

9
2ci

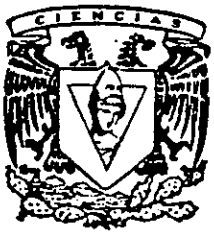


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

HERBIVORIA ARTIFICIAL Y CRECIMIENTO
COMPENSATORIO EN PLANTULAS DE 19 ESPECIES
LEÑOSAS DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA EN
CHAMELA, JALISCO.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A :
ROSALBA AMAYA LUNA



DIRECTOR DE TESIS: DR. EMANUEL RINCON SAUCEDO.



**TESIS CON
FALDA DE ORIGEN**

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

25 9347



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Herbivoría artificial y crecimiento compensatorio en plántulas de 19
especies leñosas de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco.

realizado por Rosalba Amaya Luna

con número de cuenta 8924757-2 , pasante de la carrera de Biólogo

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Emmanuel Rigoberto Saucedo.

Propietario

Dr. Zenon Cano Santana.

Propietario

Dra. Teresa Valverde Valdez. *Ma. Teresa Valverde U.*

Suplente

Dra. María del Pilar Huante Pérez. *Fredy B.*

Suplente

M. en C. María Esther Sánchez Coronado. *M. E. Sánchez Coronado*

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Alejandro Martínez Mena
Consejo Departamental de Biología

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

A LA MEMORIA DE MI MADRE, LA SEÑORA REBECA LUNA MIRANDA.

AGRADECIMIENTOS.

Quiero agradecer profundamente a mis padres, el señor Francisco Amaya Carrillo y la señora Rebeca Luna Miranda, por haberme dado la oportunidad de realizar mis estudios, por todo el apoyo moral y económico que desde niña me brindaron, por su cariño y sus muchos y valiosos consejos para que me desarrollara en esta vida en el aspecto humano y académico. Por esto y por todo lo demás muchas gracias papas.

También quiero agradecerles por haberme dado algo muy valioso, aparte de la vida y su cariño, a ese trío maravilloso que son mis hermanos, ellos son una parte fundamental para que haya realizado una carrera profesional; gracias Tomás, Tere y Paco por todo su apoyo y su cariño, los quiero mucho.

Esta tesis es por y para ustedes mi querida familia, muchas gracias a todos.

Gracias al Dr. Emmanuel Rincón Saucedo por haber dirigido esta tesis, gracias por su apoyo, valiosos consejos y aprecio que siempre me mostró.

Agradezco también a mis compañeros en el trabajo de campo en la Estación de Biología "Chamela"; Emerit Meléndez, la bióloga Irma Acosta y Teresa Flores por haberme ayudado en el montaje y desarrollo del experimento. Gracias por su tiempo, esfuerzo, comentarios y sobre todo por su invaluable compañía durante la estancia en la estación. Sin ustedes este trabajo no hubiera sido posible.

También les agradezco a mis compañeros y amigos del laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento; a la maestra en ciencias Luz Elena Garza por permitirme realizar mi servicio social en su trabajo de tesis e introducirme en el mundo de la ecofisiología; a la Dra. Pilar Huante y la bióloga Nérida Pérez, por sus comentarios, consejos y ayuda en general. Gracias a la Dra. Lea Corkidi, a Suraya Borrego, Miguel Rivas y Mauricio Cervantes por su apoyo y amistad.

Gracias a los doctores; Pilar Huante Pérez, Teresa Valverde Valdez, Zenón Cano Santana, Emmanuel Rincón Saucedo, y a la maestra en ciencias María Esther Sánchez Coronado, por la revisión de este escrito y por sus valiosos consejos para la mejoría de este trabajo.

Agradezco a mis compañeros y amigos de la generación 92-95 de la Facultad de Ciencias; Araceli, Beatriz, Belem, Claudia, Claudio, Elba, Joaquín, Liliana, Moisés, Paty, Rafael, Rosalina y Tere, por brindarme su amistad, su cariño, y su ayuda invaluable para realizar la carrera de Biología, y sobre todo por hacer agradable cada día de clases.

Doy las gracias también al personal académico y administrativo de la Facultad de Ciencias, del Instituto de Ecología y la Estación de Biología "Chamela" por todo el apoyo brindado para mi formación profesional y para la realización de esta tesis.

Esta tesis se realizó gracias al apoyo económico otorgado por DGAPA dentro del proyecto IN-218796, por CONACYT en los proyectos G0011-N9607 y 25828-N, por NSF Grant en el proyecto DEB-9622352 y por la estación de biología "Chamela".

