, o ningún otro tipo de depredador, debido quizá a la dureza del fruto. A pesar de ello se observaron tres especies diferentes de insectos de la familia Curculionidae, además de himenópteros que al parecer son parásitos de las larvas. El primer insecto observado se desarrolla durante 5-6 y hasta 7 meses y completa todos sus estadios larvarios y el de pupa en el interior de la semilla, alimentándose de cerca del 90% del tejido. En la mayoría de los casos se desarrolla una larva por propágulo, aunque se observaron semillas que presentaban hasta tres larvas de esta especie (Cryptorhynchus (sensu lato) sp. # 2, No. ref. 46A), pero con un tamaño apreciablemente menor respecto a la larva que se desarrolla sola. Las larvas logradas en esta especie provenían de semillas colectadas en el suelo inmediatamente después de haber sido dispersadas, por lo que la invasión ocurrió en estado predisposición; algunas semillas son invadidas en estado postdispersión. La otra especie de Curculionidae (Sitophilus zeamais Motschulsky, No ref. 46-B) es más pequeña que la anterior, utiliza de 2 a 3 meses para completar su desarrollo. La invasión de este insecto ocurre también en estado predisposición, y emerge en adulto cuando la semilla ha sido dispersada, como en la especie anterior. En una semilla pueden

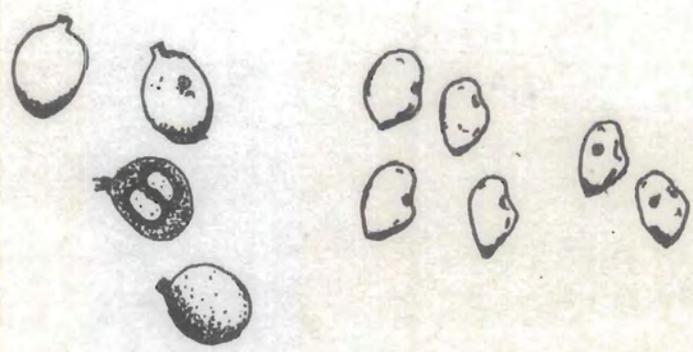
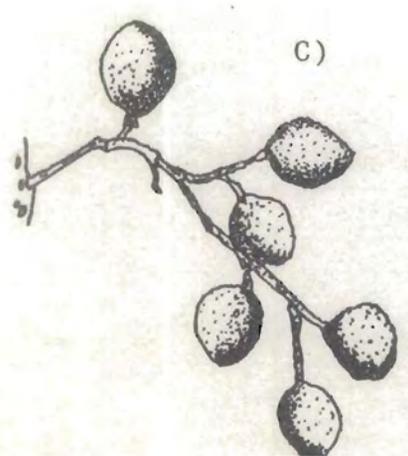
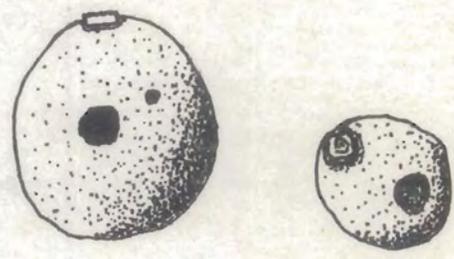
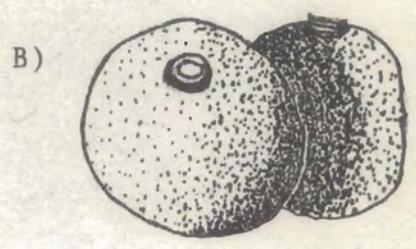
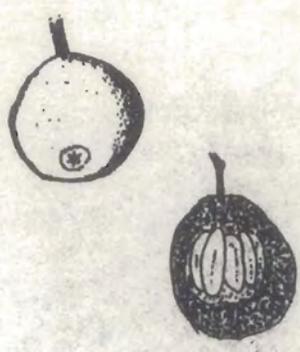
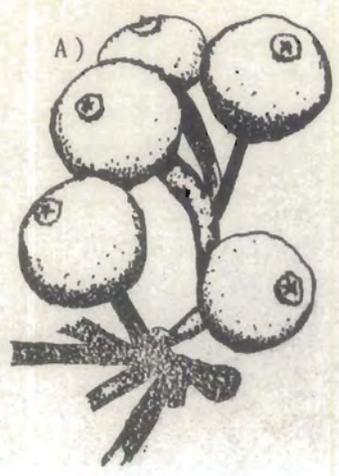
desarrollarse hasta 3 larvas, sin diferencias aparentes de tamaño, pero en algunos casos se observaron ambas especies de curculiónido alimentándose del mismo propágulo, y en este caso sólo se observó una sola larva de cada especie; por otro lado, los túneles fabricados por ambas especies, no se comunican entre sí. Se detectó una tercera especie, de la familia Curculionidae (Conotrachelus sp. # 4, No. Ref. 46-C), en semillas provenientes del suelo, aunque también en semillas colectadas en estado predispersión; por lo tanto el ataque ocurre a nivel predispersión. Esta especie requiere un tiempo similar a la especie anterior, entre 2 y 3 meses. En todos los casos se observó que se desarrollan dos larvas por propágulo; además se observó que al menos dos especies se encontraron en la misma semilla y raramente las tres juntas, aunque también se desarrollan en forma aislada, pero menos frecuente.

Se observaron avispas, que probablemente sean parásitos de otros insectos, (No ref. 46-D), en el interior de semillas invadidas por Cryptorhynchus (sensu lato) sp. 2. Estas avispas emergen en un tiempo más reducido, pues utilizan 4 a 5 meses.

Como ocurre con otras plantas, el orificio en los frutos formado por las tres diferentes especies de insectos promueve la entrada de patógenos, produciendo en forma conjunta una mortalidad muy alta en las semillas, pues un gran porcentaje de frutos se encuentran invadidos. Además la germinación no es muy rápida y es probable que no se forme realmente un banco de semillas. Grupos de hormigas utilizan el fruto como nido, por lo tanto, las semillas una vez invadidas por algún curculionido, aunque no se alimente completamente del tejido, están prácticamente muertas.

En resumen, las tres especies de insectos invaden a los frutos de C. retusa en estado predispersión.

Los tres curculionidos logrados, fueron determinados por Charles W. O'Brien, quien sugiere que algunas de las especies pueden ser incidentales; sin embargo en todos los casos, los insectos se lograron en semillas colectadas en el árbol.



Dendropanax arboreus (L.) Dcne. & Planch. (93-OAL; D-2)
ARALIACEAE.

Fruto: bayas de 6 a 8 mm de largo y de 7 a 9 mm de ancho, de color negro y forma subesférica aplanada en el ápice, brillantes, con el estigma persistente; 5 a 7 semillas por fruto de 4 a 6 mm de largo, de color blanco, que al secarse cambian a pardo oscuro; de forma plana. Fructificación: septiembre a diciembre (febrero). Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas (frutos) en estado pre y postdispersión; y se colocaron en recipientes de plástico con una tapa de malla fina sobre tierra húmeda; en ambos casos se obtuvieron insectos del orden Hymenoptera (Avispas). En el campo se observaron los mismos insectos (No. ref. 93A) posándose sobre los frutos.

Los frutos colectados en predispersión presentaron evidencias del ataque por larvas de himenópteros; posiblemente el ataque ocurra desde la floración, pues las avispas de esta familia (Eurytomidae) generalmente ovipositan durante la floración. Sin embargo estas avispas también ovipositan sobre el fruto maduro ya dispersado; las larvas también se alimentan, además de la semilla, de la pulpa que las rodea. En cada semilla se observó una sola larva. El insecto pupa en el interior del fruto, pero fuera de la semilla y al término de cinco semanas emerge como adulto. Al emerger, el adulto produce un orificio en la pared del fruto, que para entonces ha perdido humedad, dejando la exuvia al descubierto. De diez semillas colectadas, seis presentaban orificio de salida, pero no todas las semillas del fruto son invadidas (generalmente hubo dos semillas invadidas por fruto). D. arboreus es una especie que es atacada a nivel predispersión por esas avispas; sin embargo, moscas de la familia Drosophilidae visitan a las semillas y probablemente ovipositan en las semillas en pudrición, pero estas no se lograron cultivar.

En el campo se observaron adultos himenópteros y adultos dípteros revoloteando alrededor de la fruta.

Dialium guianense (Aubl.) Sandw. (21-OAL; D-4)
LEGUMINOSAE.

Frutos: vainas indehiscentes de 17 a 22 mm de largo y de 13 a 17 mm de ancho, globosas en su forma, de color pardo pubescente; presenta 1 a 2 semillas, en ocasiones tres. Las semillas de 1 cm de largo, en forma discoidal y un poco aplanadas, color pardo grisáceo y lustrosas. Fructificación: mayo y junio. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas de ésta especie en estado

postdispersión, se colocaron en botes de plástico con tierra y hojarasca humedecida constantemente. Las observaciones de campo incluyen observaciones hechas en semillas que en esos momentos caían, ante la imposibilidad de hacerlo en el árbol directamente. Se encontraron evidencias de daño y al parecer son producidas por dos especies diferentes. Un lepidoptero (No. ref. 21A) produce daño en el interior de la vaina incluyendo a la semilla, dejando únicamente una cascarita contenido los desechos. Esta palomilla ovíparita estando el fruto inmaduro y probablemente lo haga desde que se encuentra en floración. El adulto emerge poco después de que el fruto ha sido tirado. La larva después de alimentarse de la semilla, generalmente sale fuera del fruto y pupa entre la hojarasca, sin embargo en el laboratorio se observó un comportamiento diferente, pues la larva pupa en el interior de la vaina. En cada semilla probablemente se desarrolla únicamente una larva de esta palomilla aunque no todas las semillas presentan daño, pues de cada grupo de 10 semillas colectadas 2 presentaban insectos.

Un coleóptero de la familia Bruchidae (No, ref. 21-B) también produce daño a la semilla en estado larvario. La larva de este insecto se alimenta de las semillas, dejando la capa esponjosa que las rodea casi intacta; sin embargo, y debido a su reducido tamaño, no se pudo observar su comportamiento, aunque es seguro que dicho insecto se alimenta de esta especie, pues se lograron identificar los orificios de salida asociados a este insecto. Ambas larvas (la de la palomilla y la del brúquido) pueden ocupar una semilla simultáneamente, pues se observaron hasta tres orificios producidos por un brúquido y uno por la palomilla en la misma semilla. De la misma manera, no en todas las semillas se desarrollan ambas larvas, pues en algunas semillas se encontraron solo la larva de la palomilla y en otras semillas solo las larvas del brúquido, además de que en otras no se encontraron evidencias de daño. El ataque a D. guianense ocurre a nivel predispersión, y los insectos productores del daño emergen después de que han sido dispersados los frutos. No se encontraron otros insectos asociados a esta especie.

Diospyros digina Jacq. (117-OAL; D-3)
EBENACEAE.

Frutos: bayas de 3 a 4 cm de ancho y 5 a 6 cm de largo, de color negro, semiesféricas y con el ápice aplanado y el cáliz acrescente. Presenta de 6 a 12 semillas por fruto hasta de 3 cm de largo cada una, de color pardo, angulosa y aplanada lateralmente y triangular al corte transversal. Fructificación: agosto a diciembre (enero). Historia de Vida: Tolerante a la sombra!

Las semillas de D. digina fueron colectadas en estado pre y postdispersión. Se hicieron observaciones en el campo en busca

de evidencias del ataque de insectos sobre las semillas. Estas, una vez colectadas, fueron colocadas en recipientes de plástico; en ningún caso se observó daño en las semillas; insectos, dípteros y coleópteros, se alimentan de la pulpa que rodea a las semillas, sin tocar a estas, cuando el fruto ha sido dispersado.

Los coleópteros (No. ref. 117A) y los dípteros (No. ref. 117B) se desarrollan alimentándose, de la pulpa que rodea a las semillas y al momento de llegar al estado de pupa, las larvas de mosca se desplazan a un lugar donde se encuentre hojarasca, en donde se entierran. Mientras tanto los coleópteros se alimentan de la pulpa en estado adulto, sobre todo cuando el fruto ha sido dispersado. Junto con los insectos, el fruto es invadido por patógenos. Para D. digina no existe un insecto asociado exclusivamente a la semilla; de hecho todas las frutas presentaron sus semillas intactas, la invasión ocurre a nivel postdispersión exclusivamente.

Dipholis minutiflora Pittier (96-OAL; D-4)
SAPOTACEAE.

Frutos: bayas de 19 a 22 mm de largo y 5 mm de ancho, de color pardo y forma elipsoide o subesférica, lustrosa y solamente una semilla por fruto. La semilla de 1 a 2 cm de largo y de 1 cm de ancho aproximadamente, elipsoide y de color pardo, brillante y con una pequeña cicatriz basal de 3 a 4 mm de diámetro. Fructificación: enero y febrero, aunque no lo hace anualmente. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas depositadas en el suelo y semillas que aún se encontraban formando parte del árbol progenitor, además se hicieron observaciones de campo en busca de evidencias de daño. Las semillas colectadas se colocaron en recipientes de plástico. En ningún caso se observó evidencia de la presencia de insectos asociados a la semilla tanto en predispersión como en postdispersión. Sin embargo se observaron moscas del género Anastrepha (No ref. 96A) que en estado larvario, se alimentan de la pulpa, pero no de la semilla. Estas moscas, pupan en el interior del fruto. Coleópteros adultos (No. ref. 96-C) también se alimentan de la pulpa, pero en ningún momento lo hacen de la semilla, de la misma forma que larvas de una palomilla (No. ref. 96-B), se alimentan exclusivamente de la pulpa. Por lo tanto, no hay evidencia de daño en las semillas producido por insectos, ni en estado predispersión ni en postdispersión; sin embargo, hay que hacer notar que hay una muy evidente remoción de semillas en el campo, que se supone hacen los roedores, pequeños mamíferos y aves, que no se observaron.

Dussia mexicana (Standl.) Harms. (69-OAL; D-4)
LEGUMINOSAE.

Frutos: vainas de 5 a 10 cm de largo y de 2 a 4 cm de ancho, fusiforme a cilíndrico, de color pardo anaranjado y pubescente. Presenta de una hasta 4 semillas por vaina de 27 a 40 mm de largo y de 15 mm de ancho, de forma elipsoide, aunque irregular, de color verde muy brillante y lustrosas, cubiertas por un arilo anaranjado. Fructificación: mayo a julio. Historia de Vida: Nómada.

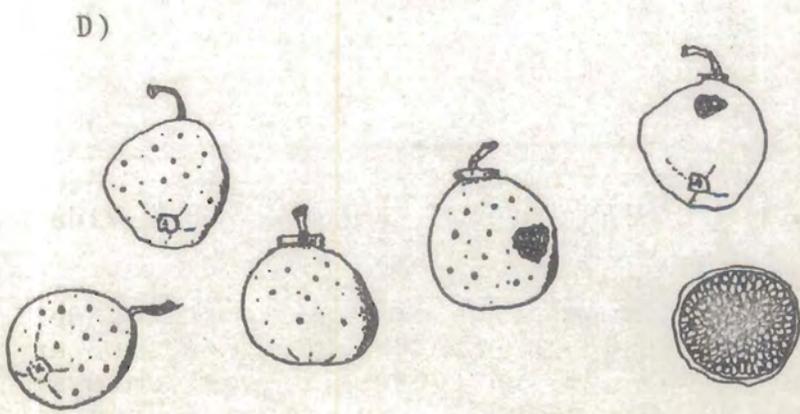
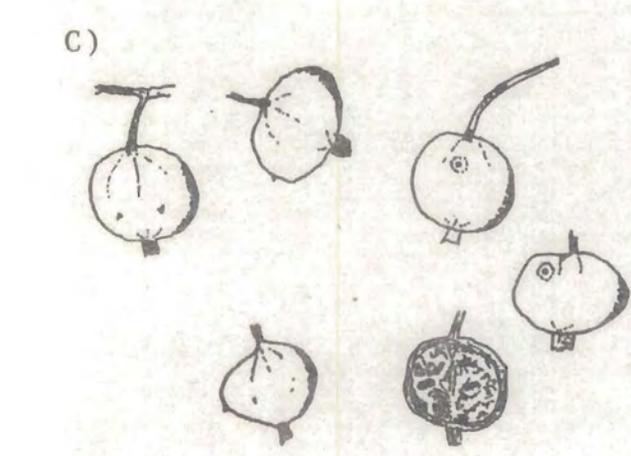
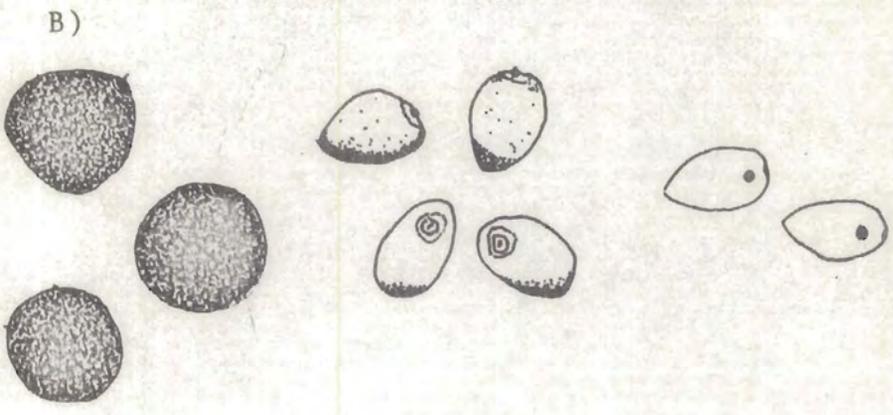
Se colectaron semillas maduras e inmaduras (pre y postdispersión) de D. mexicana. No se hicieron observaciones de campo para las semillas en estado predispersión, debido a que resulta difícil hacerlo en árboles de gran altura; las semillas de esta especie son visitadas por coléopteros de diversas familias, dípteros y lepidópteros, cuando ya han sido dispersadas. En semillas en estado predispersión, no se obtuvieron resultados, sin embargo hay evidencias de que a esta especie la visitan diversos insectos, no cultivados, pues el daño que se observa se parece al que producen larvas de mariposa.

Al madurar la vaina deja expuestas las semillas; estas presentan un arilo de color naranja brillante muy blando y húmedo. Este arilo es fuente de alimentación de coleópteros y larvas de moscas y mariposas, además de patógenos. Los insectos mencionados se desarrollan juntos. La exposición directa al sol de las semillas de esta especie, provoca la pérdida de agua en forma rápida por lo que se puede provocar la muerte de esta, y por consiguiente de las larvas que se alimentan del arilo. En cuanto a la semilla no se encontró ningún insecto asociado a ella, ni evidencias de daño que pudiera suponer una relación con algún insecto y probablemente no exista un insecto depredador de las semillas de D. mexicana.

Faramea occidentalis (L.) A. Rich. (118-OAL; D-5)
RUBIACEAE

Frutos: drupas de 5 a 10 mm de largo y de 12 mm de ancho aproximadamente; de color negro, aunque presentan algunas tonalidades azulosas y violeta; de forma esférica o subesférica y entonces con el ápice plano, con una semilla por fruto. Fructificación: octubre a enero (febrero). Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron frutos directamente de el árbol y frutos del suelo (pre y postdispersión). Estos frutos se colocaron en bolsas de plástico suspendidas de un cordel; igualmente se embolsaron infrutescencias en el campo. En ambos casos se observó que insectos himenópteros en estado larvario, de la



familia Eurytomidae (No ref. 118-A), avispas que generalmente actúan como polinizadores, se desarrollaron en el interior de semillas en predisposición y postdispersión, aunque se reconoció que en éstas últimas las semillas se encontraban invadidas por las avispas en el momento de ser dispersadas.

En cada uno de los frutos unisemillados se observó de uno a tres orificios de cerca de 1 mm de diámetro, muy redondeado y con un reborde en cada orificio. En general, las semillas invadidas son consumidas totalmente y sólo en algunos casos quedaron algunos restos; sin embargo, casi todas las semillas presentaron al menos un orificio; cuatro en cien semillas colectadas no presentaron el orificio, pero ya estaban invadidas por las avispas. No hay forma de reconocer que una semilla se encuentra invadida; la única evidencia que nos permite reconocer a una semilla que ha sido atacada de otra que no, es el orificio que fabrican al emerger los adultos.

Los adultos emergen después de permanecer dentro del fruto hasta cinco semanas, a partir del momento en que se colectó; suponiendo que el insecto se encuentra en el fruto desde antes de la propia formación del fruto la avispa requiere para su desarrollo aproximadamente 7 semanas. Los frutos que fueron aislados en bolsas, aún formando parte del árbol, también permitieron el desarrollo de avispas, lo que nos indica que el ataque efectivamente ocurre en estado predisposición, e incluso antes de la maduración del fruto; por lo tanto es muy probable que las avispas sean polinizadoras y al mismo tiempo ovipositen.

En cada semilla se desarrollan hasta tres larvas como máximo, debido quizá a que una larva más en el interior de la semilla limitaría en mucho la cantidad de alimento disponible. No se observó otro insecto asociado a F. occidentalis

Ficus insipida Willd. (91-OAL; D-5)

MORACEAE.

Frutos: siconos de 3 a 4 cm de diámetro, generalmente esféricos, amarillento-verdoso y con 50-120 semillas, en ocasiones hasta 150, por infrutescencia; ese número no está determinado genéticamente, el número de semillas depende de las avispas de la familia Agaonidae, único medio por cual son polinizadas las flores. Las semillas son amarillentas y de forma variable, muy pequeñas. Esta especie, y en general casi todo el género, fructifica de 2 a 3 veces por año, sin temporada determinada. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

La colecta de frutos se realizó antes y después de la dispersión y fueron colocados en bolsas de plástico, sin embargo rápidamente fueron atacados por hongos, por lo que se decidió

invadidos por hongos, se permitía el desarrollo de insectos. Se observaron gran cantidad de frutos dañados a la sombra del árbol progenitor y aún formando parte de él. El árbol en fructificación es ampliamente visitado por aves colaborando en la dispersión junto con mamíferos (roedores y murciélagos), así como insectos de diversas familias que también se alimentan de sus frutos y semillas, produciéndoles un daño muy evidente.

Pequeñas avispas de la familia Agaonidae, que al momento que polinizan, ovipositan, emergen como adultos al exterior después de que el fruto ha madurado completamente, sin embargo pueden empezar a emerger desde que el fruto aún permanece en el árbol; estas avispas se alimentan de las semillas de F. insipida antes de la maduración del fruto, esto es, en estado predispersión. Gran cantidad de estas avispas emergían días después de que el fruto había sido colectado. No fue posible determinar cuantas avispas se desarrollan en cada fruto, pero sí que en cada semilla hay una sola larva de éstas avispas. Las avispas al emerger producen un pequeño orificio, apenas discernible, que en ocasiones se pierde.

Adultos de Lepidoptera, Diptera, Coleoptera se alimentan de los jugos y nectares que posee el fruto. En estado larvario, además de las avispas, se encontraron larvas de lepidoptero, coleoptero y diptera. La mariposa del género Thecla sp. de la familia Lycaenidae (No ref. 91A), en estado larvario, se alimenta de la masa esponjosa que sostiene a las semillas, y de las propias semillas. Sin embargo, su presencia es rara, pues sólo en una ocasión se encontró. La larva se desarrolla en el interior del fruto y pupa fuera de él, ocultándose entre la hojarasca; al salir del fruto, la larva no produce un orificio de salida ya que el fruto, en la mayoría de las ocasiones, queda desecho por la acción de las aves. En el cultivo la larva emergió después de casi cinco semanas. Esta misma especie se observó, en estado adulto, posándose en los frutos caídos.

Dipteros de la familia Tachinidae, también se desarrollan en estadio larvario, hasta llegar a adultos, en el interior del fruto. Las larvas de estos insectos se alimentan de las semillas, desechos de otros insectos y junto con las moscas de la familia Drosophilidae, ayudan a la putrefacción y a la entrada de patógenos. En cada fruto se observó diferente número de larvas, de todos los participantes, y en todos los casos no hubo más de ocho. En un mismo fruto podían convivir larvas de avispas, moscas, mariposas y coleóptero. De los coleópteros se observaron diversas familias: Staphylinidae, Buprestidae, Curculionidae; en particular especies de esta última familia (Ceratopus tessellatus Champion, No. ref. 91-A y C. subfasciatus Champion, No. ref. (91B) (igual a el de 90A y 83A) son muy evidente, pues grandes cantidades de larvas de esa especie se observaron alimentándose de los frutos.

Los adultos al emerger practican un orificio, si no está hecho, por el cual salen al exterior del fruto. El ataque de

este insecto ocurre a nivel predispersión, de la misma forma que las avispas de la familia Agaonidae, pues se observaron larvas en semillas colectadas en el árbol; es bastante probable que las larvas del curculionido, e incluso de moscas y mariposas, se coman a las semillas cuando estas aun mantienen en el interior a las larvas de las avispas. De la misma forma ocurre cuando aves, reptiles y mamíferos, se alimenta del fruto y come las larvas que se están desarrollando.

Es probable que cada fruto tenga larvas en su interior, sin embargo, son bastantes las semillas sobrevivientes, pues se producen en ocasiones hasta 150 y 200 semillas.

Las avispas de la familia Agaonidae y los gorgojos de la familia Curculionidae se alimentan de F. insipida en estado predispersión, pero emergen una vez que han sido dispersados. El resto de los insectos se alimentan del propágulo en estado postdispersión.

Este género (Ficus sp.) aún no ha sido estudiado debidamente para la región de los Tuxtlas, y no se han delimitado la totalidad de especies; es probable que cada una presente un curculionido distinto.

Todas las especies de Ficus presentan el mismo comportamiento, excepto una especie de este género aun no determinada que presenta los siconos de color rojo, donde no se observaron insectos ni daño. Cada una de las especies colectadas (Nos. ref 90, 105, 120, F.Z.A., F.A.A. y F.Z.B.) presentaron un insecto de la familia Curculionidae como el más importante, (83-A, 90-A, F.A.A. y F.Z.A. son de la especie Ceratopus subfasciatus Champion; F.Z.B. de la especie Ceratopus bisignatus Champion; 105-C posee tres depredadores, que son C. tessellatus Champion, C. dorytomoides Champion, y C. longiclava Champion; La especie de Ficus # 120 posee tres depredadores de semillas: 120-A Ceratopus sp. # 1; 120-B Ceratopus tessellatus y 120-C Ceratopus sp. # 2) en F. Z. A. se detectaron dos especies: C. subfasciatus y Ceratopus sp. # 2), además de las avispas de la familia Agaonidae. El comportamiento de los curculionidos y de las avispas es similar en todas las especies de Ficus colectados.

Los frutos de cada una de las especies son ligeramente diferentes en su forma, así como el sitio de implantación en la rama, pues algunos lo hacen en el peciolo de la hoja y otros en las ramas secundarias. Este género es uno de cuyas semillas son altamente depredados.

Guarea glabra Vahl (1-OAL;D-5 y 5-OAL;D-5) MELIACEAE.
"Gagal".

Fruto: cápsula de 2 a 4 cm de largo y 2 a 4 cm de ancho,

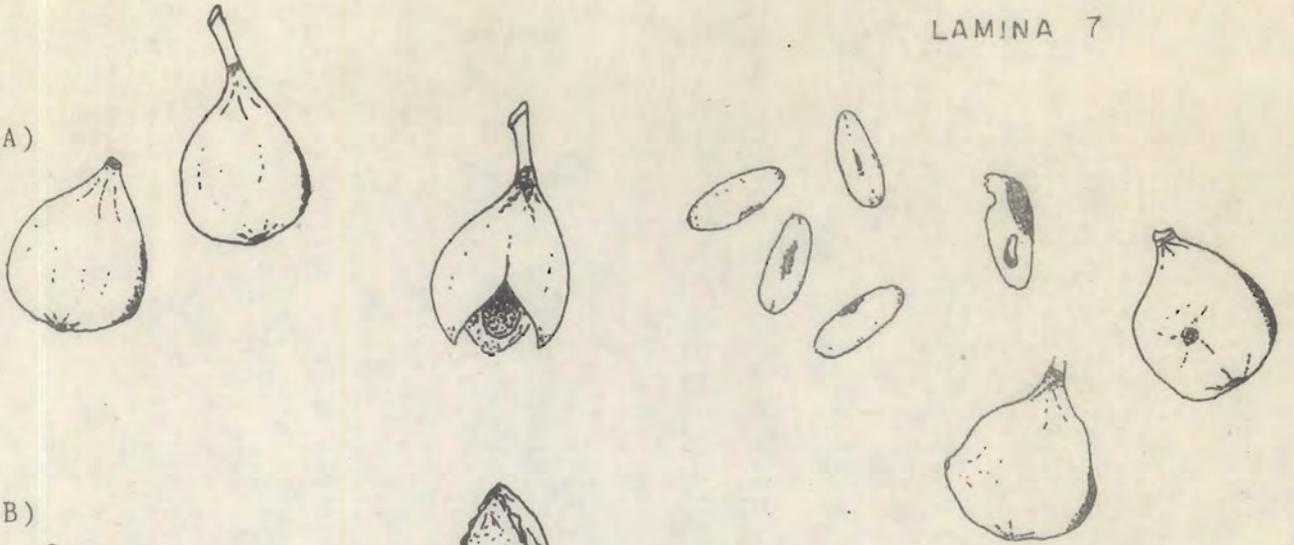
globosa y ligeramente elíptica en su ápice, roja y glabrescente, con 3 o 4 semillas por fruto. Las semillas de 1 a 3 cm de largo y de 1 a 1.5 cm de ancho, de color blanco amarillentas, similares a un gajo o artejo de naranja, triangular al corte transversal, muy lustrosa y rodeada por una sarcotesta anaranjada. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas en el árbol y en el suelo y se colocaron en diversos medios para promover el desarrollo de larvas. Los medios utilizados consistieron en: depositar las semillas en sustrato constituido por hojarasca humedecida constantemente, tierra y solamente algodón. Además se separaron las semillas maduras del fruto con el fin de observar si una larva se alimentaba exclusivamente de las semillas o incluso se alimentaba del fruto o arilo. Esta especie es frecuentemente visitada por aves y mamíferos; Daniel Navarro (1985) reporta la presencia de semillas de ésta especie en madrigeras de roedores y murciélagos. G. glabra es visitada ampliamente por diversos grupos de insectos: Coleópteros, Dípteros Lepidópteros e Hymenópteros y todos ellos relacionados de alguna manera a las semillas. Son las moscas de la familia Stratiomyidae quienes se encargan de aprovechar los residuos de otros insectos y de la semilla en estado de pudrición; la familia Drosophilidae también interviene en la relación en el momento en el que el fruto está en pudrición. Estas moscas pupan en el interior del fruto y no es hasta que después de 4 semanas que emergen como adultos. Coleópteros de la familia Staphylinidae se alimentan de la semilla en las mismas condiciones de pudrición. Estos insectos invaden al fruto en estado de postdispersión, mientras que los curculionidos lo hacen en predispersión. El huevecillo del curculionido es depositado en el fruto estando éste aún inmaduro, y la larva se desarrolla en el interior del fruto alimentándose exclusivamente de las semillas y emerge una vez que el fruto ha madurado y ha sido dispersado. En cada semilla sólo se desarrolla una larva, y esa larva sólo se alimenta únicamente de esa semilla, pues no se traslada a otra; es posible encontrar en un mismo fruto hasta dos larvas de esta especie, pero al mismo tiempo es posible observar hasta cinco larvas de la mosca Stratiomyidae, y una cantidad mayor de Drosophilidae. El curculionido tarda en emerger casi 10 semanas, y al salir al exterior fabrica un orificio con un reborde redondeado, sobre la superficie del fruto. En esta especie se observó una pequeña marca en el fruto probablemente asociada a la oviposición del curculionido. La gran mayoría de los frutos presentaron evidencias de daño, y muy pocas semillas estaban salvas del ataque de los mencionados insectos. Asimismo se observaron Hymenópteros de la familia Eurytomidae, pero es muy probable que estos se hayan desarrollado en el interior del fruto desde antes de la maduración de éste, pues esta familia está caracterizada como polinizadores y probablemente ovipositan en ese momento.

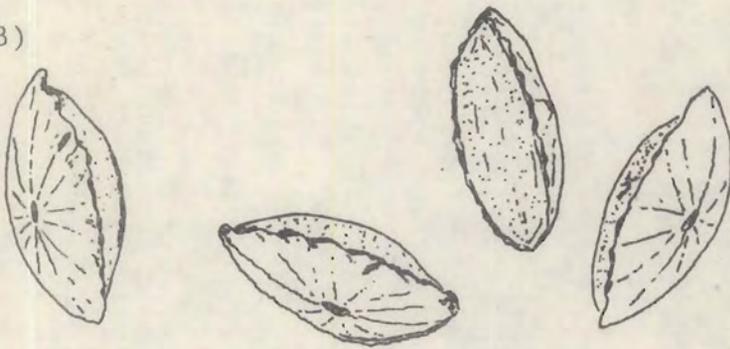
La palomilla (No ref. 50AL), presenta el mismo comportamiento que el mostrado por el curculionido, sólo que ésta pupa en el exterior del fruto y emerge después de 5 semanas. Los

LAMINA 7

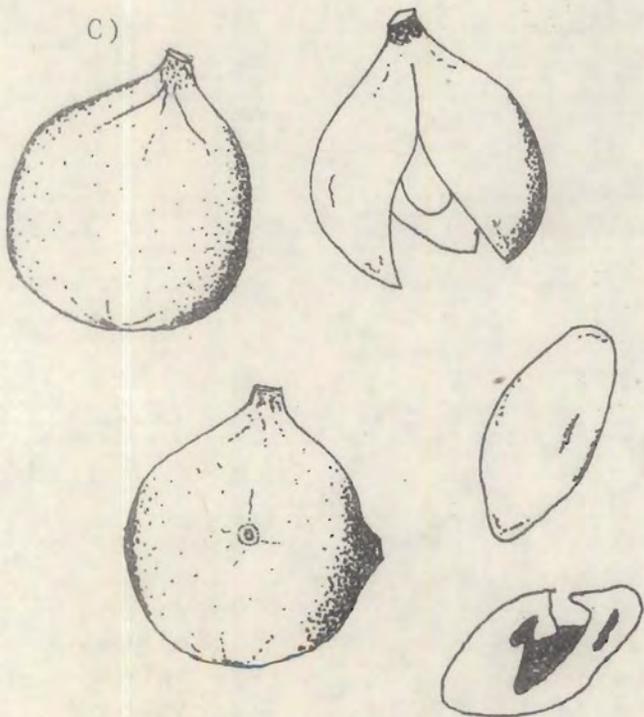
A)



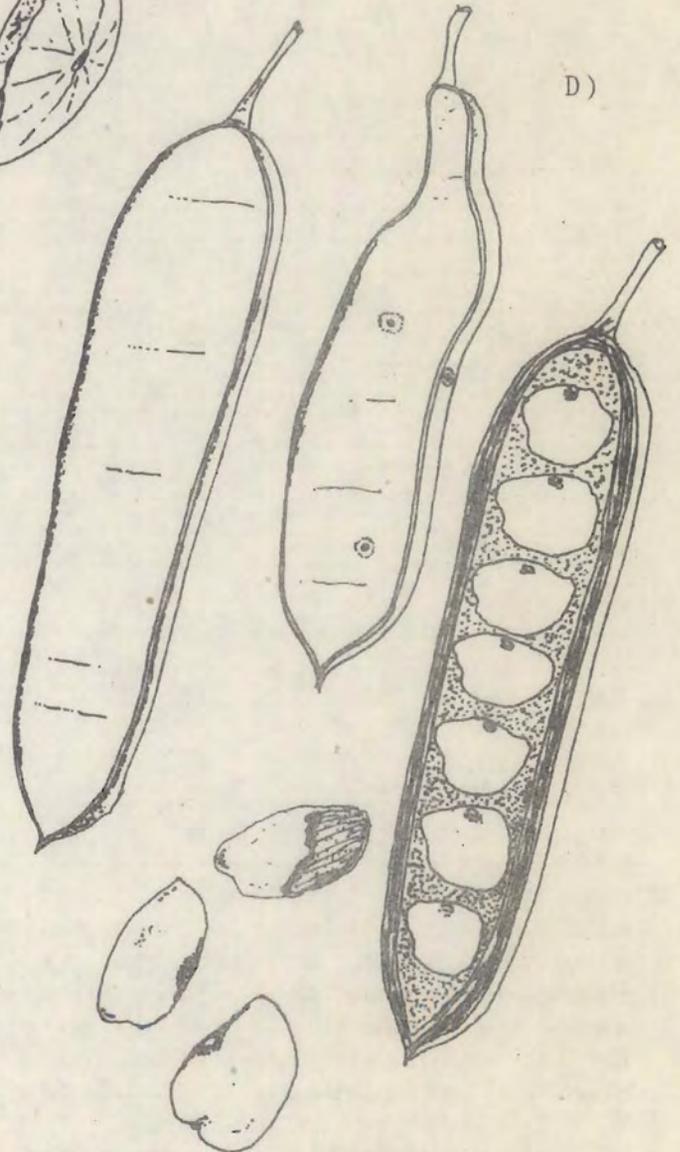
B)



C)



D)



desechos producidos por la palomilla son aprovechados por la mosca de la familia Stratiomyidae (No ref. OAL-5A), así como también los producidos por el curculionido (Conotrachelus sp. # 2. No. Ref. 1-A).

Hay una variedad de Guarea sp. denominada Guarea bijuga, que presenta características físicas muy diferentes de las de Guarea glabra; existe confusión en cuanto a la identidad, si es una especie diferente o no, pues aunque presenta diferente tamaño de frutos, distinta etapa de fructificación y de floración, diferencias en el tamaño de los frutos, en la talla de los individuos adultos, así como la edad de la primera reproducción, además de que al parecer requieren de ambientes diferentes para su desarrollo. Por ello se colectaron semillas de G. bijuga y se colocaron en los recipientes ya mencionados, sin embargo no se observaron evidencias de daño tan fuertes como en G. glabra, pues solo se encontraron y cultivaron avispas de la familia Eurytomidae, probablemente de la misma especie que la observada en el 'gagal'. Estas, como se mencionó, son polinizadores y probablemente ovipositan en esos momentos, desarrollándose la larva en el óvulo fecundado de la flor. Al emerger producen un orificio en forma de cráter. Sólo se observó una sola larva por semilla, pero en cada fruto podía haber hasta dos orificios, señal de que probablemente sólo dos larvas se desarrollan en cada fruto. Esta variedad es tolerante y crece en lugares sombríos, generalmente es de talla baja y no florece masivamente; Sólo se observó a este insecto y aunque también se observó en G. glabra, la intensidad del daño podría ser un factor que debiera considerarse para definirlos como dos especies diferentes.

Guarea grandifolia A. Dc. (18)

MELIACEAE "Sabino"

Fruto: cápsula de 5 a 8 cm de largo y de 3 a 6 cm de ancho globosa y piriforme de color pardo anaranjada, pubescente y de 9 a 16 (18) semillas por fruto. Las semillas de 1.5 a 2.5 cm de largo y de 1 a 1.5 cm de ancho, en forma similar a la de un artejo de naranja; en corte transversal presenta una forma triangular; la semilla está rodeada por una sarcotesta anaranjada muy brillante y dura. Fructificación: enero a marzo (junio). Historia de Vida: Nómada.

En esta especie se siguió el mismo tratamiento de colecta, observación y cultivo que el de las especies anteriores. Aunque se observó daño en la sarcotesta, y no en la semilla, no fue posible asociarlo a ningún insecto. La semilla tanto en estado predispersión como en postdispersión permanece intacta, sin recibir daño alguno, pues la gran mayoría de las semillas observadas se encontraron intactas; otras se encontraron con evidencias de daño debido a invasión de patógenos. Probablemente el daño observado en la sarcotesta sea debido a roedor. Por lo que para esta especie sólo se observaron evidencias de daño.

Hampea nutricia Fryxell (110-OAL; D-5)
MALVACEAE.

Frutos: cápsulas de 1 a 2 cm de largo y de 1 cm de ancho, ovoide elipsoide, de color verde grisáceo y verde amarillento al secar, pubescente por dentro, y dehiscente por 3 líneas; presenta de 2 a 4 semillas por fruto y cada una puede medir entre 7 y 8 mm de largo y 4 a 6 mm de ancho, de color negro, brillantes, elipsoides y con un arilo blanco, que al ser removidos deja una cicatriz grisácea muy evidente. Historia de Vida: Pionera.

En esta especie no se observaron evidencias de daño ni la presencia de los insectos. Se colectaron semillas en pre y postdispersión y fueron colocadas en recipientes de plástico y no se observó ni cultivo ningún insecto; en el campo tampoco se observaron semillas dañadas y aparentemente no hay remoción.

Inga brevipedicellata Harms. (4)
LEGUMINOSAE. "Vaina"

Fruto: vaina que mide de 15 a 25 cm de largo y de 2 a 4 cm de ancho; las costillas secundarias de 3 a 8 mm de grueso; cada vaina presenta entre 8 y 15 semillas y miden de 1.5 a 2 cm de largo, con una forma elipsoide, verdosa y rodeadas por un arilo semiespongoso de color blanco, comestible. Fructificación: agosto a octubre. Historia de Vida: Nómada.

A esta planta la visitan varias especies de Dipteros, Coleopteros, y Lepidopteros. Básicamente son los lepidópteros los que se alimentan de la semilla y los insectos de los otros grupos utilizan el resto de la vaina para alimentarse. Las semillas colectadas, en estado pre y postdispersión se colocaron en recipientes de plástico con tierra húmeda como sustrato; sin embargo, en ningún caso se tuvo resultado, pues las larvas de mariposa murieron en estado de pupa. Se pudo reconocer que este insecto invade las semillas en estado predispersión. Cada larva de palomilla se alimenta exclusivamente de una semilla, y en cada una de ellas solo se observó una larva. Esta larva al completar sus diferentes estadios pupa en el interior de la vaina. El daño que produce la palomilla va acompañado de una pudrición e invasión rápida de patógenos.

Lonchocarpus cruentus Lundell. (129)
LEGUMINOSAE.

Frutos: Vainas en una infrutescencia de 13 a 25 cm de largo con vainas de 6 a 13 cm de largo y 2 a 3 cm de ancho, pardo negruzcas, aplanadas con el cáliz persistente y de 1 a 6 semillas por fruto. Semillas de 10 a 20 mm de largo y de 6 a 8 mm de ancho, reniformes de color pardo verdosa y lustrosas. Fructificación: agosto y septiembre. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas en estado postdispersión y semillas que aún formaban parte del árbol progenitor, y se colocaron en recipientes de plástico protegidos con una malla fina. Se hicieron observaciones en el campo y se hizo evidente que el daño producido es debido a insectos. El daño es muy intenso, pues prácticamente todas las semillas son utilizadas. Se observaron insectos de las familias Cerambycidae y Bruchidae, además de pequeñas moscas de la familia Drosophilidae; éstas últimas principalmente asociadas a la vaina. Las semillas de esta especie son invadidas por el cerambicido Lepturges sp. (No. ref. 129A, determinado por R.A. Terrón, 1986) en estado predisposición y al caer el fruto maduro, el insecto emerge en estado adulto. En ocasiones la semilla es invadida cuando se encuentra en el suelo. La larva del cerambicido se alimenta por completo de una sola semilla, en el caso en el que la vaina sólo tenga una; en el caso en el que haya más de una, el cerambicido se alimentará de una segunda semilla sin comersela totalmente. Se observó dos larvas como máximo en cada vaina y no todas las vainas están invadidas; en las que sí lo están, no todas las semillas son atacadas; aproximadamente una de cada tres semillas colectadas se encontraba invadida. La larva produce un orificio irregular en la pared de la vaina al emerger. Un alto porcentaje de semillas germinan a pesar de que la larva del cerambicido se encuentra alimentándose de los cotiledones; sin embargo, la plántula surgida muere rápidamente y la larva completa su desarrollo hasta el estado adulto. En ocasiones las semillas germinan en el interior de la vaina con el insecto en su interior, pero en estos casos también la plántula muere rápidamente, incluso sin extender debidamente la lámina foliar; lo anterior promueve la entrada de patógenos y consecuentemente se provoca la muerte del insecto, cuando se encuentra en estado de pupa.

Al mismo tiempo, un brúquido (No. ref. 129 B) aún no determinado, se alimenta de las semillas de L. cruentus, el daño producido es diferente en forma y tamaño del producido por el cerambicido, en este caso el orificio de salida producido por el insecto es regularmente redondeado. Ambos insectos viven en forma separada, es decir que en una misma semilla no se encuentra a las dos larvas al mismo tiempo.

Diversos grupos de mamíferos utilizan este recurso en forma abundante, pues se encontraron en el campo gran cantidad de vainas con un daño similar al que hacen los roedores en otras especies. Se ha reportado que en madrigeras de murciélagos así como en los abazones de algunos roedores se han observado semillas de esta especie (Daniel Navarro, 1985).

El ataque a esta especie ocurre a nivel prespersión y los insectos adultos emergen hasta que la semilla ha sido dispersada.

Lonchocarpus guatemalensis Benth. (57)
LEGUMINOSAE.

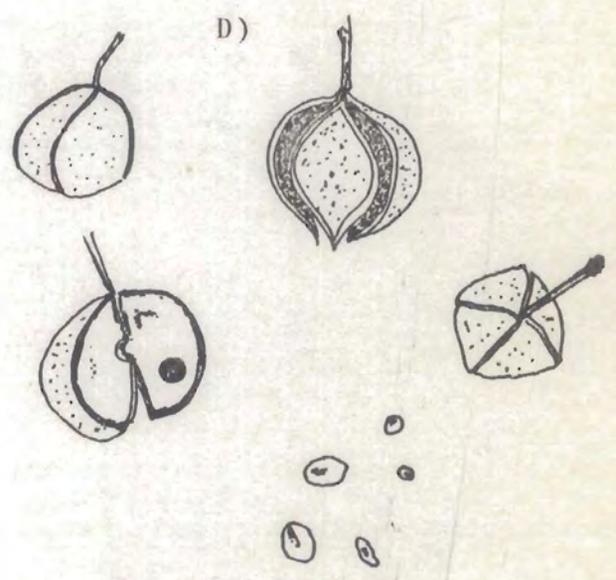
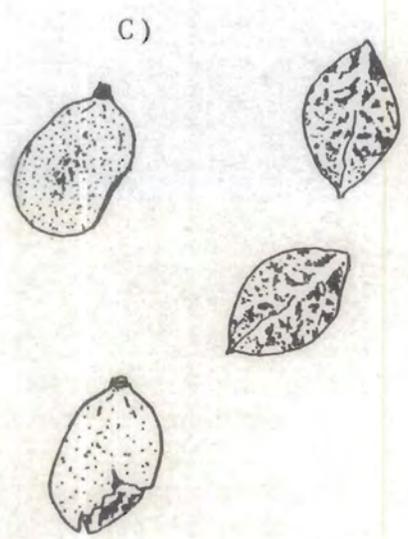
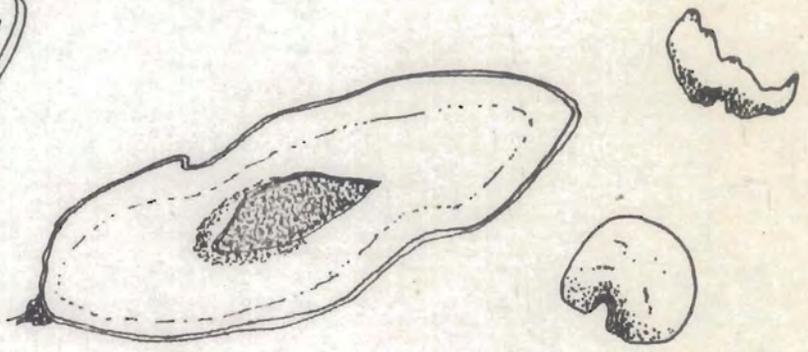
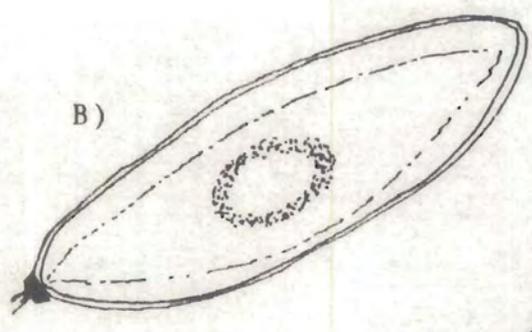
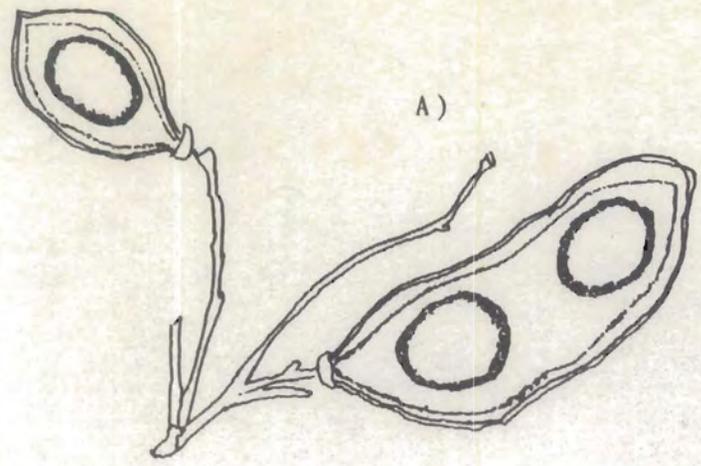
Frutos: vainas en una infrutescencia de 10 a 20 cm de largo, de 6 a 18 cm de largo y 2 a 3 cm de ancho, amarillentas cuando maduras y pardas al secar, aplanadas, con ambos extremos agudos, con el cáliz persistente. La vaina puede presentar de 1 hasta cinco semillas, de 2 a 3 cm de largo y de 2 cm de ancho. Presentan una testa papirácea muy delgada de color pardo. Las semillas, al igual que en L. cruentus germinan dentro de la vaina. Fructificación: julio a septiembre. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas y se colocaron en las mismas condiciones que la especie anterior y se observaron evidencias de daño sobre las semillas; sin embargo, no se observó ningún insecto o agente productor del daño. Se hicieron cortes a las semillas con evidencia de daño en búsqueda de larvas y no se observaron a éstas. A las cinco semanas de estar en observación, emergió un cerambicido adulto identificado como Lepturges sp., mismo género observado en L. cruentus. Este insecto desarrolla todos sus estadios inmaduros en el interior de la semilla. Cada larva utiliza exclusivamente una semilla y en cada una de ellas sólo se observó una larva; al emerger el insecto rompe la pared de la vaina produciendo un orificio irregular. En algunas ocasiones se observó que las semillas germinaban en el interior de la vaina y el insecto emergió poco tiempo después. Sin embargo, la plántula muere rápidamente y el insecto se sigue desarrollando. En este momento participan muchas moscas de la familia Drosophilidae alimentándose de los restos de la plántula y de la vaina, sin incluir a la semilla. Dado que la vaina es indehisciente en muchas ocasiones se pudren en el interior, y cuando el insecto se está desarrollando puede ser atacado por los patógenos.

En la vaina se presentan de 1 a 5 semillas, pero no todas son invadidas, en la mayoría de los casos se observaron no más de dos semillas atacadas. De 50 semillas colectadas aproximadamente 15 se encontraban invadidas.

El ataque a L. guatemalensis ocurre a nivel predispersión, y los insectos emergen cuando las semillas han sido dispersadas.

Mappia longipes Lundell (102)
ICACINACEAE.



Fruto: drupa de 15 a 20 mm de largo y de 16 a 18 mm de ancho, elipsoide, roja a negra según el grado de madurez y con una semilla. Pireno de 15 a 19 mm de largo y de 13 mm de ancho, amarillento, ligeramente engrosado en su contorno. Fructificación: abril a julio. Historia de Vida: Tolerante a la sombra, llega a tener alturas de 10 a 15 m cuando adulto.

Se colectaron semillas no dispersadas aún y semillas dispersadas en las cercanías del árbol. Se colocaron en condiciones similares a las de especies anteriores y se hicieron observaciones en el campo. Esta especie es visitada por diversos grupos de animales, entre los cuales se encuentran mamíferos, aves e insectos de diversos órdenes, como son lepidópteros, coleópteros y dípteros. La pulpa que rodea la semilla parece ser muy apreciada, pues se observaron muchas semillas desprovistas de esa pulpa y sin embargo no se observaron con evidencias de daño, ni antes ni después de dispersadas. Se desarrollaron larvas de Lepidoptera y de Diptera (No. ref. 102B y 102C respectivamente) alimentándose de la pulpa exclusivamente. El número de larvas por fruto no se observó con claridad, pues una sola larva de mariposa o mosca recorre varias semillas. La palomilla emerge como adulto después de 7 semanas, mientras que la mosca lo hace después de 3 semanas.

Se encontraron coleópteros de la familia Anthribidae, (Ormiscus sp. # 1, No. ref. 102-A) pero aparentemente no tiene relación con la semilla ni con la pulpa, pues sólo se les vio ocasionalmente y en estado adulto. La fructificación ocurre casi simultáneamente por lo que la mayoría de los frutos, son invadidos por grandes cantidades de insectos que se alimentan exclusivamente de la pulpa; la invasión ocurre en estado de postdispersión.

Mortioniodendron guatemalense Stand. & Steyer (65OAL;D5)
TILIACEAE.