CONTENIDO.

	Página
AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN.	3
1.1 Papel ecológico de la herbivoría.	3
1.2 Tipos de herbívoros y de herbivoría.	5
1.3 La herbivoría, su relación con la tasa de crecimiento y la producción de defensas.	6
1.4 Respuesta de las plantas a la herbivoría.	9
1.4.1 El crecimiento compensatorio.	10
1.5 La herbivoría en las primeras etapas de desarrollo de las plantas.	11
1.6 Efecto de la herbivoría en la reproducción de las plantas.	12
1.7 Niveles de daño por herbivoría en selvas y otros ecosistemas.	13
1.8 Características del crecimiento de algunas especies leñosas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jal.	16
1.9 Diseño general, objetivos e hipótesis.	18
II. METODOLOGÍA.	20
2.1 Descripción de la zona de estudio.	20
2.2 Características de las especies estudiadas.	22

2.3 Métodos.	24
III. RESULTADOS.	29
3.1 Crecimiento de las especies a los 30 días de crecimiento.	29
3.2 Crecimiento de las especies a los 60 días de crecimiento.	32
3.2.1 Area foliar.	32
3.2.2 Biomasa.	32
3.2.3 Número de hojas y longitud del tallo.	33
3.2.4 Índice de la raíz/parte aérea (R/PA).	35
3.2.5 Tasa de asimilación neta (TAN).	35
3.2.6 Tasa relativa de crecimiento (TRC).	35
3.2.7 Area foliar específica (AFE), índice del peso foliar (IPF), índice del peso de la raíz (IPR), proporción del área foliar (PAF), e índice del peso del tallo (IPT).	36
3.3 Correlaciones entre los diferentes parámetros.	38
IV. DISCUSIÓN.	42
V. CONCLUSIONES.	66
VI. LITERATURA CITADA.	67

RESUMEN.

Se evaluó el efecto de la herbivoría inducida artificialmente en el crecimiento de plántulas en 19 especies leñosas en la selva baja caducifolia. A los 30 días de crecimiento las plántulas fueron sometidas a dos tratamientos de remoción de área foliar (10% y 20%). El efecto del tratamiento fue evaluado a los 60 días de crecimiento de las plántulas. Se midieron el área foliar y la biomasa y se calcularon los parámetros del análisis de crecimiento.

Los resultados muestran que las especies estudiadas crecen más rápido durante los primeros 30 días de crecimiento. La respuesta que presentaron éstas especies ante la herbivoría simulada es conocida como crecimiento compensatorio. Es decir, cuando la biomasa seca total aumenta ligeramente como respuesta a la herbivoría. Dentro de éste, 14 especies presentaron una compensación exacta; tres presentaron una sobrecompensación y dos una subcompensación. El tipo de crecimiento compensatorio no depende de la tasa de crecimiento de las especies.

La sobrecompensación viene acompañada de un incremento en la tasa de crecimiento de las especies lo cual resulta benéfico para ellas; lo contrario sucede con las especies que presentaron una subcompensación. La herbivoría provoca un incremento en la producción de hojas de las especies que presentan sobrecompensación,. Tampoco modificó los patrones de asignación de biomasa hacia las hojas, el tallo o la raíz.

Pocas especies (4 de 19) percibieron la diferencia entre una defoliación del 10% y del 20%, ya que produjeron diferente biomasa en cada tratamiento. Se encontró una relación positiva entre: la biomasa y el área foliar, la tasa de crecimiento y sus componentes, la tasa de asimilación neta y la proporción de área foliar, así como entre ésta

y el área foliar específica y el índice del peso foliar. Finalmente los parámetros entre los cuales se detectó una correlación negativa fueron: la tasa de crecimiento y el peso de las semillas, el índice del peso foliar y el del peso del tallo, y entre éste y el índice del peso de la raíz. La herbivoría artificial no modificó ninguna de estas relaciones entre los parámetros.

I. INTRODUCCIÓN.

1.1 PAPEL ECOLÓGICO DE LA HERBIVORÍA.

En la selva baja caducifolia, como en cualquier otro ecosistema, existe una gran cantidad de organismos que forman dentro de ella una cadena trófica. Parte fundamental de ésta son las plantas, que forman la base productora de la cadena alimenticia que continúa de manera inmediata con aquellos organismos que interactúan con las plantas, alimentándose de ellas; a esta interacción planta-consumidor se le llama herbivoría y al consumidor se le denomina herbívoro (Harper, 1977; Pianka, 1978).