Fruto: cápsula de 13 a 18 mm de largo y de 11 a 17 mm de ancho, de forma subesférica, verde grisáceo, papiloso y con una a cuatro semillas por fruto, de 7-8 mm de largo y de ancho, aunque hay también semillas que tienen un tamaño de 2-3 mm de largo y ancho; esféricas, de color negro brillantes y en la base un arilo anaranjado al madurar. Fructificación: septiembre a noviembre (enero y febrero). Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron frutos maduros no dispersados y frutos ya dispersados y se colocaron en recipientes de plástico sin ningún tipo de sustrato. Las observaciones en el campo permitieron reconocer que la cápsula aparentemente no presenta daño, ni en estado predispersión ni en postdispersión, aunque posteriormente se hizo evidente que las semillas se encontraban invadidas. Esto sugiere que la semilla fue invadida en estado de inmadurez del fruto, de tal forma que las marcas de oviposición quedaran

borradas u ocultas.

El tamaño de las semillas y su número en cada cápsula es variable; cada una de las semillas esta contenida en un lóculo y está separada de las otras, pero unidas a un mismo eje. No se detectó la presencia del insecto productor del daño, pues las cápsulas se encontraban enteras y sin daño aparente. Después de 14 semanas de colectadas emergio un curculionido adulto (Anthonomus sp. # 1; No. ref. 63, 64, 65 OAL), el cual durante su estado larvario se alimenta de las semillas de M. guatemalense. La invasión ocurre a nivel predisposición; los huevecillos, son depositados sobre la cápsula, y una vez aparecida la larva, esta se traslada a las semillas. Cada larva se alimenta de una semilla, si ésta es lo suficientemente grande, o de dos o tres si son pequeñas; si el insecto invade una cápsula con cuatro semillas, es probable que al menos una escape de la depredación; si invade una cápsula con una sola semilla no hay escape de las semillas. Solo se desarrolla una larva por cápsula, donde permanece hasta el estado adulto; aunque todas las cápsulas colectadas resultaron invadidas, hubo una gran cantidad de semillas que no resultaron dañadas, pues de cada semilla invadida hubo cinco que escaparon.

A pesar de que la cápsula es dehiscente, en la mayoría de los casos se mantiene cerrada y, al emerger el adulto fabrica un orificio redondeado en la pared de la cápsula por donde sale al exterior; dicho orificio mide aproximadamente 2 mm de diámetro.

El arilo no es utilizado como alimento, y en general las semillas no son atacadas por patógenos. Es conveniente mencionar que Anthonomus sp. # 1 es una especie no descrita anteriormente y que su relación con M. guatemalense tampoco ha sido reportada con anterioridad. (Ch. W. O'Brien, com. pers.)

Mansoa hymenaea (DC.) A. Gentry
BIGNONIACEAE. "Tapani"

(116-OAL; D-2)

Fruto: cápsula bivalvada, linear muy comprimida rugosa y con los bordes realzados; la superficie interna es lisa, lustrosa, de color amarillo claro y con numerosas semillas aladas, oblongas de 1.3 a 2 cm de largo y 3.8 a 6.7 de ancho; de color verde con manchas cafés y amarillas. El ala de la diáspora es marginal semejjando dos alas laterales, no diferenciadas del cuerpo de la semilla, lisa, lustrosa, glabra, papirácea en el centro y membranacea hialina en los bordes, margen entero en las partes superior e inferior, lacerado en los extremos; esta planta presenta un olor fuerte que puede ser desagradable semejante al del ajo. Fructificación: octubre y noviembre. Forma de Vida: Bejuco leñoso.

Se colectaron semillas en estado predisposición y semillas en

estado postdispersión. Se colocaron en recipientes de plástico de boca ancha y cubiertos por una malla fina, que contenían como sustrato hojarasca y tierra húmeda. En el campo se observaron gran cantidad de cápsulas mostrando las semillas evidencias de daño; las semillas en postdispersión presentaron evidencia mayor de depredación por insectos, en tanto que las semillas en predispersión no. Sin embargo, en el cultivo se observó que los insectos se desarrollaron en semillas de predispersión. Un curculionido, en estado larvario, (Philina bicristata Champion, con el número de referencia 116-B) se alimenta de las semillas de esta especie, invadiéndolas en estado predispersión, pero emergen cuando la cápsula ha caído al suelo.

El número de semillas, que posee cada cápsula, no fue posible contar pues la gran mayoría de ellas, son atacadas e inutilizadas, y en muchos casos desaparecidas. En una cápsula se obtuvieron 6 insectos adultos, pero evidentemente había más larvas en el interior. Cada larva se alimenta de más de hasta cuatro semillas contiguas, desplazándose de una a otra. La larva pupa en el interior de la cápsula, o en el interior de la semilla, cubriéndose con una tela, fabricada por ella misma; al cabo de 5 semanas de permanecer como pupa, emerge el adulto. Al hacerlo rompe la tela que lo cubre y si está aún dentro de la cápsula, fabrica un orificio a través del surco; si ha pupado en el interior de la semilla rompe la cubierta papirácea. Generalmente las semillas, aún después de ser dispersadas, se mantienen agrupadas en 4 o 5 individuos. Este agrupamiento es debido a que entre esas semillas se encuentra la bolsa que contiene a la pupa; es necesario mencionar que no siempre son separadas de la cápsula.

El ataque a esta especie ocurre a nivel predispersión siendo el único responsable Philina bicristata pues no se observaron otros insectos asociados a la semilla

Nectandra ambigens. (Blake) C.K. Allen (32-OAL; D-5)
LAURACEAE.

Fruto: drupa, en una infrutescencia de 10 a 25 cm de largo, de 25 a 35 mm de largo y 23 mm de ancho, elipsoide, de color negro brillante y sólo una semilla por fruto. Endocarpo presente de 18 a 28 mm de largo y hasta 20 mm de ancho, de forma elipsoidal, pardo amarillentos, las semillas presenta cotiledones con un color característico morado-rosado. Fructificación: septiembre a noviembre. Historia de Vida: Nómada.

De la misma forma que en especies anteriores, se colectaron semillas en estado pre y postdispersión y se colocaron en los recipientes de plástico, con un sustrato consistente en tierra humedecida, hojarasca y algodón húmedo. Se hicieron observaciones en el campo solamente en semillas dispersadas.

La evidencia en el campo no fue muy abundante por la poca cantidad de frutos observados; sin embargo, se reconoce que existe daño sobre las semillas, incluso algunas germinaban a pesar de encontrarse dañadas. El daño consiste en un orificio redondeado de cerca de 1 mm de diámetro y rodeado de un halo blanquecino que se observó en distintas partes del propágulo y en un gran porcentaje de esas semillas; al hacer un corte transversal de la semilla, se observó en el interior una caverna, fabricada por el insecto, conectada a una serie de túneles.

Moscas, coleópteros, mamíferos y aves, utilizan la pulpa como alimento. Grandes cantidades de un coleóptero de la familia Scolytidae, aún no identificado (No. de ref. 32A), que se observó alimentándose de los cotiledones durante su estado larvario. Prácticamente todos los frutos colectados poseían varios orificios, por donde emergen los insectos; cada uno de ellos mide aproximadamente 0.5 mm. En cada una de las semillas se observaron entre 2 y 3, de lo que se puede deducir que, en general, en cada semilla hay entre 2 y 3 larvas. El adulto recorre el interior de la semilla desplazándose por entre los túneles, fabricados por larvas, y probablemente oviposita en el interior. Una semilla puede germinar cuando se encuentra dañada o cuando el insecto se encuentra en su interior; la plántula llega a sobrevivir y probablemente llegar a estadios posteriores.

El ataque ocurre a nivel predisposición, aunque los adultos siguen alimentándose de la semilla después de haber sido dispersadas. El daño producido aparentemente es muy alto, pues las semillas son invadidas por varios insectos a la vez y estos las recorren constantemente.

Se encontró una larva de lepidóptera pero no es seguro que se alimente de las semillas, pues su presencia probablemente sea incidental.

Nectandra globosa (Aubl.) Mecz. (107)
LEGUMINOSAE.

Esta especie presenta un enorme parecido con el fruto de Nectandra ambigens en cuanto a su forma, pero ligeramente más anchas y menos largas en los cotiledones rosados tenuemente; es escasa en la zona del cerro del Vigía y más abundante en la zona del pedregal, al oeste de la estación. Su periodo de fructificación es similar también a la mencionada especie.

Se colectaron semillas maduras e inmaduras, pre y postdispersión, y se colocaron en recipientes y condiciones similares a las especies anteriores. La larva y el adulto de un coleóptero de la familia Scolytidae (No. ref. 107A), similar al encontrado en N. ambigens, se alimentan de los cotiledones de N. globosa y producen una serie de túneles y cavernas dentro de la semilla que en ocasiones terminan con ella. — Beatriz Córdova

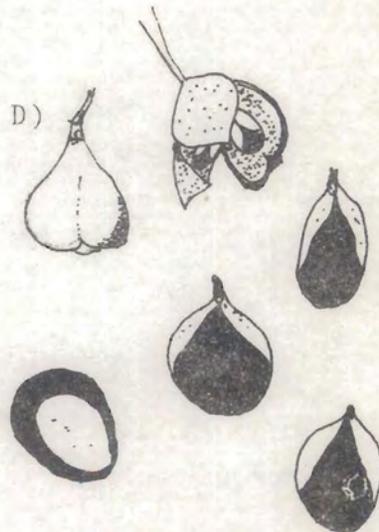
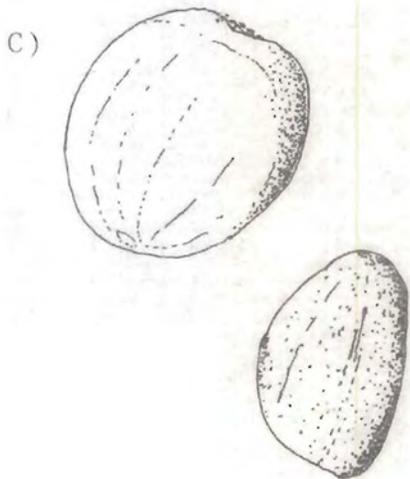
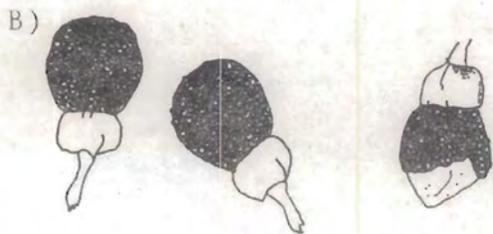
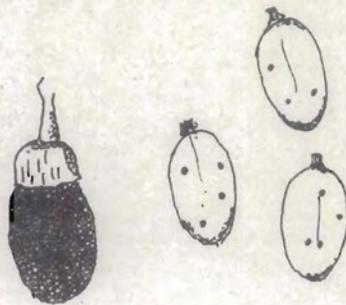
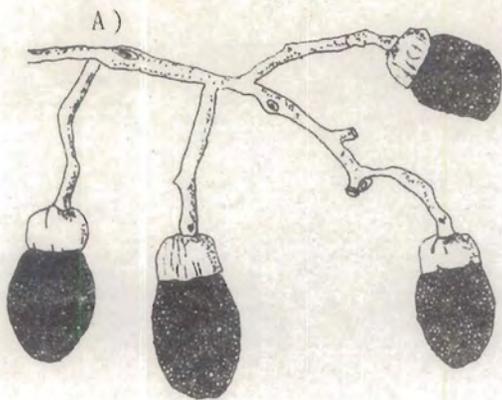
(1985), reporta un escolitido alimentándose de esta última y el daño por ella mencionada parece ser el mismo: un orificio redondeado rodeado por un haz blanquecino.

También se encontró que la larva de un Curculionido (Heilipus sp. # 1, No. de Ref. 107-B) se alimenta de la semilla. Este insecto después de 8 semanas aproximadamente emerge y únicamente se relaciona con la semilla en estado larvario, mientras que el escolitido, además lo hace en estado adulto.

Se observó que el curculionido, sólo se alimenta de una semilla, mientras que el escolitido lo hace de varias, mudándose constantemente de semilla. Sin embargo, tanto el curculionido como el escolitido pueden alimentarse simultáneamente de la misma semilla, ya que el curculionido generalmente no termina con ella; el resto puede ser ocupado por el escolitido. No se observó que el gorgojo se desarrollara en ausencia del escolitido, en cambio el escolitido se alimenta de la semilla a pesar de la ausencia de curculionido.

Una semilla de N. globosa soporta sólo una larva de curculionido, pero el número de escolitidos es indeterminado. No se encontraron insectos asociados a la pulpa, pero probablemente larvas de Diptera y otras familias de coleópteros aprovechan este recurso. El gorgojo ataca a la semilla en estado predispersión, mientras que el escolitido lo hace en postdispersión; ambos emergen una vez que ha sido dispersado el fruto.

En el campo se observaron una gran cantidad de semillas perforadas, dicho orificio es el que fabrica el escolitido y aún así las semillas germinan rápidamente. Se encontraron algunas plántulas con los cotiledones y estos se encontraban aún con las perforaciones mencionadas.



Omphalea oleifera Hemsl. (101)
EUPHORBIACEAE. "Corcho"

Fruto: baya de 40 a 50 mm de largo y 50 a 60 mm de ancho, con dos y hasta cuatro semillas (3) por fruto, son subglobosas y ligeramente aplanadas, triangulares al corte transversal, y de color grisáceo, miden entre 20 y 30 mm. Fructificación: entre 2 y 3 veces en el año, en periodos irregulares. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron frutos maduros e inmaduros y semillas separadas de la pulpa y se colocaron en recipientes de plástico. Se observó que la pulpa que rodea a las semillas es visitada ampliamente por coleópteros de diversas familias, pero principalmente dípteros de la familia Stratiomyidae. El coleóptero Onthophagus rhinolophus Har (No. ref. 101-A, determinado por M. A. Morón) de la familia Scarabaeidae, un insecto típicamente coprófago, fabrica su nido con restos de excretas animales (Moron, 1979), fue visto en forma muy abundante, probablemente alimentándose de la pulpa de O. oleifera, lo que hace suponer que quizá sea utilizada para la fabricación del nido y eventualmente alimentar a la larva. En ningún momento se observaron huevecillos ni larvas de esta especie sobre la pulpa. La invasión de O. rhinolophus sobre la pulpa de O. oleifera ocurre a nivel postdispersión. Las moscas que intervienen se alimentan de la pulpa facilitando la llegada de patógenos y la pudrición del fruto. Estos insectos utilizan a las semilla si se encuentra en estado de pudrición.

Paullinia pinnata L. (125-OAL; D-3)
SAPINDACEAE.

Frutos: cápsulas ampliamente acorazonadas, de 2 a 4 cm de longitud, redondeadas a truncadas y abruptamente acuminadas en el ápice; la punta de la base gradualmente estipitada, de color rojo, que rodea a tres semillas al corte transversal. Las semillas, normalmente tres en cada cápsula, son de forma elipsoide, de 1 a 3 cm de largo, negras, brillantes, parcialmente cubiertas por un arilo blanco. Fructificación: febrero y marzo. Historia de Vida: Bejuco. Las semillas han sido reportadas como tóxicas por Standley (1928).

Se colectaron semillas maduras y dispersadas, a la sombra del progenitor y se colocaron en recipientes de plástico cubiertos por una malla fina. Se hicieron observaciones de campo en busca de evidencias de daño o presencia del agente causal del daño.

Las semillas al madurar y caer al suelo, no muestran

evidencias de daño; sin embargo, dos meses después la semilla muestra señales de que en el interior existe una larva que se alimenta de los cotiledones al aparecer pequeñas perforaciones sobre la testa de la semilla, con reducidas cantidades de desechos asomándose por el orificio. Al abrir la semilla la larva se encuentra en el interior, lo que hace suponer que la invasión ocurre a nivel predispersión.

La larva que inequívocamente se alimenta de la semilla (Stereodermus sp. #1, No. ref. 125-B), fabrica una serie de túneles en los cotiledones quedando únicamente la testa. La larva, perteneciente a la familia Brentidae, sólo se alimenta de una semilla y no se traslada a otra; en cada una de ellas sólo se observó una larva. El arilo no es utilizado, pero es una fuente de patógenos que provocan la pudrición del fruto. Los patógenos, generalmente hongos, provocan la muerte de un gran número de larvas y pupas; debido a ello no se obtuvo ningún adulto, pues todas murieron antes de llegar a ese estado.

La larva de una palomilla (no. ref. 125-A), fue observada recorriendo las semillas, pero no fue posible ver si se alimenta de ellas.

Moscas en estado larvario, de la familia Drosophilidae invaden a las semillas en estado postdispersión, y generalmente lo hacen cuando el fruto se encuentra en pudrición.

En resumen, el principal ataque es llevado a cabo por las larvas de bréntidos y ocurre a nivel predispersión. Los otros insectos visitan a las semillas únicamente en estado postdispersión y no están relacionadas con la semilla.

Los insectos de la familia Brentidae generalmente vive bajo los troncos o ramas de árboles muertos por lo que la relación de Stereodermus con P. pinnata puede ser incidental (Ch. O'Brian, com. pers.)

Pimenta dioica L.
(100) MYRTACEAE. "patololote"

Frutos: bayas de 9 a 12 mm de largo y de ancho, verde amarillentas y negruzcas, subglobosas, aplanadas en el ápice, cáliz persistente y 1 a 2 semillas por fruto, de 5 a 6 mm de largo y 4 a 5.5 mm de ancho, verdosas y semiesféricas. Fructificación: noviembre a diciembre. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Las observaciones de campo no mostraron evidencias de daño ni presencia de insectos asociados en las semillas de esta especie.

Pithecellobium arboreum (L.) Urban (21-OAL; D-4)
LEGUMINOSAE.

Fruto: vaina de 6 a 15 cm de largo y de 1 a 2 cm de ancho, de color rojo en el exterior y de color crema por dentro, retorcida y arrugada, con pubescencia de color pardo y de 12 a 15 semillas por fruto que miden de 1 a 1.5 cm de largo y 1 cm de ancho, de forma elipsoide, negras, brillantes y péndulas del fruto por medio de un funículo blanco. Fructificación: mayo a julio. Historia de Vida: nómada.

Se colectaron semillas dispersadas, a la sombra del progenitor y semillas no dispersadas, las cuales fueron colocadas en recipientes de plástico.

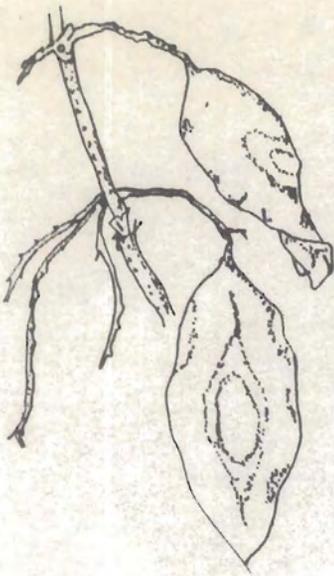
Un alto porcentaje de las semillas colectadas en dispersión mostraron un daño evidente, pero el insecto responsable ya había emergido de ellas; se escogieron y separaron las menos dañadas con el fin de observar los posibles agentes causales. En los dos tipos de semillas, pre y postdispersión, se desarrollaron palomillas (No ref 22-A, no identificadas), que emergieron después de cuatro semanas de cultivo.

Las palomillas invaden las semillas en estado predispersión y es probable que ésta invasión ocurra aún antes de la formación del fruto, pues también se desarrollaron en semillas inmaduras. Una larva se desarrolla en una semilla, pupando dentro de ella; sin embargo muchas de las larvas salieron del fruto y puparon fuera; al emerger produce un orificio de salida con los bordes redondeados. Muchas de las semillas depredadas germinaron aunque murieron poco tiempo después y la larva prosiguió su desarrollo. La vaina no es utilizada por las larvas, pues se alimentan únicamente de la semilla.

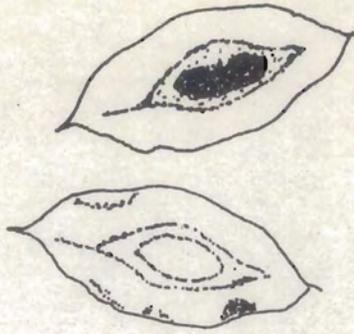
Las semillas dañadas, son presa fácil de patógenos y ésta es la principal causa de muerte entre las que han germinado. En estas condiciones las moscas y coleópteros de las familias Staphylinidae y Buprestidae respectivamente, concurren abundantemente. Al parecer mamíferos (roedores) y aves, se alimentan de las semillas, pues se observó una alta remoción en las inmediaciones del árbol progenitor.

Platymiscium pinnatum Jacq. (70; S.S.C. #)
LEGUMINOSAE.

Frutos: vainas, miden de 6 a 9 cm de largo y de 2 a 4 cm de ancho, pardo claras, lustrosas, aplanadas y muy quebradizas, con el cáliz persistente y con una semilla por fruto. Las semillas son de 2 a 3 cm de largo y de 1 cm de ancho, reniformes, aplanadas, pardo amarillentas y brillantes. Fructificación: mayo



A)



B)



y junio pero no lo hacen anualmente. Su síndrome de dispersión es anemocoria. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron vainas en pre y en postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico. Las vainas y las semillas colectadas presentaban evidencia de daño y los dos meses emergieron lepidópteros adultos (No. ref. 70-A) que se alimentan totalmente de la semilla; se observó una sola larva por cada semilla y al momento de emerger fabrica un orificio, de contornos irregulares, sobre la testa. Es posible encontrar otros insectos asociados a la semilla, como coleópteros de la familia Staphyllinidae y moscas de la familia Drosophilidae. Estos insectos están relacionados con los desechos de la palomilla y de la semilla en putrefacción.

La palomilla pupa en el interior de la vaina ocupando el espacio de la semilla y aparentemente la testa protege a la larva o a la pupa. El tiempo utilizado en el estadio de pupa es de 7 semanas.

Es muy evidente el daño producido a esta especie ya que un alto porcentaje de semillas colectadas estaban invadidas. En el campo sucede lo mismo, prácticamente todas las semillas producidas presentaban daño. El ataque a P. pinnatum ocurre a nivel predispersión; sin embargo, en la mayoría de los casos la palomilla emerge hasta que la semilla a sido dispersada.

La vaina no presenta marcas externas que pongan en evidencia la presencia de una larva en la semilla, aunque en el momento en que la larva se encuentra muy desarrollada la testa papirácea se torna translúcida y puede verse a simple vista que la semilla está invadida.

Pleurantodendron lindenii (Turcz.) Sleumer (123-OAL; D-5)
FLACOURTEACEAE.

Frutos: bayas en una infrutescencia de 5 a 15 cm de largo, que miden 7 a 8 mm de largo y 6 a 7 mm de ancho, de color blanco amarillento, globosa y pubescente. Presenta una semilla por fruto que miden de 5 a 6 mm de largo y de ancho, globosas, de color verde a pardo amarillentas, con el endospermo presente. Fructificación: octubre a noviembre (enero). Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas en estado pre y postdispersión y fueron colocadas en recipientes de plástico. No se encontraron evidencias de daño ni presencia de algún insecto que se alimentara de la semilla. Se observaron grandes cantidades de pequeñas moscas de la familia Drosophilidae asociadas al fruto en estado postdispersión, pero no a la semilla. En la mayoría de los casos los frutos son invadidos por patógenos, principalmente hongos, y muchas semillas mueren debido a estos.

Poulsenia armata (Miq.) Standl. (106-OAL; D-5)
MORACEAE. "Aguatoso"

Fruto: infrutescencia de 2 a 3 cm de largo y más o menos redondeada-esférica, de color gris-verdosa a pardo obscura, con 9 a 17 semillas, correspondiendo cada una de éstas con una drupa individual. Las semillas de 5 a 10 mm de largo y de 4 a 7 mm de ancho, elipsoides, amarillo pálidas. Fructificación; mayo a junio (octubre). Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron frutos maduros e inmaduros, en estado pre y postdispersión y fueron colocados en recipientes de plástico. No se observó ningún daño ni insectos asociados a las semillas; sin embargo, el único daño apreciable que se observó en la fruta es producida por moscas y coleopteros, en estado adulto, sin relacionarse con la semilla. Hay que hacer mención que la semilla de P. armata son extremadamente duras.

Pouteria campechiana (H.B.K.) Baehni (122)
SAPOTACEAE. "Sapote niño".

Frutos: bayas de 35 a 60 mm de largo y de 25 a 40 mm de ancho, de color pardo, con manchas pardo amarillentas, glabrescente, con el cáliz persistente. Presenta de una hasta cinco semillas por fruto, aunque excepcionalmente se observaron hasta nueve. Cada una de las semillas mide entre 20 y 25 mm de largo y de 10 a 15 de ancho, de color pardo, brillante, de forma elipsoidal, con una cicatriz del hilio lateral recorriéndola a todo lo largo de la semilla; dicha cicatriz mide de 7 a 12 mm de ancho y es de color blanco amarillenta. Fructificación: octubre y noviembre. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron frutos en estado predispersión y no se observaron evidencias de daño, así como tampoco insectos asociados. También se colectaron frutos en postdispersión y se separaron los semillas de estos. En este último caso se observaron moscas de la familia Tephritidae del género Anastrepha sp. que en estado larvario se alimentan de la pulpa de P. campechiana. En ningún caso se observó que se alimentaran de las semillas. Coleópteros adultos de la familia Staphylinidae se alimentan igualmente de la pulpa. En la pulpa se desarrollan una gran cantidad de larvas hasta llegar a pupa, haciendolo en la tierra u hojarasca; despues de cuatro semanas emergen como adultos. Moscas en estado larvario de la familia Stratiomyidae (Diptera), también se alimentan exclusivamente de la pulpa. La fruta pronto se descompone y es rápidamente invadida por patógenos. Los insectos que se relacionan con esta especie lo hacen a nivel postdispersión. Es muy probable que las semillas sean utilizados por mamíferos y aves pues se observaron en el campo gran cantidad de frutos cuyas semillas habían

desaparecido. La especie Anastrepha sp. es la única mosca que evidentemente se alimenta de la pulpa, mientras que las moscas estratiomidas lo hacen cuando el fruto está en pudrición.

Pouteria sapota (Jacq.) H.E. Moore & Stearn. (54)
SAPOTACEAE. "Mamey".