Se dice que la herbivoría puede considerarse como una interacción del tipo (+,-), donde una población se ve beneficiada con dicha interacción (herbívoro), mientras que la otra (planta) es perjudicada. Esta interacción es conocida como depredación (Pianka, 1978). Janzen (1970) menciona que puede llamársele depredador a aquellos animales que se alimentan de las partes de una planta pero no necesariamente la matan, así como aquellos que sí lo hacen.

La herbivoría y/o los herbívoros constituyen un factor importante que afecta la ecología de las plantas de todos los ecosistemas; sin embargo, la evaluación de la magnitud de su efecto se dificulta debido a que se presenta una variación espacial, temporal y entre las distintas especies de plantas y de herbívoros (Dirzo y Domínguez, 1995).

Un aspecto importante sobre el papel ecológico de la herbivoría, es su efecto en la dinámica poblacional o en el funcionamiento de las plantas adultas o jóvenes (plántulas) de la selva baja caducifolia. Sobre ello no existen evidencias suficientes debido a que se han realizado pocos experimentos y observaciones en campo; sin embargo, los pocos estudios

realizados sugieren que existe un efecto negativo de la herbivoría en el funcionamiento de las plantas (Dirzo y Domínguez, 1995).

McNaughton (1983) sostiene que la herbivoría puede tener dos efectos en el éxito o adecuación de las plantas: el primero es que la herbivoría perjudica a la planta; el segundo es que a bajos niveles de herbivoría la planta puede compensar el tejido perdido. No se puede afirmar que la herbivoría maximice la adecuación de las plantas, pero sí que éstas tienen la capacidad de compensar el daño causado por la herbivoría y pueden, a bajos niveles de ésta, sobrecompensar el daño, así como incrementar la adecuación. Por otra parte se ha dicho que la herbivoría puede afectar la adecuación por reducción del número de descendientes de plantas defoliadas (Domínguez, 1990).

Un proceso de suma importancia en el desarrollo de un ecosistema es la sucesión. A este respecto se ha establecido que la herbivoría es uno de los factores que pueden determinar hasta qué punto una planta es capaz de colonizar o persistir durante el proceso de sucesión (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1985). Del mismo modo los herbívoros tienen un efecto considerable en el desarrollo sucesional; su exclusión trae como consecuencia un aumento en la tasa de renovación de especies y en el número de plantas reclutadas, así como un incremento en el porcentaje de la cobertura vegetal. El efecto de los herbívoros sobre las poblaciones de plantas colonizadoras puede ser tan fuerte que su probabilidad de éxito se reduzca (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1985). Nuñez-Farfán y Dirzo (1985) mencionan que las especies pioneras de una sucesión tienen tasas de crecimiento rápidas y que asignan pocos recursos para la producción de elementos químicos que las protejan de los herbívoros.

Con respecto al efecto de la herbivoría sobre la competencia entre plantas, Grime (1982) menciona que ésta puede reducirse si las plantas se encuentran sujetas a algún tipo

de daño, ya sea en la parte foliar o en la radicular. En comunidades vegetales, la remoción de tejido vegetal por parte de los herbívoros altera las relaciones competitivas, inhibe la sucesión, y cambia la composición de especies (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1985 y Belsky, 1986).

1.2 TIPOS DE HERBIVOROS Y DE HERBIVORIA.

En prácticamente cualquier ecosistema existe una gran cantidad y variedad de herbívoros cuyos efectos son fácilmente observables. En particular, los eventos de defoliación completa no son raros (Dirzo y Domínguez, 1995).

Los herbívoros están compuestos por dos grupos, a) los vertebrados y b) los invertebrados, mucho más abundantes que el primer grupo. Los defoliadores invertebrados más importantes son los insectos (Dirzo y Domínguez, 1995). Se cree que los herbívoros vertebrados tienen poca importancia en la defoliación de las plantas (Stanton, 1975).

Existe otra clasificación de los herbívoros basada en su tipo de alimentación. Esta los divide en generalistas y especialistas; los primeros, como su nombre lo dice, se alimentan de una manera más general de varias especies que no están relacionadas ni química ni taxonómicamente, en tanto que los últimos, se alimentan de una especie determinada o de un grupo específico de plantas (Coley, 1983). Otra manera de referirse a ellos es llamándolos polífagos y monófagos, respectivamente (Harper, 1977).