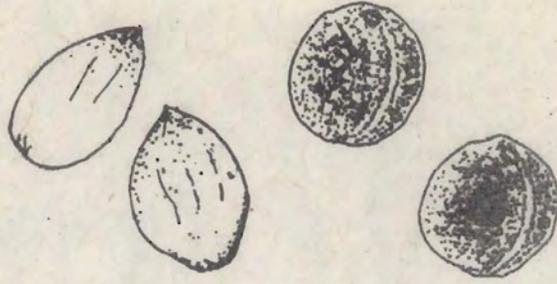
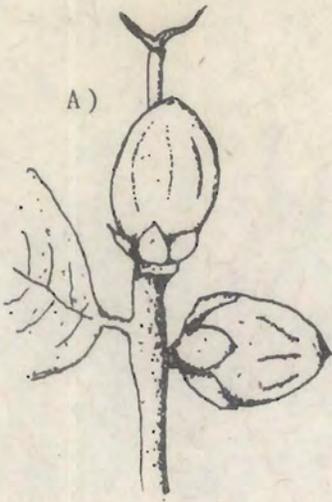
Frutos: bayas de 10 a 20 cm de largo y de 7 a 10 cm de ancho, parda, elipsoide, con numerosas escamas pequeñas que le dan una textura áspera y con una y hasta cuatro semillas por fruto de 6 a 10 cm de largo y de 3 a 5 cm de ancho, de color negro, elipsoide, lustrosa, con una muy evidente cicatriz del hilio que la recorre longitudinalmente, con 14 a 26 mm de anchura. Fructificación: mayo hasta agosto.

Se colectaron frutos en estado pre y en postdispersión que fueron colocados en recipientes de plástico. No se observaron marcas externas al fruto que evidenciara la presencia de insectos en el interior de éste; sin embargo en frutos postdispersión se observan manchas oscuras y ablandamientos que se relacionan con la presencia de larvas. Moscas de la familia Stratiomyidae, Drosophilidae, Tephritidae y pequeños coleópteros adultos de diversas familias se alimentan de la pulpa de P. sapota en estado postdispersión. No se observaron insectos asociados a la semilla. Pupas de mosca de la familia Stratiomyidae se observaron en el interior de la semilla que se encontraba en descomposición, pero no se alimentan de ella. Anastrepha ludens se alimenta de la pulpa abundantemente dejando en muchas ocasiones las semillas desnudas o desprovistas de la pulpa que les rodea. Los coleópteros solamente se alimentan de la pulpa de esta especie en estado adulto, nunca lo hacen en estado larvario. Todos los insectos mencionados arriba invaden la fruta en postdispersión. Quizá en algunos casos A. ludens invada a los frutos en estado predispersión, pero en general lo hace una vez que los frutos han sido dispersados.

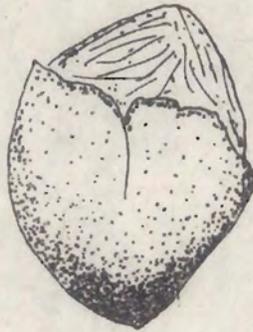
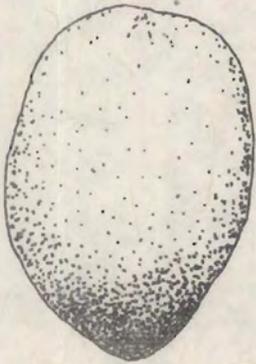
Pseudolmedia oxyphyllaria Donn. Sm. (7-OAL; D-5)
MORACEAE. "Tomatillo"

Frutos: drupas de 1 a 2 cm de largo y de 1 a 1.5 cm de ancho, elipsoides, de color anaranjado intenso a roja, brillantes y pubescentes, bracteadas persistentes y con una semilla por fruto. La semilla de 1 a 1.5 cm de largo y de 1 a 1.2 cm de ancho, esféricas de color blanco amarillentas, con pequeñas manchas pardas; presenta una cicatriz del hilio recorriendo aproximadamente la mitad de su perímetro. Fructificación: abril a mayo. Historia de Vida: nómada.

LAMINA II



B)



C)



El mismo procedimiento de colecta y tratamiento de las semillas seguido con otras especies, se siguió con ésta. Las observaciones de campo permitieron ver que avispas, de familia aún no determinada (No. ref. 7-A), atacan al fruto de P. oxyphyllaria estando éste inmaduro; puntos oscuros muy pequeños sobre el fruto indican que puede estar invadido, pues no siempre los puntos mencionados se relacionan con la presencia de una larva en el interior. Al momento de que las avispas pican el fruto brota una pequeña gota de resina blanca, que al secar presenta un color ámbar. En general, las avispas no invaden la semilla sino únicamente la pulpa, que también es visitada por Dipteros de la familia Drosophilidae y coleópteros de diversas familias, pero en estado postdispersión. La invasión de avispas ocurre en predisposición; en muchas ocasiones la fruta inmadura ya invadida cae del árbol, lo que provocaba la muerte rápida de estos insectos.

Se observaron larvas, al parecer de curculionido, en el interior de la semilla cuando el fruto prácticamente ha madurado, pero no se obtuvo ningún adulto. Esta larva produce un daño poco importante en el total de semillas, pues de 50 semillas maduras colectadas sólo 5 estaban dañadas. Este insecto ataca a la semilla en estado predisposición y se observó sólo una larva por semilla. La larva no se traslada a otras semillas y pupa en el interior del fruto, después de cierto tiempo emerge como adulto fabricando un orificio en la testa de la semilla. Aunque no se obtuvo ningún adulto, es probable que se trata de un curculionido, pues se observaron en el campo semillas que presentaban el orificio de salida similar al que producen estos insectos en otras especies; además la larva es muy similar a las de otras especies de curculionidos y pupan en el interior de la semilla como muchas especies de gorgojos.

Cuando ha sido dispersado, hormigas de diversas especies se alimentan del fruto, sin tocar a la semilla. Los coleópteros y dipteros que se relacionan con el fruto lo hacen a nivel postdispersión, y en ningún momento se relacionan con la semilla. Las larvas de curculionido observado son el único insecto que se alimenta exclusivamente de la semilla.

Psychotria chiapensis Standl. (95)
RUBIACEAE.

Frutos: baya de 12 a 17 mm de largo y de 7 a 11 mm de ancho, negra, brillante, esférica a elipsoide, al secar con un mucrón apical, cilíndrico de 1 a 1.5 mm de largo. Cada baya presenta dos semillas, que miden entre 11 y 14 mm de largo y 8 a 12 mm de ancho, de color verde negruzcas, semiesféricas con la porción dorsal 4-6 sulcada. Endospermo presente. Fructificación: diciembre a enero. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Psychotria faxlucens Lorence & Dwyer (81)
RUBIACEAE.

Frutos: bayas que miden de 16 a 22 mm de largo y 10 a 15 mm de ancho, de color negro, elipsoide brillante y con 2 semillas por fruto. Las semillas miden entre 15 y 17 mm de largo y 8 a 9 mm de ancho de color blanco amarillentas, hemiesféricas, ligeramente 3-4 sulcadas por su parte dorsal. Fructificación: julio hasta octubre. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Psychotria simiarum Standl. (41)
RUBIACEAE.

Frutos: bayas que miden entre 4 a 10 mm de largo y 4 a 7 mm de ancho, azul oscura, subglobosa a globosa brillante y con dos semillas por fruto de 5-6 mm de largo, 3-4 mm de ancho, pardo azulosas, hemiesféricas. Endospermo presente. Fructificación: septiembre a octubre. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Las semillas de las tres especies anteriores de Psychotria, fueron colectadas y sometidas a los procedimientos mencionados en otras especies y en ninguno de los casos se observaron insectos ni daño asociado a ellos, sin embargo existe una evidente remoción debida probablemente a mamíferos y aves. David Lorence (com. pers.), especialista en la taxonomía de la familia Rubiaceae, menciona que ha observado gran cantidad de insectos asociados a las semillas en P. faxlucens en distintas localidades, incluso en los Tuxtlas; supone que en otras especies de este género también halla insectos asociados a las semillas.

Una revisión más exhaustiva y cuidadosa con estas especies, probablemente muestre el grado de depredación que sufren las semillas por los insectos.

Quararibea funebris (Llave) Vischer (115-a-OAL; D-5)
BOMBACACEAE.

Fruto: diclesio de 24 a 35 mm de largo y 23 a 26 mm de ancho, elipsoide, de color pardo verdoso a verde amarillento, con 1 o 2 semillas por fruto de 17 a 18 mm de largo y 15 a 18 mm de ancho, hemisférica y ligeramente fibrosa en su superficie. Fructificación: octubre a enero (septiembre). Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron frutos en pre y postdispersión y se colocaron en recipientes y bolsas de plástico con el fin de observar y permitir el desarrollo de insectos asociados a la semilla. Q. funebris es una especie que se confunde fácilmente con Q.

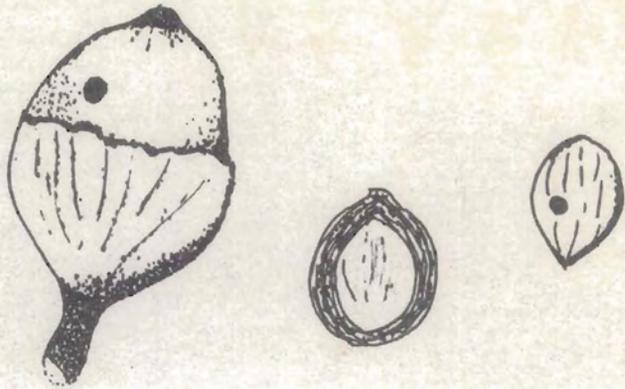
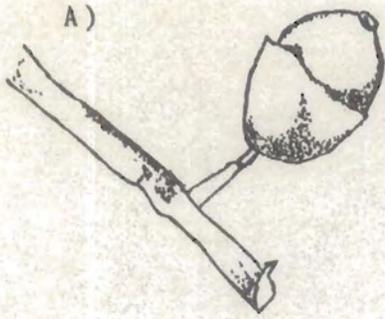
guatemalteca, sobre todo cuando la primera es aún inmadura. Es una especie muy visitada por diversos grupos animales, pues es evidente el daño producido por aves y mamíferos.

Los frutos que aún no han sido dispersados presentan perforaciones producidas por larvas de lepidóptero (No. ref. 115-E), esta larva sale de la semilla antes de madurar. Aunque no se observó la emergencia de las larvas, posiblemente esta se descuelge con ayuda de la seda para después pupar entre la hojarasca del suelo. La gran mayoría de los frutos en el árbol, presentaron al menos una perforación; prácticamente todas las semillas son invadidas en estado predisposición y muy probablemente lo haga durante la floración. Se observaron frutos hasta con tres perforaciones que presentan distintos diámetros, pero todos son fabricados por la misma especie. Hay frutos que presentan una o dos semillas, pero en el caso de que sean dos semillas, no siempre las dos están invadidas. En cada propágulo se detectaron hasta dos larvas como máximo, y en muchos casos una larva se traslada de una semilla a otra en el mismo fruto aunque no sean comidas completamente. Lo anterior ocurre cuando sólo hay una larva. Se detectaron frutos que presentaron hasta a 3 larvas.

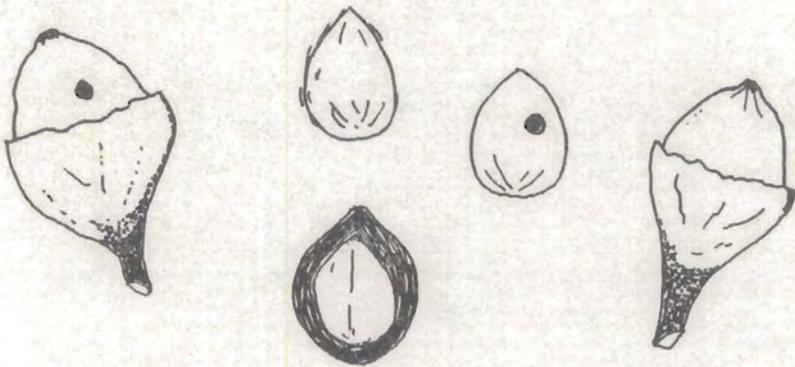
La palomilla invade a Q. funebris en estado predisposición, y en muchas ocasiones sale de la semilla todavía en ese estado y en otras sale de la semilla cuando ha sido dispersada.

Un curculionido en estado larvario (Conotrachelus sp. # 1 con el No. ref. 115-E), se alimenta de la semilla cuando aún no ha sido dispersada y emerge como adulto cuando la semilla ya fue dispersada. A diferencia de la palomilla, pupa en el interior de la semilla y su ataque no es tan numeroso ni evidente. Este insecto fue localizado en sólo cinco semillas de 50 colectadas. Al cabo de aproximadamente 12 semanas, el curculionido emerge y fabrica un orificio entre las fibras que rodean a los cotiledones. Externamente no hay evidencias de que una semilla haya sido invadida por este insecto. Cada larva de este insecto se desarrolló en presencia de la palomilla y no se encontraron adultos que se hayan desarrollado en ausencia de ésta. En los casos observados sólo existía una larva de la palomilla. Hymenopteros no identificados (No. ref. 115-B), se encontraron en frutos en postdispersión, sin embargo no se sabe si efectivamente se alimentan de la semilla, pues se les encontró sólo en estado de pupa entre los intersticios del diclesio y probablemente estos estén relacionadas con los insectos depredadores de las semillas parasitándolos.

Larvas de mosca de la familia Tephritidae (No. ref. 115A), se encuentran asociada con el fruto. Las larvas de estos insectos no se alimentan de la semilla, sino de los restos de materia orgánica que se depositan en los intersticios y huecos del diclesio. Posteriormente pupa en esos sitios y al cabo de aproximadamente 3 semanas emerge como adulto. Este insecto invade al fruto en estado postdispersión y no se relaciona con la



B)



semilla. De la misma forma, coleópteros de diversas familias invaden esta especie para alimentarse de restos de materia orgánica sin tocar la semilla, a menos que se encuentre en estado descomposición.

Los insectos asociados a la semilla para esta especie son abundante, que la hacen una de las más depredadas; además es muy importante la participación de aves y mamíferos que son también muy abundantes.

En resumen, Q. funebris es una especie que es invadida en estado pre y postdispersión: preferentemente los mamíferos atacan a los propágulos ya dispersados, mientras que las aves y los insectos curculionidos y palomillas lo hacen en los inmaduros y no dispersados.

Quararibea guatemalteca (Donn. Smith) Standl. (115-b-OA1;
BOMBACACEAE. D-5)

Fruto: diclesio que mide de 2 a 3 cm de largo y de 1 a 2 cm de ancho, elipsoide a esférico, de color verde grisáceo, cáliz acrescente y con una semilla por fruto. Las semillas son de 18 a 12 mm de largo y 4 a 6 mm de ancho, elipsoide, lisa, verde grisácea y ligeramente fibrosa en la superficie. El fruto de esta especie es muy similar a el de Q. funebris pues incluso se le llegó a coleccionar como esa especie. Se siguió el mismo procedimiento de colecta y cultivo de insectos asociados al propágulo utilizado en la especie anterior, y se detectaron dos especies alimentándose de la semilla.

Un curculionido (Chelotonyx sp. # 1 con el No. de ref. 115C-b y 115-g) se alimenta de la semilla y produce daño similar al que hace en esa otra especie la larva del curculionido. Esta larva presenta prácticamente el mismo comportamiento de la de la otra especie, sin embargo el estado de pupa dura en éste caso hasta 11 semanas. El orificio que produce el insecto adulto al emerger es similar en ambos casos; el insecto invade la semilla en estado dispersión, cuando el fruto es aún inmaduro, y emerge como adulto antes o después de la dispersión. La palomilla observada en Q. funebris ataca también a esta especie y el comportamiento y daño son similares.

Igualmente se detectaron coleópteros de la familia Staphylinidae y Buprestidae asociados básicamente al fruto, no a la semilla.

En esta especie, la depredación no es tan intensa, pues se encontraron un menor número de semillas invadidas.

Rheedia edulis (Seem.) Triana & Planch.
GUTTIFERAE.

(50)

Fruto: baya de 50-65 mm de largo y 40 a 60 mm de ancho, amarilla, elipsoide, lisa, con el mesocarpo blanco y con 1 y hasta 4 y 5 semillas por fruto, de 30-45 mm de largo y de 16 a 21 mm de ancho, elipsoides, ligeramente triangulares, pardas. No presenta endospermo. Fructificación: agosto a septiembre (noviembre). Historia de Vida:

Se colectaron solamente frutos inmaduros y se colocaron en bolsas de plástico suspendidas de un cordel, "semejando" su permanencia en el árbol progenitor.

Previamente se observaron evidencias de daño sobre los frutos, consistentes en manchas y picoteos, que probablemente son producidas por insectos. Se hicieron cortes del fruto y en ningún caso se observó daño en las semillas ni en el mesocarpo. Sin embargo, insectos himenopteros de la familia Eurytomidae (No. ref. 50-A), emergieron a través de un orificio fabricado en el mesocarpo, dentro del cual la avispa había pupado. Se pudo observar un camino o túnel trazado desde la semilla hasta el exterior, lo que hace suponer que las avispas se alimentan de la semilla en estado larvario. Evidentemente el ataque o invasión ocurre a nivel predispersión y emerge en estado postdispersión.

En cada semilla se desarrolla únicamente una larva, y no todas las semillas son invadidas, pues de 4 semillas que se presentan en el fruto, sólo 2 estaban invadidas. La semilla invadida sólo se puede reconocer por el sitio que ocupaban, pues es comida por completo. La larva ingresa al estadio de pupa en el mesocarpo y al parecer emerge después de 4 semanas. No se observaron otros insectos asociados a la semilla, pero en el fruto se desarrollan moscas y concurren gran cantidad de coleópteros de diversas familias que no utilizan la semilla para su alimentación.

Rollinia jimenezii Saff
ANNONACEAE.

(112)

Frutos: drupas en una infrutescencia de 2 a 5 cm de largo y de 3 a 6 cm de ancho, amarilla, piriforme, con los frutos individualaes, drupas unidas al eje floral, con una escama por fruto que al secar se vuelve dura y punzante, reflexa y de color negruzcas, con 50 a 60 semillas por infrutescencia y semillas de 10 a 25 mm de largo y de 6 a 7 mm de ancho, piriformes, de triangulares a cuadrangulares en sección transversal, con el ápice truncado, de color negro y pardas al secar. Presenta endospermo ruminado. Fructificación: agosto a septiembre. historia de Vida: Nómada.

Se colectaron frutos en predispersión y postdispersión y se colocaron en condiciones similares a las mencionadas en otras especies. En el campo sólo se observó la presencia de insectos relacionados con el fruto en descomposición y en ningún caso asociados a las semillas. En los recipientes de plástico tampoco se tuvo evidencia de daño sobre las semillas, únicamente sobre la pulpa donde se desarrollaron moscas de la familia Stratiomyidae y coleópteros de la familia Staphylinidae y otros no identificados.

La invasión del fruto ocurre a nivel postdispersión, y prácticamente todos los frutos son invadidos por esos insectos, que en realidad se alimentan del fruto en descomposición.

Roupala montana Aubl.
PROTEACEAE.

(85; G. Ibarra # 2652)

Fruto: cápsula de 5 a 6 cm de largo y de 1.5 a 2 cm de ancho, pardo-verdoso, glabrescente, con cuatro a seis semillas por fruto de 1.5 a 3 cm de largo y un poco menos de 1 cm de ancho, de color pardo y aladas. Existe confusión en la identidad de esta especie, pues se le ha confundido con R. borealis; sin embargo, se cuentan con ejemplares de herbario, de los árboles donde se colectaron las semillas. Fructificación: septiembre a diciembre. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron únicamente frutos en estado predispersión, pues como las cápsulas son dehiscentes y abren en el árbol es difícil localizar las semillas ya dispersadas. Sin embargo, en los frutos colectados se observaron evidencias de daño, consistentes en pequeños orificios sobre la cápsula, asociados con la presencia de larvas en el interior de la propia cápsula, que se alimentan de las semillas ahí contenidas.

El insecto observado, un curculionido (Apion latipes Sharp; No. de ref. 85-A), invade en estado predispersión. La larva se puede alimentar de una sola semilla, aunque en ocasiones lo hace de dos contiguas; la cápsula sólo permite la entrada de una sola larva; de cuatro a seis semillas que tiene cada cápsula, sobreviven de dos a cinco. No todas las cápsulas son invadidas; un alto porcentaje de ellas no presentaron evidencias de daño, de 10 cápsulas sólo 3 presentaron una larva en su interior, por lo que se puede decir que la depredación de semillas no es muy fuerte para R. montana. Es muy probable que los adultos emerjan antes de que sean dispersadas las semillas; sin embargo, en el cultivo emergieron después de que la cápsula se abriera. No se observaron otros insectos asociados a la semilla.

Sapindus saponaria L.
SAPINDACEAE. "Jaboncillo"

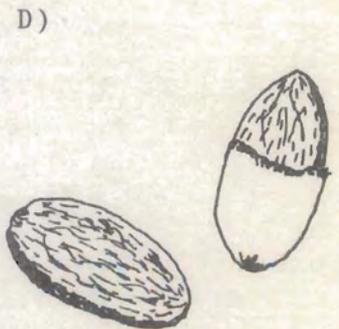
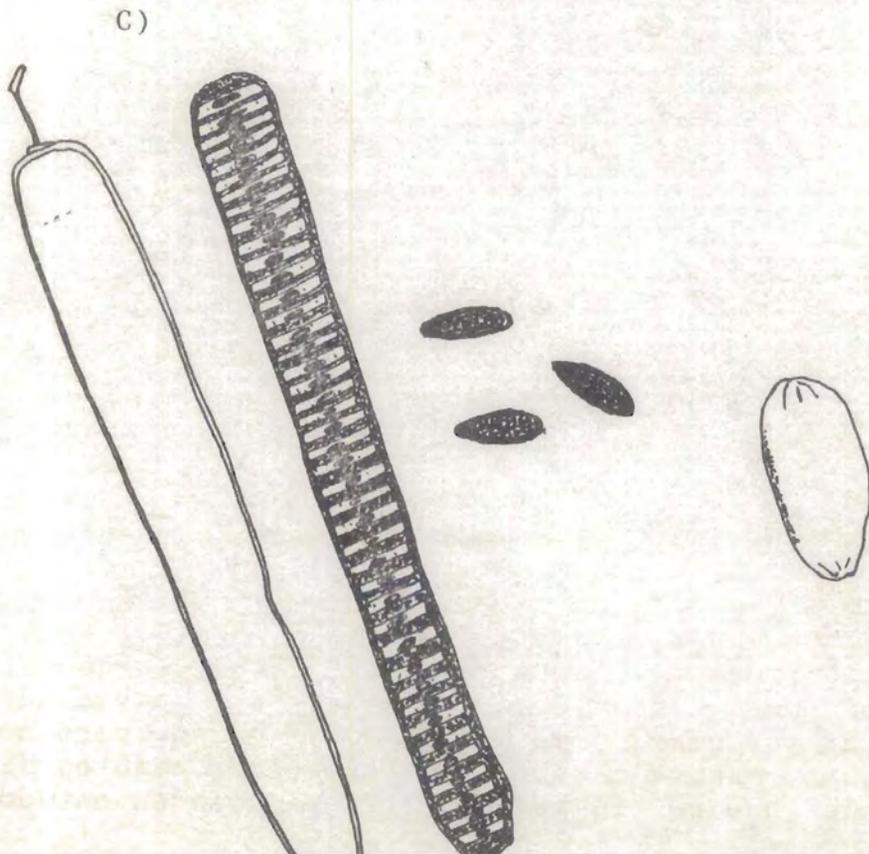
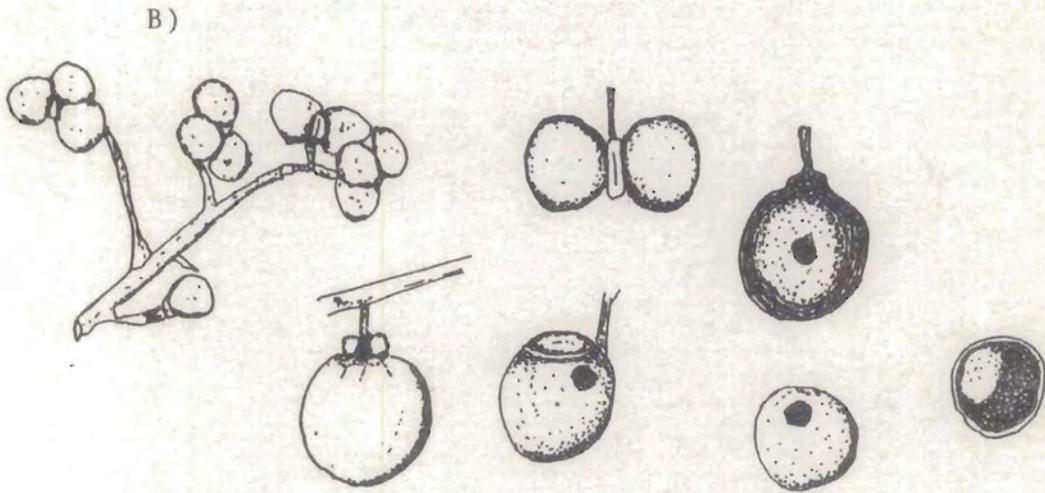
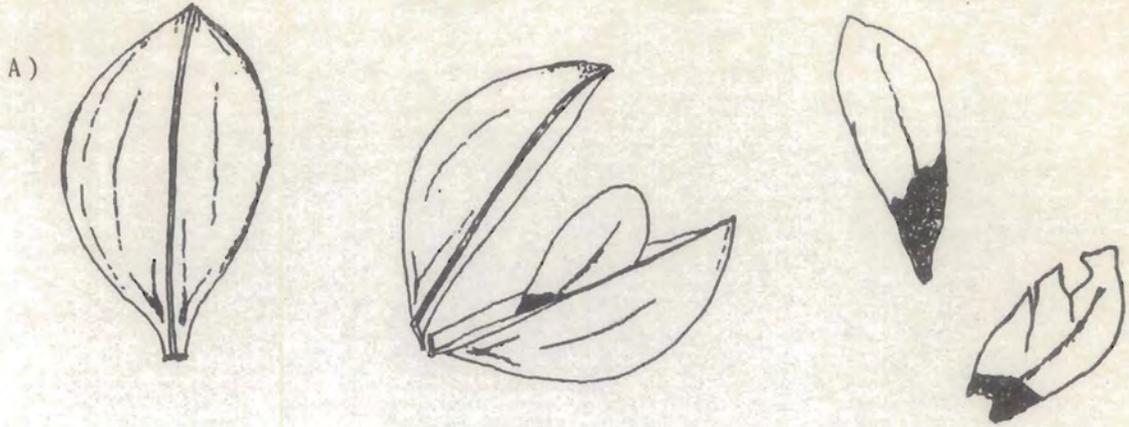
(11-OAL; D-5)

Frutos: bayas agregadas en grupos de dos a tres, o solitarias; de 1 a 1.5 cm de diámetro, verde amarillentas a pardo amarillentas, brillantes, carnosas, con el mesocarpo mucilaginoso de un fuerte sabor a jabón, con una semilla por baya, globosa, plana en la base, de 8 a 10 mm de diámetro, negras. Fructificación: abril y mayo (junio). Historia de Vida: Tolerante a la sombra. El fruto al contacto con el agua y frotándolo es usado para lavar ropa o para la pesca, pues al agregarse a los cuerpos de agua los peces mueren por asfixia (S. Sinaca, com. pers.)

Se colectaron semillas en estado pre y postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico cubiertos por una malla fina. Las observaciones de campo permitieron ver evidencias de daño sobre las semillas consistentes en orificios de emergencia de tamaño considerable, un tercio de la semilla es ocupada por el orificio de salida y el mesocarpo mucilaginoso no está presente. Este mesocarpo mucilaginoso sirve de alimento y para una palomilla (No. ref. 11-B). El mesocarpo seca en pocas semanas y después la larva entra en el estado de pupa; después de 9 semanas la palomilla emerge. Se observó que en cada fruto se pueden alojar hasta dos larvas de éste insecto, pero no todos los frutos se encontraron invadidos por la palomilla. El ataque ocurre a nivel predispersión, y el adulto emerge cuando el fruto ha sido dispersado.

Un coleóptero de la familia Cerambycidae, Leptostylus sp. aff. L. albescens Haldeman (determinado por R.A. Terron, No. de ref. 11-A). fue observado alimentándose de las semillas de S. saponaria. Este insecto es el responsable del daño más evidente en ellas, ya que prácticamente toda la semilla es utilizada para su desarrollo dejando sólo la testa. La larva es depositada en estado predispersión y emerge en estado adulto cuando ya ha sido dispersado el fruto. Pupa en el interior de la semilla y al cabo de 10 semanas emerge como adulto. Solo una larva se alimenta de una semilla pues no se traslada a otras. No todas las bayas presentan daño (de 50 frutos colectados, 20 presentaron una larva). La existencia de una larva en el interior de la semilla se hace evidente por la presencia de un manchado sobre la superficie del mesocarpo. Tanto la palomilla como Leptostylus sp. aff. L. albescens se relacionan con la fruta en estado predispersión.

Hymenopteros aún no determinados (No. ref. 11-C), están relacionados con el fruto de ésta especie; sin embargo, al parecer son parasitoides, pues se observaron larvas de lepidóptero invadidas por parasitos en estado larvario, pero no se comprobó que fueran exactamente las avispas responsables de ello. Es muy probable que su invasión ocurra también en estado predispersión.



Sapranthus microcarpus (Donn. Sm.) R. E. Fries (42-OAL; D-3)
ANNONACEAE.

Frutos: drupas individuales de 2 a 4 cm de largo y de 1.5 a 2 cm de ancho, cilindricos, con el pericarpio duro, pardo verdoso a negruzco, menudo pubescente y con cuatro a ocho semillas por fruto. Semillas de 7 a 9 mm de largo y 7 a 9 mm de ancho, discoides y pardas, con la superficie marcada con numerosas venas y una cicatriz lateral. Endospermo ruminado. Existe una gran diversidad en la producción de frutos, pues se observaron árboles que producen hasta 15 frutos y árboles que producen una cantidad muchas veces mayor. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron semillas en estado predisposición y postdispersión y se colocaron en los recipientes de plástico.

Se observaron evidencias de daño en los frutos que aún se encontraban formando parte del progenitor: un orificio de 2 mm de diámetro sobre la pared del pericarpio. Ese orificio conduce hasta las semillas. La larva de una palomilla (No ref. 42A) se alimenta de las semillas de S. microcarpus y pupa en el interior del fruto. La larva utiliza dos semillas contiguas. En cada fruto es posible observar un máximo de dos larvas, y cada larva se alimenta de dos semillas normalmente, dejando unicamente la testa. La invasión ocurre a nivel predisposición, pero el insecto emerge ya sea en pre o en postdispersión. El tiempo requerido para su desarrollo es de aproximadamente 6 semanas, sin embargo, no se pudo conocer en que momento ocurrió la oviposición, que probablemente ocurrió en la etapa de floración o cuando el fruto apenas se ha formado. No se pudo evaluar cuantos frutos del árbol están invadidos, pero aparentemente la actividad de los insectos no es muy intensa. No se observaron otros insectos relacionados con la semilla, pero probablemente haya más especies que se alimenten de ella (J. Meave, com. pers.).

Senna multijuga (L. C. Rich) Irwin & Barneby ssp. doylei
(Britton & Rose) Irwin & Barneby
LEGUMINOSAE. (92-OAL; D-5)

Fruto: vaina en una infrutescencia de 10 a 20 cm de largo, de 10 a 20 cm de largo y de 1 a 2 cm de ancho. Pardo oscuras, con numerosos septos, angostos y paralelos de 35 a 60 semillas por fruto, que miden 5 a 6 mm de largo y 1 mm de ancho, elipsoides, cilindricas, de color pardo. Fructificación: septiembre a noviembre (enero). Historia de Vida: Pionera.

Se colectaron frutos inmaduros aún no dispersados y frutos (vainas) maduros ya dispersados y se colocaron en recipientes y bolsas de plástico. En el campo se observaron una gran cantidad de vainas en predisposición con evidencias de daño, consistentes

en un pequeño orificio de menos de 2.5 mm de diámetro; ese mismo daño fue observado en vainas ya dispersadas, pero es muy probable que se lo hayan hecho antes de ser dispersadas.

El daño es producido por un pequeño coleóptero, al parecer de la familia Curculionidae aún no determinado (No. ref. 92-A). La larva de éste insecto se alimenta exclusivamente de las semillas, ocupando el lugar que previamente tenía la semilla y al llegar al estado adulto emerge fabricando un orificio sobre la pared de la vaina. El insecto sólo se alimenta de una semilla y en todos los casos sólo hay una larva por semilla. El insecto adulto oviposita sobre la vaina estando ésta inmadura y emerge cuando ha sido dispersada, aunque en ocasiones la vaina se mantiene por mucho tiempo en el árbol y el insecto emerge ahí. La vaina posee de 35 a 60 semillas pero sólo llegan a ser atacadas 1-10 y no todas las vainas son atacadas. El insecto emerge al cabo de 6 semanas, a partir de que se colectó, pero no se conoce cuanto tiempo permanece en el interior de la vaina.

No se observaron otros insectos asociados a la semilla, aunque moscas de la familia Drosophilidae se alimentan de la materia orgánica acumulada sobre la vaina, pero no de la semilla.

Spondias radkoferi Donn. Sm.
ANACARDIACEAE. "Jobo"

(88-OAL; D-5)

Fruto: drupa de 30 a 40 mm de largo y de 15 a 18 mm de ancho, elipsoide y verdosa, con manchas amarillentas abundantes y con un endocarpo leñoso que encierra de una a cuatro semillas por fruto. Pireno de 22 a 35 mm de largo y 13 a 16 mm de ancho, pardo pálido y forma similar a la del fruto. Fructificación: septiembre a octubre. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas en pre y postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico, en condiciones similares a las de otras especies. No se observaron evidencias de daño producido por insectos ni en los frutos ni en las semillas predispersión. Moscas de la familia Drosophilidae y pequeños coleópteros de familias diversas (No. ref 88-A) se alimentan del pireno de frutos dispersados y en muchos casos en estado de putrefacción. No se observaron evidencias de que las semillas sean depredadas por insectos. Los únicos observados, las moscas y coleópteros, se relacionan con el pireno en estado postdispersión; es muy probable que aves y mamíferos sean los depredadores más importantes de S. radkoferi.

Stemmadenia donell-smithii (Rose) Woodson (128-OAL; D3)
 APOCYNACEAE. "Huevo de burro"

Fruto: folículos geminados de 4-9 cm de largo y 5-7 cm de ancho, reniformes, pardo verdosos, grisáceo al secar y cien a cientoviente semillas por fruto. Semillas de 7 a 11 mm de largo y de 4 a 11 mm de ancho, turbinadas, con numerosas costillas longitudinales, pardas, opacas, cubiertas totalmente por un arilo anaranjado a rojo; endospermo presente. Fructificación: marzo a junio. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron frutos y semillas en estado pre y postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico; se observó que ninguna semilla es utilizada por insectos. La presencia del arilo indica, y las observaciones en el campo lo confirman, que ésta especie es visitada comúnmente por aves.

Coleópteros adultos de la familia Scarabaeidae, de la especie *Onthophagus rhinolophus* Har. (No. ref. 128-A, determinado por M.A. Morón, depositado en la colección de los Tuxtlas con el número 04496) visitan frecuentemente los frutos ya dispersados de ésta especie; el insecto ha sido reconocido como de hábitos coprófagos (Morón, 1979); sin embargo, en éste caso se observó alimentándose de la pulpa de la fruta en estado de pudrición. Probablemente el fruto sea utilizado para la fabricación del nido, pero es muy posible que en éste caso se alimenten del fruto.

Moscas en estado larvario de las familias Drosophilidae y Stratiomyidae, se desarrollaron en el fruto en estado de pudrición y en ningún caso utilizaron la semilla para alimentarse. Otros insectos observados fueron las hormigas, sin embargo éstas se comían únicamente el arilo. Todos los insectos mencionados se relacionan con esta especie a nivel postdispersión.

Swartzia guatemalensis (Donn. Sm.) Pittier (12-OAL; D-5)
 LEGUMINOSAE.

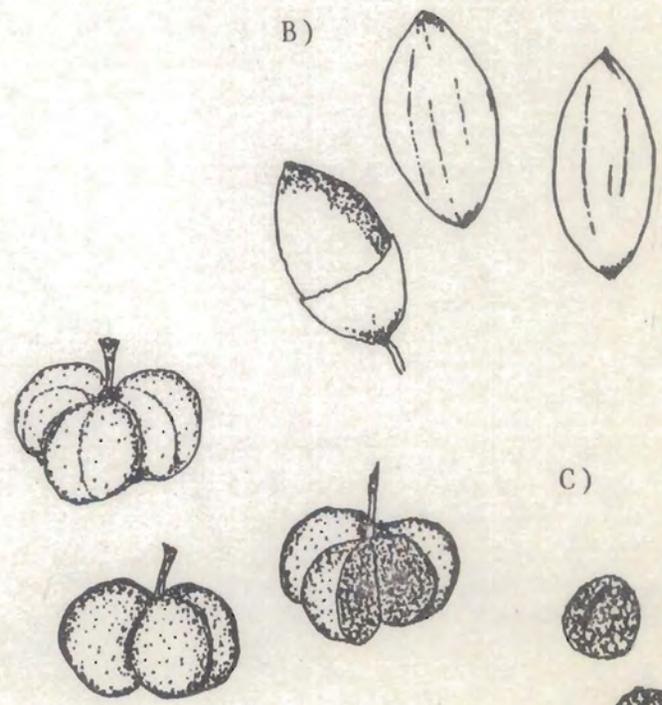
Frutos: vainas en infrutescencias de 8-12 cm de largo, de 25-45 mm de largo y 17-21 mm de ancho, elipsoide cilíndricas, anaranjado brillantes, lustrosas, con el estilo persistente y con 1-2 semillas por fruto, reniformes, de 21 a 30 mm de largo, 11 a 15 mm de ancho, de color negra, brillante, cotiledones verdes y con un arilo blanco localizado en la depresión de la semilla, cubriéndola parcialmente. Fructificación; marzo a julio (octubre). Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron frutos en estado predispersión y frutos ya

A)



B)



C)



dispersados y se colocaron en recipientes y bolsas de plástico suspendidas de un cordel, simulando su permanencia en el árbol progenitor.

Todas las semillas colectadas presentan evidencias de daño sobre la cápsula, una mancha oscura, que en la mayoría de los casos está relacionada con la presencia de una larva en el interior. La larva de gran tamaño, que al parecer es de la familia Curculionidae, se alimenta de las semillas contenidas en una sola cápsula. Cuando a consumido todas las semillas pupa ocupando el sitio anteriormente ocupado por ellas. En otras ocasiones la larva sale y pupa en el exterior. No se obtuvo ningún adulto, pues es muy probable que los insectos se vean afectados en el laboratorio. A pesar de ello, se observó que la larva se mantiene alimentándose de las semillas entre 10 y 12 semanas. El ataque de este insecto, ocurre a nivel predispersión y generalmente emergen una vez que la dispersión ha ocurrido, es posible observar orificios de emergencia cuando la cápsula está aún en el árbol.

No se observaron otros insectos relacionados ni con la vaina ni con la semilla.

Laetia thamnia L. (8-OAL;D-4)
FLACOURTEACEAE.

Fruto: cápsulas más o menos globosas de hasta 4 cm de diámetro, con menuda pubescencia, densa y de color pardo, con el exocarpo grueso, 3 valvas gruesas, de color rojo en el interior cuando abre. Semillas irregulares redondeadas hasta de 6 mm de largo, embebidas en el mesocarpo líquido de color naranja pálido, muy aromático. Fructificación: mayo a junio. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron frutos inmaduros aún no dispersados y frutos maduros ya dispersados que se colocaron en recipientes con diferentes sustratos. La drupa no dispersada presentaba evidencias de daño, en forma de manchas oscuras, generalmente asociadas a la presencia de larvas en el interior de la cápsula; dichas larvas se alimentan de la semilla y del mesocarpo.

Las semillas son totalmente comidas por una larva, está misma larva recorre prácticamente todas las semillas contenidas en la cápsula. En cada cápsula puede haber cerca de 10 larvas, aunque la mayoría presentaba 6 o 7 larvas. Las larvas al parecer del orden Coleóptera, no sobrevivieron y no se obtuvo un sólo adulto, debido quizá condiciones inapropiadas. El daño que ocasionan es bastante severo, ya que prácticamente todas las semillas contenidas en la cápsula son depredadas, quedando en muchos casos únicamente la testa de la semilla.

Dipteros en estado larvario fueron muy abundantes en el mesocarpo y al cabo de 3 semanas emergen como adultos. Permanecen en estado de pupa 1 semana. Estas larvas, de la familia Stratiomyidae, no se alimentan de la semilla y al parecer no se ven influenciadas por la presencia de otras larvas. No se observó la presencia de otros insectos y de los observados, el coleóptero, ataca a nivel predispersión, mientras que las moscas en postdispersión.

Licaria sp. (72; S. Sinaca C. #)
LAURACEAE.

Fruto; cápsula acrescente en una infrutescencia de 6 a 13 mm de largo y 28 a 30 mm de ancho, elipsoide, negro opaco, con el mesocarpo amarillento, con una sola semilla. Endocarpo de 23 a 30 mm de largo y 12 a 16 mm de ancho, elipsoides, pardo lustrosas. Fructificación: junio a agosto. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron semillas en estado predispersión y en postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico con diferentes sustratos, pero no se observaron evidencias de daño ni presencia de insectos en los frutos colectados; sin embargo, a las ocho semanas se observó un coleóptero (No. ref. 72A), en semillas predispersión, aunque ninguna de ellas presentó daño. Es muy probable que el insecto sea casual, ya que fue el único que se cultivó y aparentemente no se relaciona con la semilla ni con la pulpa.

Tetrorchidium rotundatum Standl (108-OAL; D-2)
EUPHORBIACEAE.

Fruto: cápsulas de 5 a 6 mm de largo y de 7 a 8 mm de ancho, subesfericas, aplanadas en el ápice, opacas a lustrosas y con dos semillas por fruto. Semillas de 6 a 6.5 mm de largo y de 5 a 6 mm de ancho, esféricas, negras, con la superficie reticulada, cuiertas por un arilo rojo. Fructificación: marzo a junio (diciembre). Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron frutos en predispersión y en postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico. En el campo no hay evidencia de daño producido por insectos; sin embargo, es una especie visitada intensamente por aves, y sus frutos son fuertemente depredados. Muchos frutos caen al suelo por la acción de las aves o por el viento. Las semillas colectadas no presentan evidencias de daño, pero a los 3 meses comenzaron a emerger moscas de la familia Tephritidae. Estas moscas pupan fuera de la semilla, pero en estado larvario se alimentan de

ella, así como del arilo, pues al parecer ovipositan en el arilo y las larvas se desplazan hacia el interior alimentándose de más de una semilla.

Generalmente se alimenta de las dos semillas y en ocasiones de una sola. La mosca (No. ref. 108-B aún no determinada), pupa en el exterior de la semilla y al parecer se protege entre la hojarasca. El tiempo utilizado en el periodo de pupa, dura aproximadamente 6 semanas después de las cuales emerge como adulto. Las semillas invadidas solo soportan una larva, que al parecer es insuficiente ya que la larva después continúa con una segunda. No se encontraron otros insectos asociados al fruto de T. rotundatum pues únicamente se encontró dicha mosca; es muy probable que haya otros insectos, pues se visitaron pocos árboles y la colecta de frutos y semillas fue muy reducida.

Trichilia martiana C. Dc.
MELIACEAE.

(114-OAL; D-5)

Fruto: Cápsulas en una infrutescencia de 6 a 16 cm de largo, que miden 8 a 13 mm de largo y 6 a 11 mm de ancho, 2 valvada, lisa y ligeramente verrugosa, elipsoide o esférica, anaranjada y de una hasta cinco semillas por fruto, pero más abundantemente tres semillas. Semillas de 5 a 3 mm de largo, 4 a 7 mm de ancho subesféricas a hemisféricas, triangulares en sección transversal, pardas con manchones pardo amarillos o verdosos y cubiertas totalmente por un arilo rojo brillante y lustroso. Fructificación: noviembre a enero (marzo). Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron semillas en estado pre y postdispersión y se colocaron en recipientes y bolsas de plástico en diferentes condiciones. No se observaron semillas con daño producido por insectos, pero a los pocos días de colectadas emergieron moscas de la familia Drosophilidae que se alimentan del arilo y de la semilla en descomposición. Se hicieron cortes en semillas que presentaban marcas que posiblemente estuvieran relacionadas con la presencia de larvas, pero no se detectaron. A las ocho semanas de colectadas, un curculionido (No ref. 114-A), emergió después de alimentarse de las tres semillas que contenía la cápsula. las semillas y pupa en el interior, no fabrica un orificio, sino rompe esta capa delgada y sale al exterior. Posiblemente se alimente de un promedio de tres semillas. Fue el único ejemplar que se obtuvo, pero seguramente la intensidad del daño es mayor ya que las semillas se encuentran en el campo fuertemente depredadas. Este insecto se desarrolló en semillas que aún no eran dispersadas, pero seguramente emerge en semillas con mucho tiempo de haber sido dispersadas.

Al mismo tiempo unos coleópteros de familia aún no

larva es de color verde en los primeros estadios, pero dado que es imposible estar observando constantemente la larva, pues es fácil que muera, no se sabe cuantos estadios llegue a tener. Estos pequeños coleópteros pupan en el interior de la semilla y al emerger producen un orificio por el cual emergen, ese orificio se observó en varias partes de la semilla. En una semilla se pudieron ver hasta 4 perforaciones, por lo que se infiere que puede haber hasta 4 larvas de estos coleópteros.

El curculionido invade a las semillas en estado predispersión al igual que los coleópteros; sin embargo, estos últimos lo hacen en forma más abundante.

No se observaron otros insectos, pero esta especie es utilizada ampliamente por mamíferos diversos y aves. Existe una raemoción muy evidente en la sombra del árbol progenitor.

Trichilia pallida Sw.
MELIACEAE.

(67-OAL; D-5)

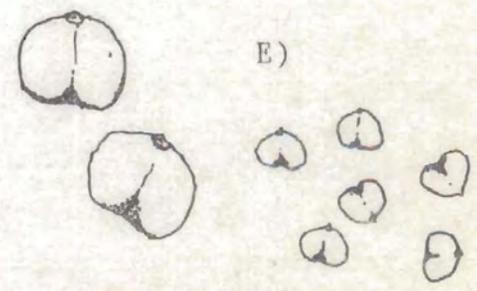
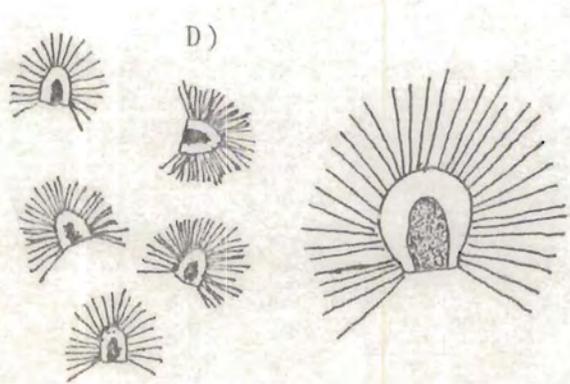
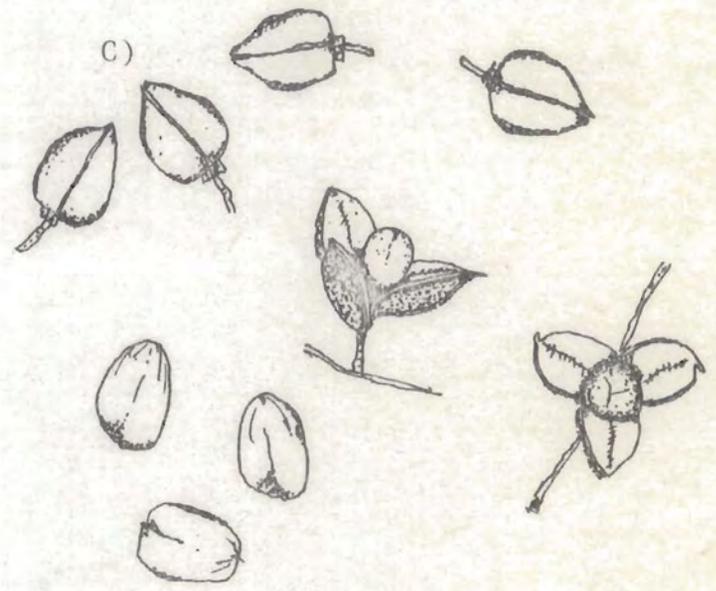
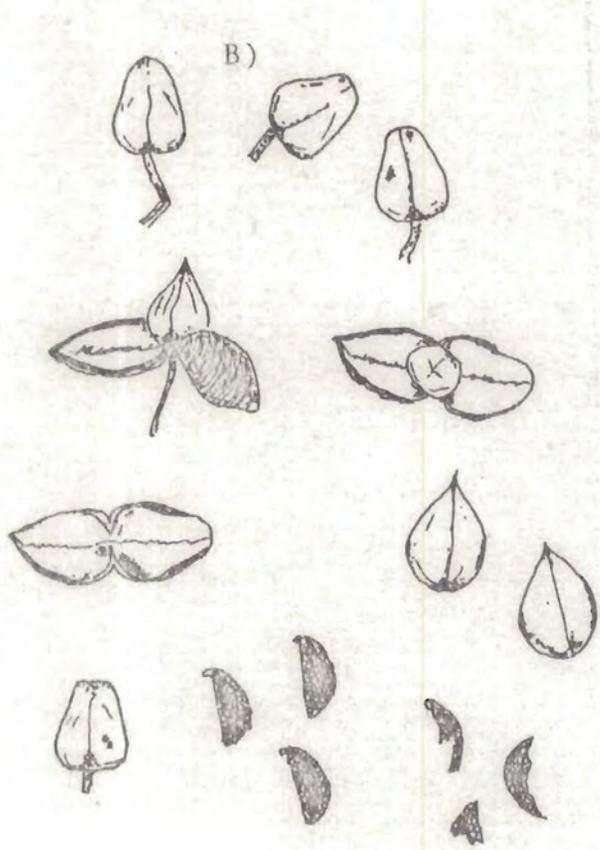
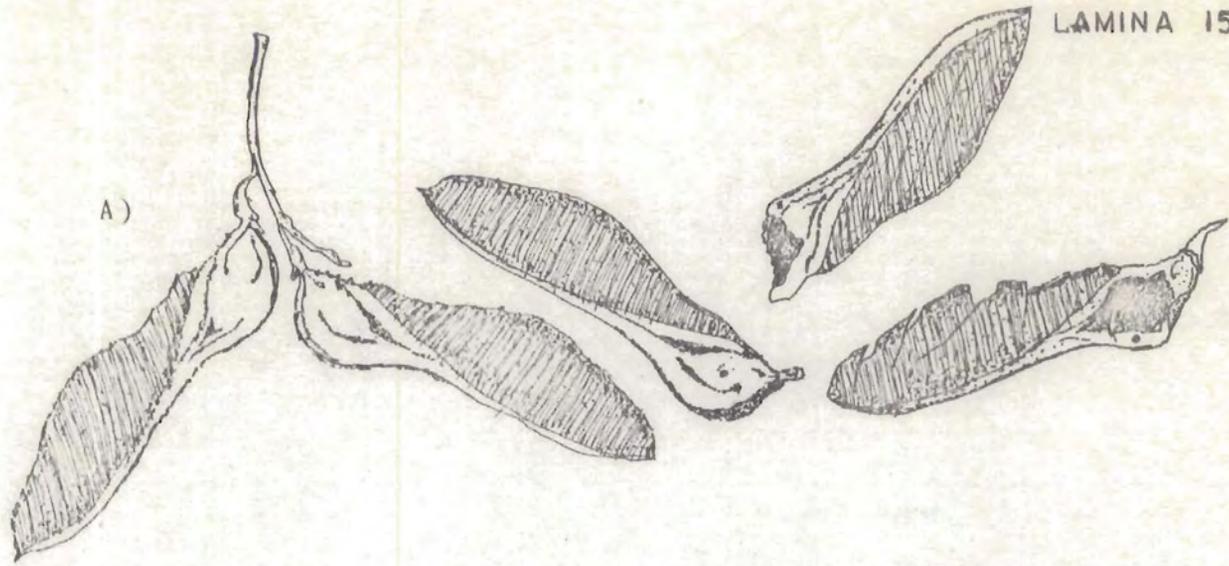
Fruto: cápsula de 5 a 20 mm de largo y 8 a 10 mm de ancho, esférica, con una a dos semillas por fruto, de 7 a 8 mm de largo y 6 a 7 mm de ancho, subglobosas o hemisféricas y un arilo rojo cubriéndolas totalmente. Su reproducción no es regular y un árbol puede producir un sólo fruto en algunos meses; debido a esto se obtuvieron pocos frutos. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

En ningún caso se observaron insectos asociados a la semilla o al arilo. Sin embargo, los frutos al caer son rápidamente removidos, probablemente por roedores.

Trichospermum mexicanum (DC) Baill (79)
TILIACEAE.

Fruto: cápsula de 17 a 21 mm de largo y 17 a 21 mm de ancho, negruzca, pardo verdosa al secar, bivalvada, pubescente y 3 a 21 semillas por fruto, de 5 a 2 mm de largo y 1 a 1.5 mm de ancho, pardas, elipsoides y con el ápice y base aplanadas, con numerosos tricomas en su contorno y en ocasiones germinando dentro del fruto. Fructificación: octubre a febrero. Historia de Vida: Nómada

Semillas colectadas en pre y postdispersión. No se observó ningún insecto asociado a las cápsulas ni algún tipo de daño.



Trophis mexicana (Liebm.) Bur. (75)
MORACEAE.

Fruto: drupa de 5 a 6 mm de largo y 6 a 8 mm de ancho globosa, roja, negra al secar, estigmas persistentes y una semilla por fruto, de 3 a 6 mm de largo y 5 a 7.5 mm de ancho, subglobosas, ligeramente planas en el ápice, amarilla y con una cicatriz recorriéndola lateralmente en todo su diámetro. Fructificación: abril a junio. Historia de Vida: Tolerante a la sombra.

Se colectaron frutos y semillas en pre y en postdispersión y en ningún caso se observó daño en los propágulos ni se tuvo evidencia de presencia de insectos.

Turpinia occidentalis (Sw.) G. Don. ssp. breviflora Croat
STAPHYLEACEAE. (26-OAL; D-5)

Fruto: baya de 6 a 10.5 mm de largo y de 10 a 15 mm de ancho, subglobosa, con el ápice aplanado, con un color de amarillo a anaranjado y con cuatro a quince semillas por fruto, aunque se puede encontrar excepcionalmente una. Semillas de 3.5 a 5 mm de largo y 4.5 a 5 mm de ancho, elipsoides, pardo brillantes y con una cicatriz, que se observa como un orificio, muy evidente en su base. Fructificación: junio a julio. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron frutos en pre y postdispersión y colocadas en los recipientes ya mencionados con diferentes sustratos. Se observaron insectos asociados al fruto, así como daño apreciable en las semillas. En la superficie externa de la baya se desarrollan larvas de moscas de la familia Drosophilidae (26-B); éstas moscas no penetran a la semilla, pues únicamente se alimentan de la pulpa y en muchas ocasiones provocan la entrada de patógenos que producen la pudrición rápida de la semilla.

Un coleóptero de la familia Curculionidae (Anchonus sp. # 1 con el No. de ref. 26-C) se alimenta de las semillas en predisposición. La larva come al menos una semilla, pero es probable que lo haga de más, pues la baya contiene rara vez una sola semilla, y el tamaño del insecto hace pensar que pudiera alimentarse de hasta dos más. La larva pupa en el interior de la baya y al emerger fabrica un orificio de salida poco evidente. Al parecer el daño no es producido solamente por curculionido, pues se observaron semillas dañadas con otras marcas muy diferentes. El ataque de este insecto ocurre a nivel predisposición y emerge en estado postdispersión, mientras que las moscas invaden al fruto en postdispersión.

viviendo en madera podrida, y posiblemente su relación con T. occidentalis sea incidental (Ch. W. O'Brien, com. pers.).

Vatairea lundelli (Standl.) Killip. (66-OAL; D-4)
LEGUMINOSAE.

Frutos: vainas indehiscentes c.a. de 10 cm de largo, aplanadas, terminadas en una gran ala membranosa, delgada, con una fina pubescencia, morenas, con el cáliz y parte de la columna estaminal persistente, contiene una semilla aplanada, de 15 mm de largo, de color blanco cremoso. Fructificación: abril y mayo. Historia de Vida: Nómada.

Se colectaron semillas en pre y en postdispersión y se colocaron en recipientes de plástico con diferentes sustratos. Se observaron en el campo diferentes tipos de daño pero no se observaron a los causantes. Al término de la fructificación se observaron muchas vainas con evidencias de daño y en avanzado estado de pudrición. Estas semillas son visitadas en forma abundante por moscas y coleópteros adultos.

Alimentándose de la semilla exclusivamente se observaron larvas de coleóptero de la familia Cerambycidae de la especie Lepturges sp. (determinada por R.A. Terron, con el número de referencia 66-A) se desarrolla en el interior de la vaina durante sus estadios larvarios, pupa igualmente en el interior y al llegar al estado adulto, fabrica un orificio desde la semilla hasta la salida; el orificio no tiene forma definida, pues la vaina es muy fibrosa. Este insecto invade a las semillas de V. lundelli en estado predispersión, pero emerge cuando la semilla ha sido dispersada. Seis semanas después de colectadas las semillas el adulto sale. El insecto se alimenta sólo de una semilla, pero es muy probable que en la misma semilla se desarrollen más de una larva. El daño en la semilla consiste en una serie de tuneles en los cotiledones, sin acabar por completo a la semilla.

Otra larva, un lepidoptero (No. ref. 66-B), también se alimenta de las semillas casi con las mismas características del cerambicido, pero en este caso las palomillas se alimentan de más de una semilla; la palomilla, aún no determinada, pupa igualmente en el interior del propágulo, sin embargo no se observó en forma muy abundante como se vio al cerambicido. La palomilla invade a las semilla en estado predispersión y emerge, al igual que el coleóptero, una vez que las semillas han sido dispersadas.

Un tercer insecto, curculionido del genero Apion sp. # 1 (No. ref. 66-A) también se relaciona con la semilla en estado predispersión.

II. RESULTADOS. Notas de las interacciones.

Patrones y Comportamiento de la interacción insecto-semilla.

Se colectaron 100 especies de plantas pertenecientes a 38 familias de Angiospermas (cf. Cuadro 1); esto constituye cerca del 50 % de la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas. El número de familias (38) representa a su vez, cerca del 30 % del total de familias presentes en la estación. Las familias de plantas colectadas más importantes, en términos del número de especies son: Leguminosae (con 17 especies), Moraceae y Myrtaceae (con nueve especies), Meliaceae (con cinco), Bignoniaceae (con tres), Bombacaceae (tres), Annonaceae (tres), Lauraceae (tres), Euphorbiaceae (tres) y Sapotaceae (tres). Otras familias menos importantes en cuanto al número de especies colectadas son: Boraginaceae (una), Proteaceae (una), Polygonaceae (una) y Tiliaceae (una); en la familia Rubiaceae se colectaron cuatro especies pero sólo se observaron evidencias de daño en las semillas de una de ellas (Faramea occidentalis).

La gran mayoría de las especies estudiadas (84 %) son árboles, y sólo una fracción menor incluye otras formas de vida: bejucos (12 %) y palmas (3 %) y tan sólo un arbusto. Las especies colectadas muestran diferentes historias de vida (Martínez-Ramos, 1985): 41 especies son Nómadas, 40 son Tolerantes a la sombra, cuatro son Pioneras, mientras que en 15 especies no se reconoce su historia de vida (para detalles de las historias de vida ver Martínez-Ramos, 1985).

De las cien especies colectadas, en 85 de ellas se detectaron evidencias de daño en o sobre la semilla y/o la presencia de insectos relacionados con los propágulos. En 15 no se observó ninguna evidencia de daño sobre las semillas, y al parecer no existen insectos asociados. En siete de las especies, únicamente se observaron evidencias de daño sin haber logrado obtener el adulto responsable; por lo tanto, en el 78 % de las especies colectadas se logró cultivar los insectos hasta adulto. Esto es indicativo de: i) la gran incidencia (al menos caulitativamente) de este gremio de insectos fitófagos sobre la flora leñosa de este tipo de comunidades, y ii) a su vez, de la importancia de la flora leñosa como recurso para estos insectos.

En seis especies de planta, donde las semillas son invadidas por insectos depredadores, el daño aparentemente no es letal; muchas de las semillas germinan aún estando parasitadas, tal cosa ocurre en Nectandra ambigens (ver Córdoba, 1985), N. globosa, Eugenia sp. (No. de referencia 84-OAL), Lonchocarpus cruentus, L. guatemalensis y en Pithecellobium arboreum. En todas ellas se

Cuadro 1. Número de especies de plantas colectadas (100)
por familia.

FAMILIA	ESPECIES COLECTADAS
Leguminosae	17
Moraceae	9
Myrtaceae	9
Meliaceae	5
Bignoniaceae	4
Sapindaceae	4
Rubiaceae	4
Annonaceae	3
Bombacaceae	3
Euphorbiaceae	3
Flacourtiaceae	3
Lauraceae	3
Palmae	3
Sapotaceae	3
Apocynaceae	2
Icacinaceae	2
Myrsinaceae	2
Polygoneaceae	2
Tiliaceae	2
Anacardiaceae	1
Araliaceae	1
Boraginaceae	1
Capparidaceae	1
Chrysobalanaceae	1
Connaraceae	1
Cucurbitaceae	1
Dichapetalaceae	1
Ebenaceae	1
Guttiferae	1
Hippocrateaceae	1
Malpighiaceae	1
Malvaceae	1
Menispermaceae	1
Proteaceae	1
Staphyllaceae	1
Ulmaceae	1

observaron insectos alimentándose de los cotiledones al mismo tiempo que la planta germina. Es preciso hacer notar que no se siguió el destino de las plántulas que germinaron en esas condiciones en el campo, pues no es el objetivo de este trabajo. Las semillas que germinaron en los recipientes murieron rápidamente, a pesar del daño sufrido, debido probablemente a las condiciones inapropiadas para el establecimiento de las plántulas sin descontar, desde luego, el posible daño subsecuente en la adecuación sufrida por la pérdida de tejido en los cotiledones (ver Dirzo, 1984).

De las 78 especies donde el cultivo de insectos fue exitoso, el 87.17 % (68 especies de plantas) están relacionadas con insectos que se alimentan de la semilla, mientras que el resto, 10 especies (que constituyen el 12.83 %), se relacionan con insectos que se alimentan de la pulpa, arilo, así como de las propias semillas en estado de descomposición. De las 10 especies de planta relacionadas con insectos no depredadores de semillas, sólo Licaria velutina (No. de ejemplar 72-OAL) se relaciona con insectos a nivel predispersión, mientras que en el resto de las especies (nueve plantas), sus frutos y semillas son utilizados por los insectos una vez que han sido dispersados.

De las 68 especies asociadas a depredadores de semillas, 15 (22.05 %) son atacadas a nivel postdispersión, mientras que 43 especies (63.23 %) a nivel predispersión; 10 especies de plantas (14.7 %) son atacadas tanto en pre como en postdispersión. Es preciso aclarar que en el presente trabajo se consideran a las semillas que ya han sido separadas del árbol progenitor como semillas ya dispersadas, en tanto que las semillas que aún permanecen en el árbol no han sido dispersadas.

En la Figura 2 se muestra el número de especies de plantas asociadas con 0 a 5 especies de insectos, así como los porcentajes de plantas relacionadas con insectos depredadores y no depredadores. Como se mencionó, en 15 plantas no se encontró evidencia de daño ni asociación con ningún insecto (barra sobre el 0); de las 85 especies en que sí se encontró asociación el 58.82 % (50 especies) están asociadas a un sólo insecto; de éstas, 41 se asocian exclusivamente con depredadores de semillas y 9 con insectos no depredadores de semillas; el 20 % (17 especies) se relacionan con dos insectos, 16 de los cuales lo hacen con depredadores de semillas y una de ellas se asocia con insectos no depredadores de semillas; 6 especies (7.05 %) están asociados a tres insectos; 4 especies (4.70 %) con cuatro insectos y una sola especie (1.17 %) (Ficus insipida No. 120-OAL) está relacionada con cinco insectos. Aquí se incluye también las siete especies de planta a las que se observo daño por insectos, pero no se logró el adulto (7); estas plantas no son consideradas para el cálculo de los porcentajes anteriores.

En la Figura 3 se observa el número de especies de plantas que se relacionan con 0 a 5 especies de insectos en predispersión, postdispersión o ambos. De las 41 especies que

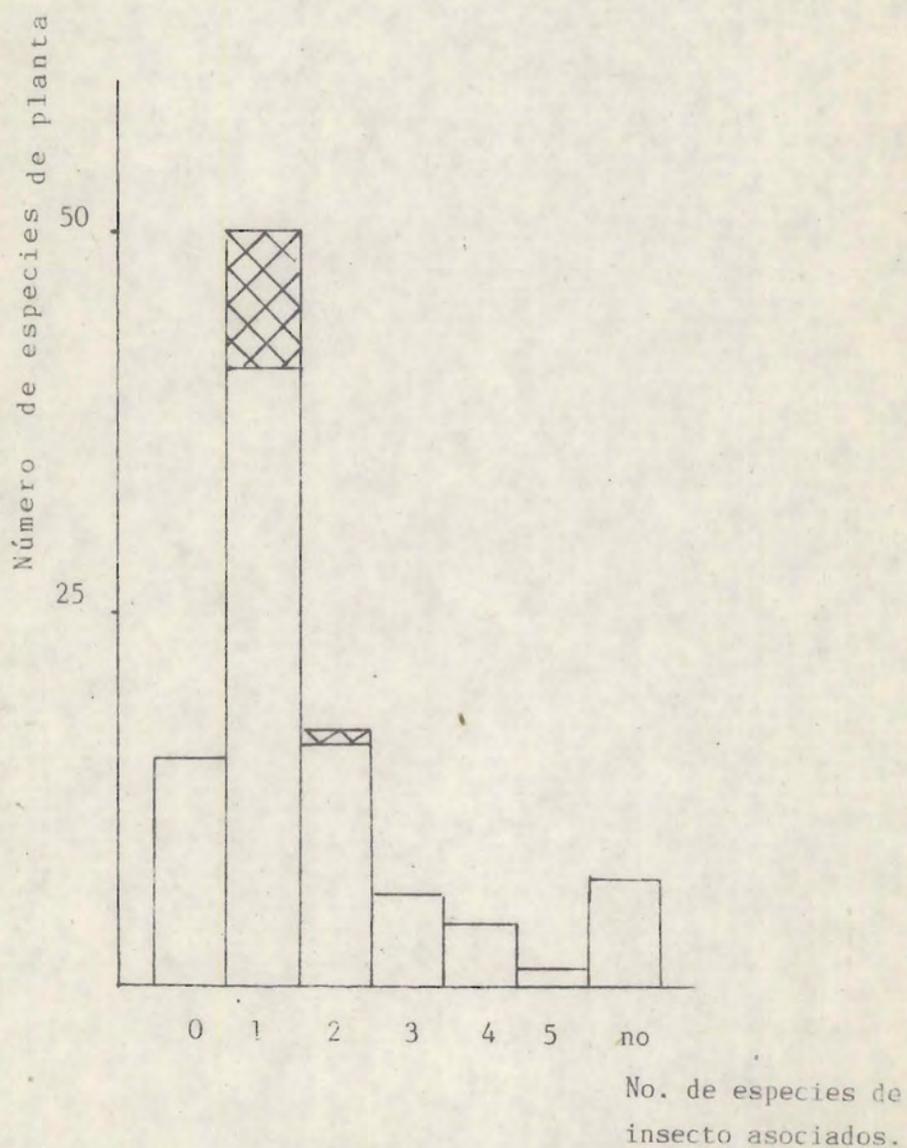


Figura 2. Frecuencia de especies presa observados para 0-5 especies de insectos asociados, mostrando los porcentajes de depredadores de semillas y no depredadores de semillas.

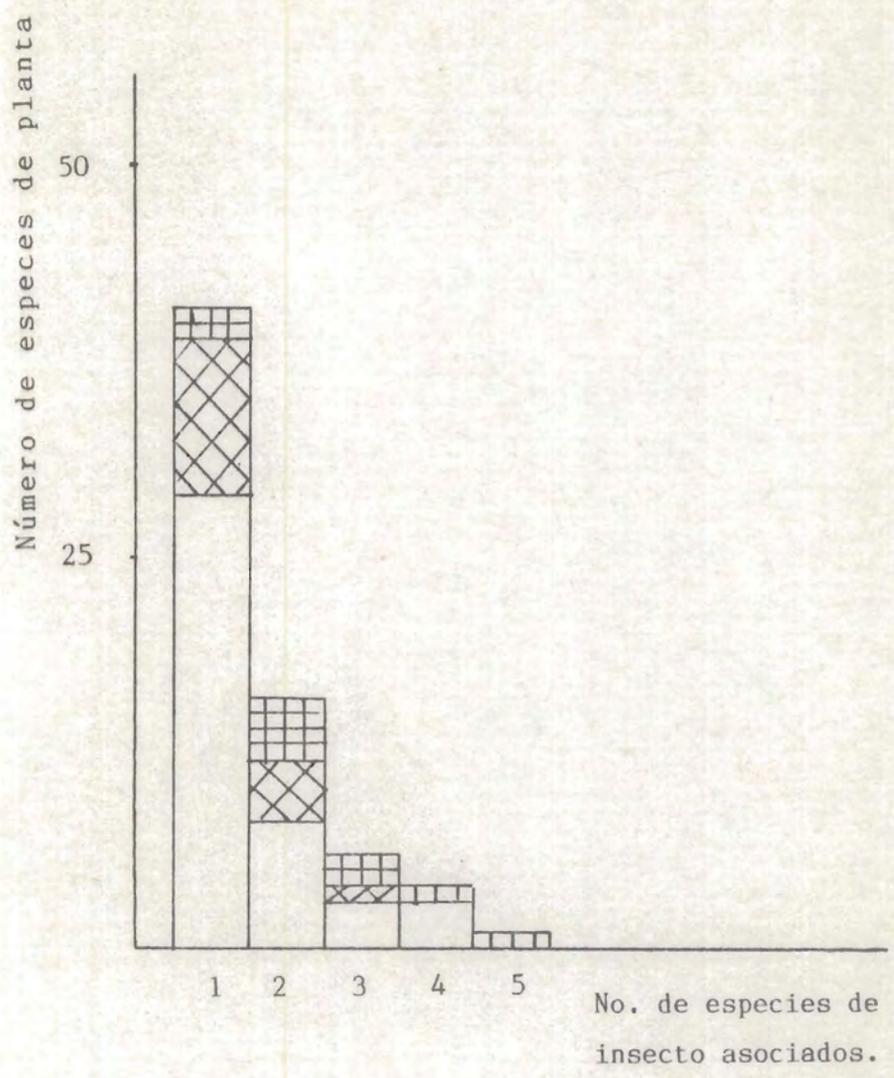


FIGURA 3. Frecuencia de especies presa relacionadas con 1-5 especies de insectos observados en cada etapa: predispersión, postdispersión, pre y postdispersión

tienen un sólo depredador de semillas asociado, 29 reciben el daño en predisposición, 10 en postdispersión, y tan sólo 2 especies de planta lo reciben tanto en pre como en postdispersión. De las 16 plantas asociadas a 2 insectos (23.52 % de las 68), 8 de ellas reciben el daño en estado predisposición, 4 en postdispersión y 4 en pre y postdispersión. De las 6 especies asociadas a 3 insectos depredadores (8.82 %), 3 lo reciben en predisposición, 1 en postdispersión y 2 especies en pre y en postdispersión. De las cuatro especies asociadas con cuatro insectos (5.79 %), 3 lo hacen a nivel predisposición y una tanto en pre como en postdispersión. Finalmente en 1 especie asociada con cinco insectos, todos ellos actúan tanto en pre como en postdispersión. La tendencia general, parece ser, el ataque a nivel predisposición.

Los insectos que se lograron cultivar en el laboratorio pertenecen a los órdenes: Coleóptera (familias: Curculionidae, Bruchidae, Cerambycidae, Scarabaeidae, Staphylinidae, Buprestidae Scolytidae entre otras), Hymenoptera (familia Eurytomidae principalmente), Lepidoptera (de diversas familias de microlepidópteros y Lycaenidae) y Diptera (familias: Stratiomyidae, Drosophilidae, Tachinidae entre otras).

En el Cuadro II se observa que de 78 especies de planta asociadas a insectos, 34 (43.58 %) están relacionadas con insectos de la familia Curculionidae; de ellos sólo uno no es depredador de semillas (Anthonus sp. # 3, determinado por Ch. O'Brien, asociado a la planta 119-OAL Connarus shultesii), mientras que las 33 restantes se asocian a depredadores de semillas. Los insectos de la familia Cerambycidae se relacionan con 6 especies de plantas (7.69 %) y los brúquidos se relacionan con 8 especies (10.25 % del total); los insectos obtenidos de las familias mencionadas se alimentan exclusivamente de las semillas.

Otras familias del orden Coleoptera (Buprestidae, Staphylinidae, Scarabidae, etc.) englobadas en un solo grupo están relacionadas con 35 especies de plantas (44.78 %), sin embargo, de estos, sólo 5 especies son exclusivamente insectos depredadores de semillas (con anterioridad se mencionó que 10 de las 78 especies de planta están asociadas con insectos no depredadores de semillas, de los cuales 6 son coleópteros de diversas familias); 29 de estos insectos no sólo se alimentan de la pulpa sino también de la semillas.

El orden Coleoptera (considerando las tres familias que por su número son las más importantes: Bruchidae, Cerambycidae y Curculionidae), se relaciona con 64 especies de plantas (82.05 %) de las cuales 12 (18.75 %) se asocian con insectos no depredadores de semillas. El número total de especies de insectos obtenidos en el cultivo, de este orden, es de 83 y que se relacionan con 64 especies de planta, por lo que resulta ser este el grupo que se relaciona con mayor cantidad de especies de plantas. Este patrón es similar al encontrado en una comunidad de Bosque Tropical Caducifolio en Costa Rica (Janzen, 1981a).

Cuadro II. Número de especies de depredadores y no depredadores de semillas para cada uno de los grupos observados en las semillas y frutos de 100 especies de plantas en Los Tuxtlas, Veracruz.

	Depredadores	No Depredadores	Total	%
Curculionidae	33	1	34	43.58
Bruchidae	8	0	8	10.25
Cerambycidae	6	0	6	7.69
otros Coleoptera	5*	30	35	44.78
Coleoptera total	52	12	64	82.05
Hymenoptera	28	1	29	37.17
Lepidoptera	32	1	33	41.02
Diptera	0	41	41	52.56
Total	164	86	250	

* Nota: Las cinco especies de insecto también se alimentan de semillas en estado de putrefacción.

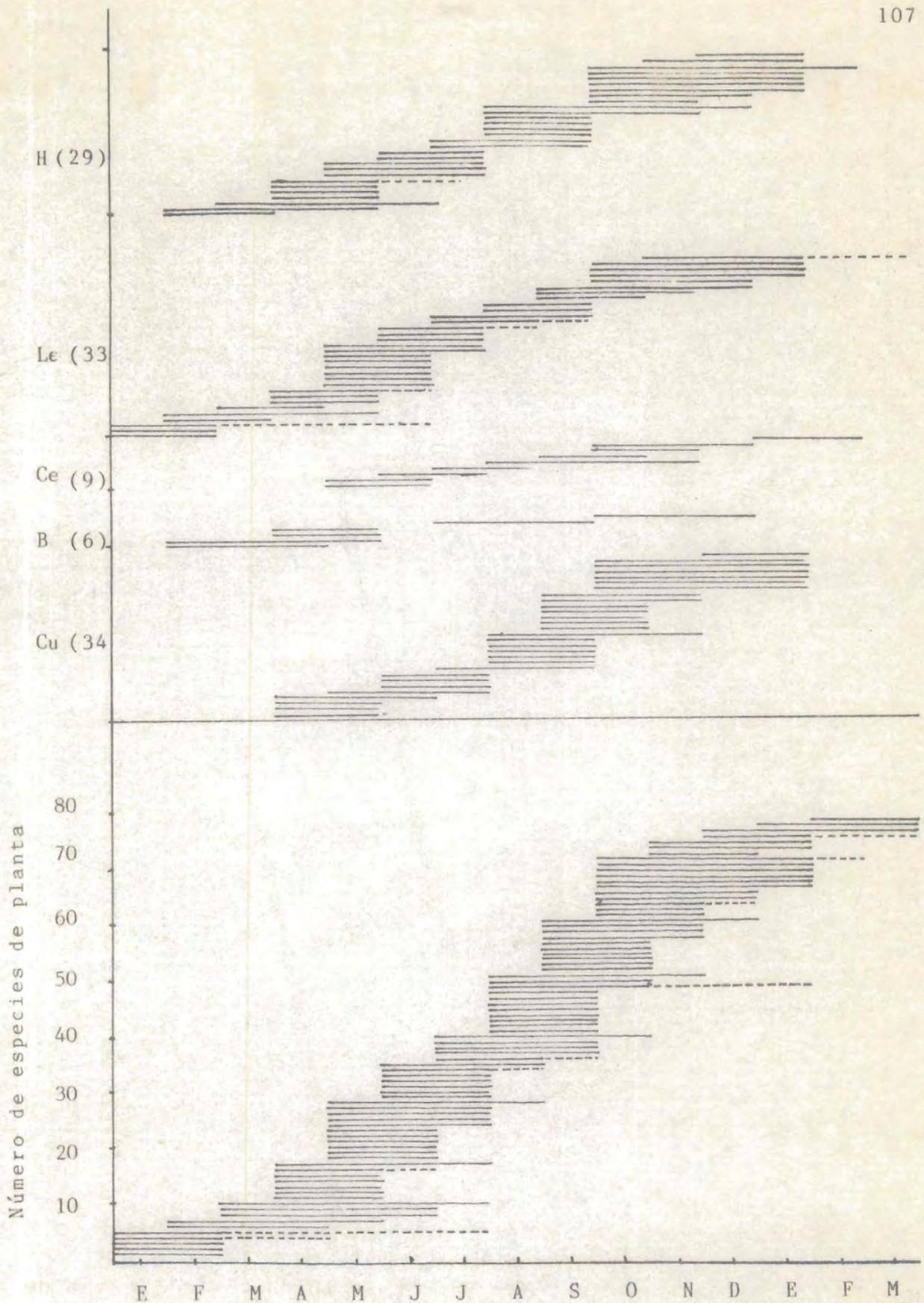


Figura 4. Períodos de fructificación de 79 especies de plantas colectadas, que evidenciaron daño, mostrando en la parte superior, las especies asociadas con los grupos de insectos obtenidos mediante cultivos (H: Hymenoptera, Le: Lepidoptera, B: Blattellidae, Ce: Coleoptera, Cu: Curculionidae).

Las moscas (Diptera) se relacionan con 41 especies de planta (52.56 %) y prácticamente todas se alimentan de frutas o semillas en estado de pudrición; en ocho de ellas no se observaron a las moscas alimentándose de la semilla, pero en el resto (33) las larvas de las moscas se alimentaban tanto de la semilla como de la fruta (así como del arilo, en su caso). Sin embargo, en éste caso a todas las larvas de mosca se les considera como no depredadores de semillas, pues aunque todas se alimentan de la semilla, ésta se encontraba en estado de putrefacción. A su vez las palomillas (Lepidoptera de diversas familias) se relacionan con 33 especies de plantas (41.02 %) y sólo un insecto de los detectados, no se alimenta de la semilla (por ejemplo Conarus schultesii, número de referencia 119-OAL).

Los insectos del orden Hymenoptera se relacionan a su vez con 29 especies que constituyen un 37.17 %. La suma de todos los porcentajes anteriores para cada grupo de insectos no suma 100%, pues existen especies de planta que están asociadas con dos o más insectos de un Orden y de otro, lo que significa que hay especies compartidas por varios grupos de insectos. Considerado como grupo, los insectos de la familia Curculionidae resultaron ser los más importantes en cuanto a número se refiere.

En el cuadro III se observa que los insectos de la familia Curculionidae atacan preferentemente a las semillas en estado predispersión, pues de 34 especies con las que se relacionan, 21 (61.76 %) son atacadas en ese nivel. En menor grado, 3 especies (8.8 %), son atacadas por estos insectos en postdispersión; 10 especies (29.41 %) son atacadas o invadidas en pre y postdispersión.

Los insectos de la familia Bruchidae, de la misma forma que en la familia anterior, atacan preferentemente en estado predispersión, pues 7 de las 8 especies lo hacen a ese nivel. Una sola de las especies relacionada con insectos de la familia Bruchidae es atacada en postdispersión. A pesar de que se colectaron pocas plantas relacionadas con insectos de la familia Cerambycidae (6), cuatro de ellas presentan daño en estado predispersión. Las palomillas se relacionan con 33 especies, de las cuales 17 (53.12 %) reciben el daño en predispersión, 9 (28.12 %) en postdispersión y 7 (21.87 %) son atacadas antes y después de la dispersión.

Los insectos himenópteros se relacionan con 29 especies de plantas, de las cuales el 58.62 % (17 especies) son invadidas en estado predispersión y 7 especies más reciben el daño antes y después de la dispersión; de lo anterior se puede colegir que un 82.75 % de las plantas relacionadas con himenópteros, principalmente avispa de la familia Eurytomidae, son invadidas antes de la dispersión, y probablemente desde la floración, como en el caso de Faramea occidentalis, donde es posible que se polinice y oviposite en la misma visita.

Los dípteros (Stratiomyidae principalmente) y coleópteros de

Cuadro III. Número de especies y porcentaje (%) de insectos que atacan en diferentes etapas: (predispersión, Postdispersión y ambos) para cada uno de los grupos observados alimentándose de las semillas de plantas de los Tuxtlas, Veracruz.

Grupo	Pre	Post	P+P	Total
Curculionidae	21 (15.7)	3 (4.6)	10 (19.2)	34 (13.6)
Cerambycidae	4 (3.0)	1 (1.5)	1 (1.9)	6 (2.4)
Bruchidae	7 (5.3)	1 (1.5)	0 (0.0)	8 (0.0)
otros Coleopteros	14 (10.5)	16 (24.6)	5 (9.6)	35 (14.0)
Coleoptera total	40 (30.1)	13 (20.0)	11 (21.1)	64 (25.6)
Hymenoptera	17 (12.8)	5 (7.7)	7 (13.5)	29 (11.6)
Diptera	13 (9.8)	17 (26.1)	11 (21.1)	41 (16.4)
Lepidoptera	17 (12.8)	9 (13.8)	7 (13.4)	33 (13.2)
Total	133 (100)	65 (100)	52 (100)	250 (100)

diversas familias (Staphylinidae y Buprestidae principalmente) invaden generalmente a la pulpa y en su caso a las semillas en estado de putrefacción en prácticamente todas las especies con las que se relacionan. En 17 especies (43.58 %) las moscas ovipositan en postdispersión, aunque las larvas se alimentan únicamente de la fruta (por ejemplo en Pouteria campechiana y P. sapota); en tanto que en 13 especies de planta las moscas invaden en predispersión. En las 11 especies de planta restantes relacionadas con las moscas se observó que las moscas ovipositan tanto en pre como en postdispersión.

En la Figura 4 se muestran los periodos de fructificación de 79 especies colectadas en las que se observaron, al menos, evidencias de daño. Cada línea representa el tiempo de permanencia en ese estadio fenológico de cada especie presa (cinco especies de plantas colectadas que observaron daño, presentan un periodo de fructificación que no es muy claro, por lo que se eliminaron de esta figura); también se muestran las especies presa relacionadas con un grupo particular de insectos asociados agrupadas. La familia Curculionidae está asociada a un grupo de especies que fructifican entre marzo y enero (del siguiente año), concentrándose la gran mayoría en los meses de agosto a noviembre, es decir que un número importante de insectos de esta familia abundan en esos meses; se observa por lo tanto que en los meses de "nortes" los curculionidos relacionados con semillas no son tan abundantes (aunque puede ocurrir su presencia por la duración de su ciclo de vida). Los brúquidos, a pesar de su poco número (9 especies) se relacionan con especies que su periodo de fructificación, en conjunto, se distribuye en todo el año; los bruquidos, por lo tanto, se encuentran en casi todo el año. Las plantas relacionadas con los cerambicidos (6 especies) fructifican, en conjunto, durante todo el año, por lo que sus depredadores son constantes, supuestamente, a lo largo del año. Los insectos del orden Lepidoptera tienen una distribución en el tiempo constante durante el año, pues las plantas de las que se alimentan las larvas (32 especies), fructifican en todo el año; en este caso se observa que un alto porcentaje de especies lo hace entre los meses de mayo a septiembre, disminuyendo en forma considerable en los meses de "nortes". Por lo tanto las palomillas pudieran encontrarse en estado larvario, en mayores cantidades en esos meses. Lo anterior ocurre de la misma forma con los insectos hymenopteros, pues las semillas abundan entre los meses de mayo a octubre; esto es que el número de larvas de las avispa disminuyen en los meses de los denominados "nortes". Aunque hay que aclarar que la abundancia de recursos (semillas) para las larvas, en determinados meses, no es indicador directo de la abundancia de los adultos en meses posteriores.

El comportamiento general muestra que en los meses fríos (noviembre a enero principalmente), los diversos grupos de insectos asociados a las semillas y propágulos, disminuyen en número de especies. Entre mayo y noviembre se concentran, en su fructificación, alrededor de 55 especies presa (de 79 que evidenciaron daño, un 70 % aproximadamente), lo que quiere decir

que un 70% de insectos logrados se concentran en esos meses, en tanto que el 30 por ciento restante de insectos se relacionan con especies que fructifican en los meses frios y de nortes. Es de hacer notar que los principales grupos de depredadores se relacionan con plantas que tienen, en promedio, un periodo de tiempo de disponibilidad para los insectos muy similar. Por ejemplo, los curculiónidos se relacionan con especies de plantas que tienen un promedio de fructificación de 2.6 meses, mientras que los brúquidos con especies cuyo promedio es de 2.4 meses; los cerambícidos a su vez se relacionan con especies que en promedio fructifican durante 2.3 meses, en tanto que los lepidópteros lo hacen con plantas cuyo promedio de fructificación es de 2.5 meses y los himenópteros con plantas de 2.7 meses en promedio de fructificación.

Se compararon las frecuencias de especies de plantas observadas, desde las que no son atacadas hasta las que se relacionan con una hasta cinco insectos, con las que se esperarían si tal interacción (insecto-semilla) ocurriera al azar. Para ello se generaron los números de especies de plantas que se esperaba fueran atacadas en una distribución de Poisson, por 0,1,2,3,4,5 especies de insecto, siguiendo la expresión:

$$P(x) = \frac{m^x}{x!} e^{-m}$$

donde m es el número promedio de especies de insecto por especie de planta, con base en las 83 especies consideradas. (Aquí no se incluyen 7 especies de plantas a las que no se logró cultivar ningún insecto asociado a la semilla, así como 10 especies en las que los insectos asociados no se alimentan de la semilla). (e es la base de los logaritmos naturales ($e=2.71822$) y x es el número de insectos asociados por especie de planta, $P(x)$ por lo tanto, es la frecuencia esperada de casos de 0,1,2,3,4,5 especies de insecto por planta.

Los números observados y esperados se compararon con una prueba de χ^2 ; los resultados se resumen en el cuadro IV.

Se observa que en el caso de las especies de planta asociadas con 1 insecto existe una marcada diferencia entre los valores observados y los esperados; esto se traduce en que existen más especies de plantas relacionadas con 1 insecto depredador de semillas que las esperadas si la interacción ocurriera al azar. Especies sin insectos asociados así como especies relacionadas con 2 y 3 insectos, existen en menor cantidad que las esperadas, no así con especies relacionadas con cuatro insectos, pues en este caso existen un poco más de las esperadas; en cuanto a las especies de planta relacionadas con 5 insectos no hay diferencias en cuanto a lo esperado. En la tabla IV se suman los resultados obtenidos para 4 y 5 especies de insectos esperados; en este caso, al sumarlos, hay mayor número de observados que los esperados (discrepancia neta = +2.2).

Euritomidae.

En general, se puede decir que las plantas que se relacionan con una especie de insecto lo hacen con miembros de las familias Coleoptera consideradas como de mayor importancia (Bruchidae, Cerambycidae, Curculionidae), en tanto que las plantas que se relacionan con dos o más especies de insectos, lo hacen con lepidópteros e hymenópteros (generalmente no depredadores estrictos).

Para explorar algunas relaciones de similitud entre algunas familias y ordenes de insectos (grupos en pares), se calculó el coeficiente de similitud de Sörensen (S) (Mueller-Dombois, et.al. 1974). Este índice relaciona el número de especies comunes entre dos grupos con el número total de especies para cada grupo.

Para calcular el índice de similitud de Sörensen se siguió la siguiente fórmula:

$$S = c / (0.5) (A+B) \quad \text{donde} \quad \begin{array}{l} c = \text{número de especies} \\ \text{comunes en total.} \\ A = \text{número total de especies} \\ \text{en el grupo A.} \\ B = \text{número total de especies} \\ \text{en el grupo B.} \end{array}$$

El índice de similitud (S) entre grupos de insectos (Cuadro V) arroja los siguiente: entre los grupos comparados no se encontró ningún índice > o igual a 50 %; el mayor índice observado es el mostrado por los insectos de la familia Curculionidae y los insectos del orden Hymenoptera, en los que existe un porcentaje de especies comunes que los asemeja (41.26%); las palomillas y las avispas poseen asimismo un índice de similitud parecido al anterior (39.34 %), en tanto que la similitud que pudiera existir entre brúquidos y curculiónidos es prácticamente nula (4.76 %) pues poseen una sola planta en común. En el caso de los insectos hymenópteros y los brúquidos, el índice de similitud es de cero pues no se relacionan con ninguna especie en común (ver cuadro V). El porcentaje promedio de similitud (S) tiene un valor de 21.51 %, que también sugiere que existe una especificidad alta en las relaciones insecto-semilla a nivel de grupos mayores (familia, orden). Esto confirma además el hecho de que para la familia Curculionidae existe un nivel de especificidad elevado.

Cuadro V. Matriz donde se indican los valores de Similitud (S) para cada par de grupos de insectos relacionados (A=Bruchidae, B=Curculionidae, C=Cerambycidae, D=Lepidoptera y E= Hymenoptera). El valor de S va de 0 a 100 %. Con 100 % de similitud los grupos relacionados comparten las mismas especies.

	A	B	C	D	E
A	-	4.76	14.28	20.00	0.00
B	-	-	10.00	36.36	41.26
C	-	-	-	26.31	22.85
D	-	-	-	-	39.34
E	-	-	-	-	-

En este mismo contexto, una técnica útil para identificar relaciones entre grupos de especies es aquella que calcula algún coeficiente basado en qué tan frecuentemente ciertos contingentes de especies de plantas son utilizadas (ie. consumidas) por un par de grupos de insectos; ese coeficiente se puede calcular, utilizando tablas de contingencia de 2x2, obtenidas a partir de la "presencia" o "ausencia" (es decir consumo o no consumo, respectivamente) de las especies en los grupos de depredadores que se comparan.

La tabla de contingencia de 2x2 y el coeficiente, X^2 , se obtienen bajo este esquema:

		Grupo A de insectos		
		+	-	
Grupo B de insectos	+	a	b	a+b
	-	c	d	c+d
		a+c	b+d	n

donde a= Número de especies de plantas utilizadas tanto por los grupos A y B de insectos.

b= No. de especies utilizadas por A.

c= " " " " " B.

d= " " " que no utilizan A y B.

n= a+b+c+d

Si el análisis es significativo ($P < 0.05$), y si el número de especies presa es mayor de lo esperado, podemos decir entonces que existe una "asociación" (es decir utilización) positiva, y si ocurre lo contrario existe una "asociación" negativa. Las comparaciones y las tendencias para cada una de ellas se presentan en el cuadro VI.

Entre los curculiónidos y los bruquidos se observa una asociación negativa ($X^2 = 0.28$; $0.10 > p > 0.05$), pues sólo comparten una sola especie de las 42 posibles (34 especies de planta con curculiónidos + 8 especies con bruquidos = 42); entre las palomillas y los cerambycidos se observa una asociación positiva ($X^2 = 4.802$; $p < 0.05$), pues de las seis especies en las que se encontraron los cerambycidos, en cinco de ellas existen lepidópteros que también se alimentan de la semilla. Otra asociación, donde la X^2 resulta significativa, es entre los himenópteros y los bruquidos; sin embargo, esta asociación es negativa pues los dos grupos de insectos no comparten ninguna especie presa ($X^2 = 5.084$; $p < 0.025$). En el resto de las comparaciones la X^2 correspondiente no es significativa y por ello no existe asociación entre los grupos.

Cuadro VI. Tendencia en las asociaciones entre los distintos grupos de insectos. (A=Bruchidae, B=Curculionidae, C=Cerambycidae, D=Lepidoptera, E=Hymenoptera).

Comparación	X^2	p	Asociación
A-B	3.49	$0.1 > p > 0.05$	negativa
B-C	0.275	n.s.	-
A-C	0.296	n.s.	-
B-D	0.813	n.s.	-
B-E	0.026	n.s.	-
D-E	0.813	n.s.	-
D-C	4.802	$0.1 > p < 0.05$	positiva
D-A	0.294	n.s.	-
E-A	5.084	$0.05 > p > 0.025$	negativa
E-C	2.411	n.s.	-

Más de la mitad de las especies colectadas se relacionan con un insecto y el porcentaje de esas especies presa disminuye conforme aumenta el número de insectos con los que se relacionan. Hay muy pocas especies que son consumidas por un mayor número de especies de insecto, por lo que podría sugerirse que la colonización trófica de una especie susceptible por un insecto dado, no necesariamente implica susceptibilidad a otros insectos. Existe un porcentaje relativamente bajo (15%) de especies que carecen (o al menos no se observaron) de depredadores asociados y podría pensarse que éstas constituyen un grupo de especies "fuertes" en su defensa (menos susceptibles al ataque). Aparentemente existe una tendencia de los insectos a atacar a las especies susceptibles en estado predisposición; pues los insectos han "descubierto" que el ataque en predisposición constituye una ventaja para su desarrollo, pues la larva vive en su alimento y no tiene que buscarlo, trasladándose de un lugar a otro; esto mismo ocurre en el estado postdispersión; además al atacar en predisposición las larvas no están expuestas al ataque de microorganismos (hongos y bacterias) pues las semillas protegen de estos patógenos a las larvas; la familia Curculionidae es la más relevante en este sentido, mientras que los dípteros generalmente se relacionan con especies en estado postdispersión y no necesariamente con las semillas. Los himenópteros están relacionados, en 68% de los casos, con semillas en estado predisposición y son el grupo, además de los curculiónidos, que se presentan con mayor constancia. La gran mayoría, como ya se mencionó, son pertenecientes a la familia Eurytomidae; Ficus sp. es un ejemplo donde se observa la importancia de la presencia de las avispas, pues son imprescindibles para el desarrollo de las semillas (Janzen, 1979a); en tanto que en Faramea occidentalis, las avispas son un elemento importante en la pérdida de las semillas.

Podría decirse que existen dos formas de relacionarse los insectos con las semillas en estado predisposición: i) la de invadir desde la floración a la planta en cuestión y emerger antes de que el fruto sea tirado (utilizada por avispas y palomillas principalmente), y ii) donde se invade al fruto cuando éste se encuentra prácticamente formado, que es frecuentemente utilizada por cerambícidos, bruquidos y curculionidos. Posiblemente en cada una de las situaciones, las semillas poseen un contenido químico diferente, y cada grupo de insectos ha utilizado, para su beneficio, diferentes tácticas.

En estado postdispersión, también existen dos estrategias: una que consiste en relacionarse exclusivamente con semillas y otra de alimentarse del arilo y otras estructuras diversas de la semilla; una tercera es la que utiliza ambas, pero las semillas generalmente se encuentran en estado de putrefacción. Los coleópteros (Buprestidae, Staphylinidae y Scarabaeidae) y dípteros generalmente utilizan la segunda y tercera estrategias, en tanto que el resto de los grupos utilizan la primera.

Las especies atacadas en estado predisposición, son más

abundantes que las atacadas en postdispersión; existe un bajo número de especies atacadas en ambos estados. Lo anterior podría deberse a la alta susceptibilidad que tienen las semillas en estado predispersión. Aunque no hay evidencia es probable que en estos momentos la planta madre destina recursos para fortificar la reserva alimenticia del embrión y probablemente descuidan la defensa contra el ataque. Sin embargo, *Nectandra ambigens* y *N. globosa*, entre otras, germinan a pesar de que el insecto ha invadido la semilla, observándose que, en un alto porcentaje, la plántula resulta exitosa. Podría pensarse que la defensa, en estas especies, radica en la rapidez en la germinación y no tanto al contenido de sustancias tóxicas para los insectos en las semillas.

La comparación de las frecuencias con que las especies de plantas son consumidas por 0,1,2,3,4,5, especies de insectos, produjo resultados similares a los presentados en el trabajo realizado por Janzen (1981b) en la distribución de frecuencias de plantas relacionadas con 0,1,2,3,4,5 especies de insectos; en este caso no se realizó una comparación observado-esperado en la que se incluyera a todas las especies contenidas en la flora de Los Tuxtlas (que aún no se conocen con certeza). Los insectos no usan a sus presas (las semillas) en forma azarosa, pues existe una alta especificidad sobre la presa en muchos de los casos (el 85 % de los insectos de la familia de los curculiónidos). Se ha mencionado en la literatura que aunque la presión selectiva que representan los mecanismos químicos y físicos de defensa de las plantas influye en los herbívoros en la selección de características que les permitan evadir o enfrentarse a ellos (de modo que su sobrevivencia, crecimiento y fecundidad no se vean reducidos (Whitham, 1981)), los insectos (y en general los herbívoros) pueden desplegar diferentes características morfológicas, fisiológicas y conductuales contra las defensas de la planta (Denno & McClure, 1983). En este sentido, y haciendo referencia a la comparación entre observado-esperado, el hecho de encontrar tantos casos de especies de planta asociadas a un solo insecto, podría ser una respuesta a una interacción en la que las plantas no han sido capaces de romper la presión de selección ejercida por los insectos.

La familia Curculionidae define en gran medida la abundancia de especies de plantas asociadas a un insecto, mientras que el resto de los grupos (Lepidoptera, Hymenoptera y diversas familias de Coleoptera) lo hacen para las frecuencias de 2,3,4 y 5 insectos asociados a una planta. En trabajos realizados en una comunidad de bosque tropical caducifolio, buscando los insectos depredadores de semillas Janzen (1980a, 1981a) encontró que los insectos de la familia Bruchidae son los más ampliamente distribuidos en las plantas; en el presente trabajo los curculionidos son, junto con los lepidópteros, los que presentan una distribución mayor entre las plantas.

La distribución de las especies de coleópteros sobre las plantas observada sugiere que existen una gran cantidad de

semillas que se relacionan con un solo insecto y pocas especies de plantas que se relacionan con dos a cinco especies de insecto, a diferencia del trabajo de Janzen (1980a) donde menciona que existen pocas especies de plantas que se relacionan con una de insecto.

Lo estrechez de la relación insecto-semilla, para el caso de los curculionidos se ve reforzado por los índices de similitud calculados; el índice (S) promedio de 21.51 % nos indica que se comparten pocas especies presa entre los distintos grupos de insectos, lo que a su vez indica un alto índice de especificidad (en el 85.29% de los insectos de la familia Curculionidae, logrados en el cultivo, son específicos para su presa).

Es probable que muchos de los insectos cultivados puedan desarrollarse alimentándose de semillas de otra especie distinta a la que promovió su desarrollo; pero algo que podría impedir que un insecto se desarrolle en dos especies diferentes, y quizá no emparentadas, es que el tiempo de permanencia de las semillas no sea el mismo para ambas especies de plantas. Por otro lado cada insecto presenta un comportamiento diferente para el cortejo, oviposición, etc. influido en gran medida por la planta en la que se desarrolla, y por la disponibilidad de las semillas; debido a ello es probable que a lo largo de la evolución de los curculionidos, o de cualquier grupo de insectos, este factor, el de la disponibilidad de las semillas, halla influido en la estrechez de la relación.

Aunque se ha discutido en otros trabajos (por ejemplo, ver Oyama, 1987) lo difícil que resulta analizar el daño producido en las semillas en la fase previa a la dispersión, en el presente trabajo es claro que más del 50% de las especies colectadas reciben el daño en sus semillas en dicha etapa. La consecuencia de ello sería que se limita en gran medida la producción de frutos, y la incorporación a la población de nuevos individuos (véase Louda, 1982, 1983). Bajo el supuesto de que la depredación de semillas es una presión de selección importante, es de esperar la existencia de respuestas por parte de la planta. En algunos casos existe la posibilidad de escape a la depredación por saciación "local" (Silvertown, 1980); esto se traduce, en la planta (por ejemplo Mortonioidendron guatemalense), en la formación de varias semillas de diferentes tamaños agrupadas en un mismo fruto; un insecto invade una cápsula que posee varias semillas de diferente tamaño y durante su desarrollo se alimenta hasta saciarse, dejando libres algunas de ellas. Si se alimenta de la más grande, le basta una sola para completar su desarrollo hasta el estado adulto, en tanto que si se alimenta de las más pequeñas, requerirá de dos o tres, dejando libre solamente una. Es muy probable que las especies que producen frutos con una sola semilla reciben un impacto mayor y menores posibilidades de escape, que las que producen semillas agrupadas. Existen otras estrategias de escape a la depredación, como es la de producir los frutos en masa generando un efecto de saciación por participación "comunal" (Silvertown, 1980; Janzen, 1980a), tal y

como ocurre en Brosimum alicastrum; al respecto habrá que señalar que la producción en masa de las semillas, posibilita a gran cantidad de patógenos a invadir a semillas que posiblemente hayan escapado de la depredación por animales. Otra estrategia observada consiste en la rápida germinación; semillas de algunas especies de Eugenia y Lonchocarpus son capaces de germinar incluso en el interior de la cápsula y la vaina respectivas, conteniendo al insecto depredador en su interior. Esto genera, para algunos interactuantes una carrera en la que compiten la velocidad de desarrollo (el insecto) vs. la velocidad de germinación (la planta) (cf. Janzen, 1970a).

Es indudable que para conocer todos los aspectos que conlleva la interacción insecto-semilla, debieran hacerse estudios experimentales bajo condiciones naturales y de laboratorio y la formulación de hipótesis de trabajo son imprescindibles para ello. Si bien en este trabajo, se observaron porcentajes altos de depredación de semillas en algunas especies, es necesario evaluar el impacto que sobre las poblaciones de plantas ocurre. Probablemente la depredación de semillas es un fenómeno que no influye en gran medida en la demografía de las plantas (como se ha visto que ocurre en muchas especies), pues muchas de las semillas muertas por depredación tenían un destino de muerte por otros factores como la densodependencia (Harper, 1977; Dirzo, 1984b). Sin embargo, en localidades que como los Tuxtlas, se encuentran sujetas a fuentes de perturbación cercanas, constantes y recientes, la depredación de semillas puede ser un fenómeno que afecte la sobrevivencia de poblaciones específicas de plantas, y desde luego, la de las poblaciones de insectos y la interacción misma. De ahí la importancia de realizar con más detalle este tipo de trabajos.

Finalmente, a manera de conclusiones, se pueden ofrecer los siguientes comentarios:

La cantidad de especies nuevas de insectos (hasta el momento seis) que arroja este trabajo indica la pobreza en el número de investigaciones que se realizan a este nivel. Son pocos los estudios detallados de taxonomía en esta zona y las colectas que para ello se han realizado resultan insuficientes.

Es importante mencionar que en el estudio de la interacción insecto-semilla es imprescindible utilizar la historia natural como herramienta. Sin ella el conocimiento de esta compleja relación resulta insuficiente.

Este trabajo, a pesar de su amplitud, resulta insuficiente para reflejar del todo la complejidad de la interacción insecto-semilla. Es indudable que debieran hacerse estudios en forma detallada y abundante en su contenido, más numerosos sobre todo en los trópicos y en otras comunidades que se encuentran en peligro de desaparecer.

Es evidente que han quedado muchos huecos por llenar en el presente estudio, sin embargo este trabajo preliminar puede servir de introducción a trabajos posteriores; a continuación se sugieren algunos aspectos que debieran considerarse para la realización de estudios y mejor comprensión del fenómeno de la interacción insecto-semilla:

-Análisis fitoquímico (tóxicas y contenido nutricional) de las semillas.

-Análisis de las vías metabólicas utilizadas por los insectos como mecanismos de desintoxicación a las sustancias de defensa de las semillas y elucidar el papel de éstas.

-La utilización de técnicas demográficas y estadísticas para evaluar el impacto de la depredación de semillas en poblaciones de plantas.

- Comparar el efecto de la depredación de semillas entre plantas con distintas historias de vida y de ambientes contrastantes.

- Estudios de exclusión de depredadores de semillas

- Efecto de los patógenos y parasitoides sobre las semillas y sobre el desarrollo de los depredadores.

Las anteriores sugerencias señalan las enormes posibilidades de desarrollo en el estudio de la interacción insecto-semilla que pueden ser explotadas.

BIBLIOGRAFIA.

- Augspurger, C.K. 1980. Mass-flowering in 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: 775-789.
- Bawa, K.S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in Jacaratia dolichaula (D. Smith) Woodson (CARICACEAE). Evolution 34:467-474.
- Begon, M.G. & Mortimer M. 1981. Population Ecology: A unified study of Animals and Plants. Blakwell Sci. Pub. London. 200 pp.
- Bell, E.A. 1972. Toxic aminoacids in the leguminosae. Ann Proc. Phytochem. Soc. Eur. 8:163-177.
- Bernays, E.A. & Woodhead, S. 1982. Plant phenols utilised as nutrients by a phytophagous insect. Science 216: 201-203.
- Boucher, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by Quercus oleoides a tropical lowland oak. Oecologia 49: 409-414.
- Breedlove, D.E. & Ehrlich P. R. 1968. Plant herbivore coevolution: lupins and lycaenids. Science 162:671-672.
- Breedlove, D.E. & Ehrlich. P.R. 1972. Coevolution patterns of legume predation by a lycaenid butterfly. Oecologia 10:99-104
- Brown, V. K. 1985. Insect herbivores and plant succession. Oikos 44: 17-22.
- Bullock, S.H. & Bawa, K.S. 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in Guarea rhopolocarpa in a Costa Rican rain forest. Ecology 64(4):851-861.
- Cideciyan, M.A. & Malloch A. J. M. 1982. Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of Rumex crispus and R. obtusifolius. Journal of Ecology 70:227-237.
- Chesneau, V. E. (ed.) Metodologia para el estudio de la vegetación. Secretaria General de la OEA. Washington, D.C. 1982 Monografia No. 22. 168 pp.
- Connel, J. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Dynamics of Populations (eds. den Boer P. J. & Gradwell, G.R.) pp. 298-310. Centre for Agricultural

Publisching an Documentation, Wageningen.

- Chizón, S.E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta). Tesis de Licenciatura, ENEP Zaragoza, UNAM. México.

- Córdova, C.B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En: Gómez Pompa y S. del Amo R. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. INIREB-Alhambra, México. pp. 103-128.

- Crawley, M. J. 1983. Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications, London, 437 pp.

- Cruz, de la M. & Dirzo R. 1987. A survey of the standing levels of herbivory on seedlings from a Mexican rain forest. Biotropica 19:98-107.

- De Steven, D. 1982. Seed production and seed mortality in a temperate forest shrub (witch-hazel) Hammamelis virginiana. Journal of Ecology 70:437-443.

- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18:586-608.

- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" en coevolucion Boletín de la Sociedad Botánica de México. 44; 91-94.

- Dirzo, M.R. 1984. Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. In: Medina, H.A., H.A. Mooney & C. Vazquez-Yañez (eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Pub. The Hague.

- Dirzo, R. 1985. Metabolitos secundarios en las plantas: Atributos panglossianos. Ciencia. 36:137-145.

- Dirzo, M.R. 1987a.

- Dirzo, M.R. 1987b. Estudios sobre interacciones planta-herbivoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. Revista de Biología Tropical 35:119-131.

- Fenny, P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insects herbivores. In: L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.). Coevolution of animals and plants. Symp. V First. Inst. Cong. Syst. Evol. Biol. Univ. Texas Pres, Austin, pp. 3-19.

- Flores, J.S. 1971. Estudios de la vegetación del Cerro del Vigía, de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Freland & Janzen, D. H. 1974. Strategies in herbivory by

mammals: the role of planta secondary compounds. American Naturalist. 108: 109-189.

- Futuyma, D.J. (1983). Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. In: Sami Ahmad (ed.) Herbivorous insects: Host-seeking behavior and mechanisms. Academic Pres. New York.

- Garcia, E. 1973. Modificaciones al sistema de Clasificación climática de Köepen (Para adaptarlas a las condiciones de la República Mexicana). UNAM. México. 152 pp.

- Greig-Smith P.W. & Wilson, M.F. 1985. Influences of seed size, nutrient composition and phenolic content on the preferences of bullfinches feeding in ash trees. Oikos. 44:47-54.

- Harborne, J.B. 1977. Introduction to Ecological Biochemistry. London, Academic Press. 243pp.

- Harper, J.L. 1977. Population biology of Plants. Academic Press, New York. 892 pp.

- Harsthorn, G.S. 1972. The ecological life history and population dynamics of Pentaclethra maculosa, a tropical wet forest dominant and Stryphodendron excelsum, an occasional associate. Ph.D., tesis. Univ. Washington.

- Hartubia, J. 1980. Ecología y desarrollo: evolución y perspectivas del pensamiento ecológico. En Sunkel, & N. Gligo (eds.) Estilos de Desarrollo y Medio Ambiente en la América Latina. FCE, México. C.5, pp. 158-204.

- Heithaus, E.R., Stashko E. & Anderson, P.K. 1982. Cumulative effects of Plant-animal interactions of seed production by Bauhinia unguolata a neotropical legume. Ecology 63: 1294-1302.

- Herrera, C.M. 1985. Aposematic insects as six-legged fruits incidental short-circuiting of their defense by frugivorous birds. American Naturalist 126:286-293.

- House, H.L. 1961. Insect nutrition. Annual Review of Entomology. 6:13-26.

- Howe, H.E. Schupp & L. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). Ecology 66:781-791.

- Ibarra, M.G. (1985). Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Ibarra, M.G. y S. Sinaca C. 1987. Lista florística de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. Listados

Floristicos de México VII. Instituto de Biología. UNAM, México. 51 p.

- Illescas, R. M. (1987). Algunos aspectos de la ecología postdispersión de semillas de una especie arbórea: Trichilia martiana (Meliaceae), en la selva de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution 20:249-275.
- Janzen, D.H. 1969a. Allelopathy by Myrmecophytes. The ant Azteca as an allelopathic agent of Cecropia. Ecology 50:147-153.
- Janzen, D.H. 1969b. Seed eaters vs. seed size, toxicity and dispersal. Evolution 23:1-27.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores ant the number of tree species in tropical forests. American Naturalist. 104:501-528.
- Janzen, D.H. 1971a. Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics. 2:465-492.
- Janzen, D.H. 1971b. Escape of juvenile Dioclea megacarpa (Leguminosae) vines from predators in a deciduos forest. American Naturalist. 105: 97-112.
- Janzen, D.H. 1971c. The fate of Sheelea rostrata fruits beneath the parent tree. Predispersal attack by bruchids. Principes 15:89-101.
- Janzen, D.H. 1972. Association of a rainforest palm and seed-eating beetles in Puerto Rico. Ecology 53:258-261.
- Janzen, D.H. 1974. Ephyphitic myrmecophytes in Sarawak, mutulism trough the feeding of plants by ants. Biotropica 6:237:259
- Janzen, D.H. 1975a. Interactions of seeds and their insect predators-parasitoids in a tropical deciduos forest. In: Price P. (ed.). Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum Press. N.Y.
- Janzen, P.H. 1975b. Behavior of Hymenaea courbaril when its predispersalseed predator is absent. Science 189:145-147.
- Janzen, D.H. 1976a. Why bamboos wait so long flower? Annual Review of Ecology Systematics. 7:347-391.
- Janzen, D.H. 1976b. Reduction of Mucuna andreana. (Leguminosae) seedling fitness by artificial seed damage. Ecology 57:826-828.

- Janzen, D.H., Miller, G.A.; Hackforth-Jones, J.; Pound C.M.; Hooper, K. & Janos, D.P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of Andira inermis (Leguminosae) Ecology 57(5):1068-1075.
- Janzen, D.H. 1977a. How southern cowpea weevil larvae (Bruchidae: Callosobruchus maculatus) die on nonhost seeds. Ecology 58; 921-927.
- Janzen, D.H. 1977b. The interaction of seed predators and seed chemistry. In: V. Labeyrie (ed.) Le comportement des insectes et milieu trophique No 26:493 pp.
- Janzen, D. H. 1978a. The ecology and evolutionary biology of seed chemistry as relates to seed predation. Ann. Proc. Phytochemistry Soc. Eur. 15:163-206
- Janzen, D.H. 1978b. Seedling patterns of tropical trees. In: Tomlinson, P.B. & Zimmerman M.A. (eds.) Tropical trees as a living systems. Cambridge U. Press. Cambridge. pp. 83-128.
- Janzen, D.H. 1979a. How to be a fig? Annual Review of Ecological and Systematics 10:13-51
- Janzen, D.H. 1979b. How many babies do figs pay for babies? Biotropica 11:48-50
- Janzen, D. H. 1979c. New horizons in the biology of plant defenses. In: G. A. Rosenthal & D. H. Janzen (eds.) Herbivores. Their interaction with secondary metabolites. Academic Press. New York. p. 331-350.
- Janzen, D.H. 1980a. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa-Rican deciduous forest. Journal of Ecology 68:929-952.
- Janzen, D.H. 1980b. When is it coevolution? Evolution 34:611-612.
- Janzen, D.H. 1981a. The defenses of Legumes against herbivores R.M. Polhill & P. H. Raven (ed.) Advances in Legume Sistematics. Academic Pres. p:951-977.
- Janzen, D.H. 1981b. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. Biotropica 13(4):271-282.
- Jermy, T. 1984. Evolution of insect-host plant relationships. American Naturalist 124(5):609-630.
- Jermy, T. & Szentesi, A. 1978. The role of inhibitorii stimuli in the choice of oviposition site by phytophagous insects. Entomological Experimentalis et Applicatta. 24:458-471.
- Jordano, D. 1983. Fig-seed predation and dispersal by birds. Biotropica 15(1):38-41.

- Johnson, H.B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. Botanical Review 41: 233-258.
- Johnston, I.M. 1981. Consumption of leaves by herbivores in mixed mangrove stands. Biotropica 13:252-259.
- Krebs, S.V. 1985. Ecología. Estudio de la distribución y la Abundancia. Harla, México. p.p.753.
- Levin, D.A. 1970. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics. 7: 121-159.
- Levin, D.A. 1973. The role of trichomes on plant defense. Q. Rev. Biol. 105:157-181.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas": Pasado, presente y futuro. En: Regeneración de Selvas I Gómez Pompa, et.al. (eds.). CECSA, México. 676 pp.
- Louda, S.V. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub Haplopappus squarrosus (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. Journal of Ecology 70:43-53.
- Louda, S.V. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, Haplopappus venetus (Asteraceae), along a climatic gradient. Ecology 64:511-521.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una Selva Alta Perennifolia. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 181. pp.
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review Ecology and Systematics. 11: 119.
- Meer, Van der, J. 1977. Notes on density dependence in Welfia-georgii Wend ex. Buret (Palmae) a lowland rain forest species in Costa Rica. Brenesia 10-11:9-15
- Mc Key, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal system. In: Gilbert, L.E. & Raven P.H. (eds.) Coevolution of animals and plants. University of Texas Press. Austin, Texas. pp. 159-141.
- Mc Neil, S. & Southwood, T.R.E. 1970. The role of nitrogen in the development of insect-plant relationship. In: J.B. Harborne (ed) Biochemical aspects of plant and animal coevolution. Academic Press, London, 1978. p. 77.
- Miranda, F. y Hernández, X. 1963. Los tipos de Vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28:29-179.
- Moreno-Cassasola, P. 1976. Viabilidad de semillas de árboles tropicales y templados, una revisión bibliográfica. En: Gómez

Pompa, et.al. (eds.) Investigaciones sobre regeneracion de Selvas Altas, Veracruz, México. I. CECSA. CNEB. INIREB. México. p.p. 471-566.

- Morón, M. A. (1979). Fauna de Coleópteros Lamelicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtles", Veracruz, UNAM. México. Anales del Instituto de Biología de la UNAM. Serie Zoología 50(1). pp. 375-454.

- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology, Wiley, Nueva York, N.Y. 547 pp.

- Oyama, N.A.K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Chamaedorea tepejilote (Palmae). Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, 238 pp.

- Pennington, J.D. & Sarukhán, J. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México. 413 pp.

- Pijl, Van der. L. (1970). The principles of dispersal in higher plants. Spriger Verlag (Oecologia) Berlin. 182 pp.

- Piñero D. & Sarukhán J. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm Astrocaryum mexicanum Liebm. Journal of Ecology. 66:781-791.

- Price, P. 1977. General concepts on the evolutionary biology of parasites. Evolution 31: 405-420.

- Regal, P.J. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. Science 196: 622-629.

- Rosenthal, G.A. 1981. Role of allelochemicals in the specialization of trophic relations between bruchids and legumes. In: Labeyrie V. (ed.) The ecology of bruchids attacking legumes (pulses). Junk Pub. The Hague.

- Rosenthal, G.A.; Dahlman, D.L.; Janzen, D.H. 1978. L-canaline detoxification: a seed predators biochemical mechanism. Science 202:528-529.

- Rosenthal, G.A. & Janzen, D.H. 1983. Avoidance of non-protein amino-acid incorporation into protein by the seed predator Carvedes brasiliensis (Bruchidae) Journal of Chemical Ecology 9:1353-1361.

- Rojas-Garcíaadueñas, M. 1979. Fisiología vegetal aplicada. México, Mac.Graw Hill. pp. 210-211.

- Romme, W; Knight, D.H. & Yavitt, J.B. 1986. Mountain pine beetle outbreaks in the rocky mountains: regulators of primary productivity. American Naturalist. 127(4):484-494.

- Rzedowsky, J. 1978. Vegetacion de México. Ed. Limusa, México. 432 pp.
- Rico, B.M. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles". Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Sánchez, G.B. 1988. Descripción de las diásporas dispersadas por viento de la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Veracruz, México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 96 pp.
- Sarukhán, J. 1968. Analisis Sinecológico de las Selvas de Terminalia amazonia en la planicie costera del Golfo de México. Tesis M. en C.. Colegio de Posgraduados. E.N.A. Chapingo, México. 300 pp.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical system. In: Solbrig O.J. (ed.) Demography and Evolution in Plant populations. University of California Press. Berkeley. pp. 168-178.
- Scriber, J.M. 1977. Limiting effects of low-water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of Hyalophoro cecropia (Lepidoptera: Saturniidae). Oecologia. 28: 269-287.
- Silvertown J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. Biological Journal of Linnean Society. 14:235-250.
- Smith, C.C. 1970. The coevolution of Pine squirrels (Tamiasciurus) and conifers. Ecological Monographs. 40: 349-371.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical fores. American Naturalist 104:25-35.
- Soto, E.M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtles, Ver. En: Gómez-Pompa, et. al (eds.) Investigación sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. CECSA, México. 70-110.
- Sousa, S.M. 1968. Ecología de las Leguminosas de los Tuxtles, Veracruz. Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica 39:121-160
- Wiebes, J.T. 1979. Coevolution of figs and their insect pollinators. Annual Review of Ecology and Systematics 10:1-12.
- Wilson, M.F. 1983. Plant reproductive Ecology. Wiley Interscience Publication John Wiley and Sons, New York.

ANEXO I. Contenido de Láminas.

- Lámina 1. a) Abuta panamensis
 b) Albizia purpusii
 c) Acacia cornigera
- Lámina 2 a) Allonhyllus camptostachis
 b) Astrocaryum mexicanum
 c) Bernoullia flammea
 d) Brosimum alicastrum
 e) Ampelocera hottlei
- Lámina 3 a) Calatola laevigata
 b) Chamaedorea tepejilote
 c) Clarisia biflora
 d) Coccoloba barbadensis
 e) Coccoloba sp.
- Lámina 4 a) Cordia megalantha
 b) Croton schiedeanus
 c) Cupania sp.
 d) Couepia polyandra
- Lámina 5 a) Dendronanax arboreus
 b) Cynometra retusa
 c) Dialium guianense
- Lámina 6 a) Diospyros digina
 b) Dipholis minutiflora
 c) Feramea occidentalis
 d) Ficus insipida
- Lámina 7 a) Guarea bijuga
 b) Guarea grandiflora
 c) G. glabra
 d) Inga brevipedicellata
- Lámina 8 a) Lonchocarpus cruentus
 b) L. guatemalensis
 c) Mappia longipes
 d) Mortoniendendron guatemalense
- Lámina 9 a) Nectandra ambigens
 b) N. globosa
 c) Omphalea oleifera
 d) Paullinia pinnata
- Lamina 10 a) Platymiscium pinnatum
 b) Pleurantodendron hayessii
 c)
- Lamina 11 a) Pseudolmedia oxyphyllaria
 b) Pouteria campechiana
 c) P. sapota

- Lámina 12 a) Quararibea funebris
b) Q. guatemalteca
- Lámina 13 a) Roupala montana
b) Sapindus saponaria
c) Senna multijuga
d) Spondias radkoferii
- Lámina 14 a) Swartzia guatemalensis
b) Licaria sp.
c) Tetrorchidium rotundatum
- Lámina 15 a) Vattairea lundelli
b) Trichilia pallida
c) T. martiana
d) Turpinia occidentalis
e) Trichospermum mexicanum
f) Trophis chiapensis

ANEXO II. Insectos Determinados (Charles O'Brien., M. A. Morón, R. A. Terron, Adolfo Ibarra, Enrique Ramirez, Vicente Hernandez) hasta Noviembre 1 de 1988 y la planta en la que se desarrollaron.

Insecto	Planta (No. de ref.)
<u>COLEOPTERA.</u>	
<u>CURCULIONIDAE:</u>	
<u>Anthonomus albolineatus</u> Champion	<u>Croton schiedeanus</u> (109-A)
<u>Anthonomus</u> sp. #1	<u>Mortoniiodendron</u> <u>guatemalense</u> (63-A)
<u>Anthonomus</u> sp. #2	<u>Croton schiedeanus</u> (109-B)
<u>Anthonomus</u> sp. #3	<u>Eugenia</u> sp. (76-A; 103-A; 104-B)
<u>Anthonomus</u> sp. #4	<u>Eugenia</u> sp. (98-A)
<u>Lonchophorus verruciger</u> (Champion)	<u>Eugenia</u> sp. (76-B)
	Probablemente sea de la especie <u>Anthonomus</u> .
<u>Heilipus</u> sp. #1	<u>Nectandra globosa</u> (107-B)
<u>Chelotonyx</u> sp. #1	<u>Quararibea funebris</u> (115C; 115g)
<u>Ceratopus longiclava</u> Champion	<u>Eugenia</u> sp. (105-C)
<u>Ceratopus subfasciatus</u> Champion	<u>Ficus</u> sp. (83-A; 90-A; F.A.A.; F.Z.A)
<u>Ceratopus bisignatus</u> Champion	<u>Ficus</u> sp. (F.Z.B.)
<u>Ceratopus tesellatus</u> Champion	<u>Ficus</u> sp. (91A; 105-C; 120-B)
<u>Ceratopus dorytomoides</u> Champion	<u>Ficus</u> sp. (105-C two)
<u>Ceratopus</u> sp. #1	<u>Ficus</u> sp. (120-A)
<u>Ceratopus</u> sp. #2	<u>Ficus</u> sp. (F.Z.A.; 120c)
<u>Pseudomopsis nigrosignatus</u> Champion	<u>Coccoloba barbadensis</u> (58-A)
<u>Conotrachelus rubidus</u> Champion	<u>Coccoloba</u> sp. (97-A)
<u>Conotrachelus</u> sp. #1	<u>Quararibea guatemalensis</u> (115-E)
<u>Conotrachelus</u> sp. #2	<u>Guarea glabra</u> (1-A)
<u>Conotrachelus</u> sp. #3	<u>Coccoloba barbadensis</u> (58-B)
<u>Conotrachelus</u> sp. #4	<u>Cynometra retusa</u> (46-C)
<u>Conotrachelus</u> sp. #5	<u>Couepia polyandra</u> (68-A)
<u>Sitophilus zeamais</u> Motschulsky	<u>Cynometra retusa</u> (46-B)

<u>Sitophilus oryzae</u> (L.)	<u>Eugenia</u> sp. (49-A)
<u>Apion latipes</u> Sharp	<u>Roupala montana</u> (85-A)
<u>Apion</u> sp. #1	<u>Vattairea lundelli</u> (66-A)
<u>Philinna bicristata</u> Champion	Bignoniace (116-B)
<u>Parisoschoenus flavolimbatus</u> (Champion)	Bignoniace (60-B)
<u>Cryptorhynchus (sensu lato)</u> sp. #1	Bignoniace (116-A)
<u>Cryptorhynchus (sensu lato)</u> sp. #2	<u>Cynometra retusa</u> (46-A)
<u>Anchonus</u> sp. #1	<u>turpinia occidentalis</u> (26C)
<u>Anchonus</u> sp. #2	<u>Clarisia biflora</u> (30-A)
<u>Anchonus</u> sp. #3	<u>Connarus shultessi</u> (119A)
<u>Catolethrus longulus</u> Boheman	Bignoniace (86-A)
<u>Apion</u> sp. # 2	<u>Chamaedorea tepejilote</u> (62-A)

SCOLYTIDAE:

Nectandra globosa (107-A)

ANTHRIBIDAE:

Ormiscus sp. #1Mappia longipes (102-A)

BRENTHIDAE:

Stereodermus sp. #1Paullinia pinnata
(125-B)

CERAMBYCIDAE:

Lepturges sp. # 1Lonchocarpus cruentus
(129-A;Lepturges sp. # 2L. guatemalensis 57-A)Leptostylus sp. aff. L. albescens HaldemanVattairea lundelli
(66-A)Sapindus saponaria
(11-A)

SCARABAEIDAE:

Onthophagus rhinolophus Har.Onphalea oleifera
(101-A;Stemmadenia donell-
smithii 128-A)

DIPTERA.Anastrepha sp. # 1Anastrepha sp. # 2Anastrepha ludensDipholis minutiflora
(96-A)Pouteria campechiana
(122-A)Pouteria sapota (54-A)

TACHINIDAE

Ficus insipida (91)LEPIDOPTERA.Thecla sp. # 1Ficus insipida (91-A)HYMENOPTERA.

Eurytomidae

(13-A, 50-A
118-A, 93-A
44-A, 52-A)

ANEXO III Listado de especies de planta utilizadas

Columna B: Número clave asociado

Columna A: Historia de Vida, N= Nómada. T= Tolerante a la
sombra, P=Pionera. o= desconocido.

No.	Fam.	Especie	A	B
1	ANACAR	Spondias radlkoferi	P	88
2	ANNOA	Cymbopetalum baillonii	N	89
3	ANNOA	Rollinia jimenezii	N	112
4	ANNOA	Guamia sp.	T	42
5	APOCYN	Stemmadenia donnel-smithii	T	128
6	APOCYN	Especie 47	O	47
7	ARALIA	Dendropanax arboreus	N	93
8	BIGNON	Especie 60	O	60
9	BIGNON	Especie 86	O	86
10	BIGNON	Callychlamis latifolia	O	40
11	BIGNON	Mansoa hymenaea	O	116
13	BOMBAC	Quararibea funebris	T	115.1
14	BOMBAC	Quararibea sp.	T	115.2
15	BORAGI	Cordia megalantha	N	87
16	CAPPAR	Capparis baducca	T	71
17	CONNAR	Connarus schultesii	O	119
18	CUCURB	Especie 3	O	3
19	CHRYSO	Couepia polyandra	N	68
20	DICHAP	Dichapetalum donell-smithii	O	59
21	EBENAC	Diospyros digyna	T	117
22	EUPHOR	Croton schiedeana	T	109
23	EUPHOR	Omphalea oleifera	N	101
24	EUPHOR	Tetrorchidium rotundatum	N	108
25	FLACOU	Casearia tucanensis	T	8
26	FLACOU	Lunania mexicana	T	61
27	FLACOU	Pleuranthodendron lindenii	T	123
28	GUTTIF	Rheedia edulis	T	50
29	HIPPOC	Salacia megistophyla	O	6
30	ICACIN	Calatola laevigata	N	99
31	ICACIN	Mappia racemosa	T	102
32	LAURAC	Licaria velutina	N	72
33	LAURAC	Nectandra ambigens	N	32
34	LAURAC	Nectandra sp. nov.	N	107
35	LEGUMI	Acacia cornigera	P	130
36	LEGUMI	Albizia purpusii	N	111
37	LEGUMI	Cynometra retusa	N	46
38	LEGUMI	Dialium guianense	N	21
39	LEGUMI	Dussia mexicana	N	69
40	LEGUMI	Inga brevipedicellata	N	4
41	LEGUMI	Lonchocarpus cruentus	N	129
42	LEGUMI	L. guatemalensis	N	57
43	LEGUMI	Mucuna argyrophylla	O	41
44	LEGUMI	Pithecellobium arboreum	N	22
45	LEGUMI	Platymiscium pinnatum	N	70

46	LEGUMI	<i>Senna multijuga</i> ssp. <i>doylei</i>	P	92
47	LEGUMI	<i>Sophora</i> sp.	O	127
48	LEGUMI	<i>Swartzia guatemalensis</i>	T	12
49	LEGUMI	<i>Vatairea lundellii</i>	N	66
50	LEGUMI	<i>Ormosia panamensis</i>	N	74
51	LEGUMI	Especie 48	O	48
52	MALPIG	Especie 126	O	126
53	MALVAC	<i>Hampea nutricia</i>	P	110
54	MELIAC	<i>Guarea glabra</i> raza <i>bijuga</i>	T	44.52
55	MELIAC	<i>G. glabra</i> raza <i>glabra</i>	N	1.5
56	MELIAC	<i>G. grandifolia</i>	N	18
57	MELIAC	<i>Trichilia martiana</i>	T	114
58	MELIAC	<i>T. breviflora</i>	T	67
59	MENISP	<i>Abuta panamensis</i>	O	78
60	MORACE	<i>Brosimum alicastrum</i>	N	2
61	MORACE	<i>Clarisia biflora</i> ssp. <i>mexicana</i>	T	30
62	MORACE	<i>Ficus insipida</i>	N	83.91
63	MORACE	<i>Ficus</i> sp.	N	90
64	MORACE	<i>Ficus</i> sp.	N	105
65	MORACE	<i>Ficus</i> sp.	N	120
66	MORACE	<i>Poulsenia armata</i>	N	106
67	MORACE	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	N	7
68	MORACE	<i>Trophis mexicana</i>	T	75
69	MYRSIN	<i>Parathesis lenticellata</i>	T	80
70	MYRSIN	Especie 113	T	113
71	MYRTAC	<i>Eugenia</i> sp. 84	T	84
72	MYRTAC	<i>Eugenia</i> sp. 103	T	103
73	MYRTAC	<i>Eugenia</i> sp. 104	T	104
74	MYRTAC	<i>Eugenia</i> sp. 29	T	29
75	MYRTAC	<i>Eugenia</i> sp. 98	T	98
76	MYRTAC	<i>Eugenia</i> sp. 124	T	124
77	MYRTAC	<i>Eugenia</i> sp. 76	T	76
78	MYRTAC	<i>Eugenia</i> sp. 425 ssc	T	49
79	MYRTAC	<i>Pimenta dioica</i>	T	100
80	PALMAE	<i>Astrocaryum mexicanum</i>	T	43
81	PALMAE	<i>Chamaedorea tepejilote</i>	T	62
82	PALMAE	<i>Desmoncus ferox</i>	O	77
83	POLYGO	<i>Coccoloba barbadensis</i>	N	58
84	POLYGO	<i>Coccoloba</i> sp.	N	97
85	PROTEA	<i>Roupala montana</i>	T	85
86	RUBIAC	<i>Faramea occidentalis</i>	T	118
87	RUBIAC	<i>Psychotria chiapensis</i>	T	95
88	RUBIAC	<i>P. faxlucens</i>	T	81
89	RUBIAC	<i>P. simiarum</i>	T	45
90	SAPIND	<i>Allophylus campostachys</i>	T	121
91	SAPIND	<i>Cupania</i> sp.	T	31
92	SAPIND	<i>Paullinia pinnata</i>	T	125
93	SAPIND	<i>Sapindus saponaria</i>	N	11
94	SAPOTA	<i>Dipholis minutiflora</i>	N	96
95	SAPOTA	<i>Pouteria campechiana</i>	N	122
96	SAPOTA	<i>Pouteria sapota</i>	N	54
97	STAPHY	<i>Turpinia occidentalis</i>	T	26
98	TILIAC	<i>Mortonioidendron guatemalense</i>	N	63.64
99	TILIAC	<i>Trichospermum mexicanum</i>	P	79
100	ULMACE	<i>Amphelocera hottlei</i>	N	13