Por su parte Mattson (1980) clasifica a los herbívoros en especialistas anatómicos y conductuales. Los especialistas anatómicos, como su nombre lo dice, poseen un tracto digestivo complejo, son de mayor tamaño, dependen de microorganismos para la digestión de la fibra y se alimentan de una forma poco selectiva. Los conductuales tienen un aparato digestivo menos desarrollado, son generalmente pequeños y se alimentan de la vegetación

más rica.

Las plantas, a su vez, forman un grupo no menos amplio ni variado. Estos grupos de organismos dan lugar a una gran cantidad de interacciones, las cuales, generalmente son estudiadas desde el punto de vista ecológico a dos niveles: a nivel de la comunidad y a nivel de las poblaciones de plantas y/o herbívoros (Dirzo y Domínguez, 1995).

Existen básicamente dos tipos de herbivoría, de acuerdo a la parte de las plantas que es atacada: la aérea, cuando se dañan hojas y tallos, y la subterránea, cuando es dañada la raíz. El tipo de herbivoría más estudiado es el consumo de hojas debido a que es el más evidente (Dirzo y Domínguez, 1995). Con respecto a los pocos estudios hechos con herbivoría subterránea, se ha visto que el daño en las raíces de las plantas provoca que éstas reduzcan significativamente su crecimiento vegetativo. Este efecto negativo puede ser menor si la planta adquiere suficiente agua y nutrimentos que le ayuden a fortalecerse y contrarrestar el daño. Cuando el ataque no es muy intenso, la planta puede compensar el daño produciendo raíces laterales (Brown y Gance, 1990).

1.3 LA HERBIVORIA, SU RELACION CON LA TASA DE CRECIMIENTO Y LA PRODUCCION DE DEFENSAS.

Si la tasa de crecimiento de una planta es la velocidad a la cual ésta crece en términos de biomasa durante un tiempo determinado, puede suponerse que la herbivoría la afecta de alguna manera. De acuerdo con estudios realizados por Coley (1983 y 1987) donde se analizan la herbivoría y su relación con las tasas de crecimiento de diferentes especies de plantas, así como la forma en que éstas “enfrentan” a la herbivoría, se ha establecido que existe una correlación positiva entre la tasa de crecimiento y la herbivoría; es decir, las especies con tasas de crecimiento rápidas generalmente presentan una mayor

pérdida de tejido foliar que las especies de crecimiento lento. Sin embargo, en términos de cantidad es más perjudicial la pérdida de "X" gramos/día para una planta de crecimiento lento, que para una de crecimiento rápido (Coley, 1987). También los resultados de Nuñez-Farfán y Dirzo (1985) establecen que en zonas tropicales las especies de crecimiento rápido presentan altas tasas de herbivoría en comparación con las especies de crecimiento lento.

Las plantas tienen muchas características físicas y químicas que les sirven como defensa contra los herbívoros. Las defensas químicas han recibido mayor atención que las físicas y fenológicas (Coley, 1987). Existe la teoría de que las plantas producen metabolitos secundarios que les confieren características defensivas ante muchos herbívoros (Feeny, 1976; Chew y Rodman, 1979; y Coley, 1983 y 1987). La producción de estas defensas implica un gasto, un costo energético para la planta (Pianka, 1978 y Chew y Rodman, 1979), lo cual contribuye a que las plantas que producen una mayor cantidad de metabolitos secundarios tengan tasas de crecimiento lentas (Grime, 1982). En lo que respecta a la producción de defensas, se ha establecido que existe una correlación negativa entre la tasa de crecimiento y la producción de defensas de las plantas. Esto implica que cuando una planta posee una tasa de crecimiento rápida la cantidad de defensas que produce es baja y viceversa (Coley, 1987). Esta relación podría explicar, en parte, la mayor tasa de herbivoría que se ha observado en especies de crecimiento rápido, según se señaló en el párrafo anterior.

Hay plantas que no producen gran cantidad de defensas y sin embargo, no son atacadas por los herbívoros debido a que éstos no las encuentran fácilmente, pues su distribución en tiempo y espacio es impredecible y las plantas son poco aparentes para los herbívoros. En contraste, las especies que son muy frecuentes o fáciles de encontrar por los herbívoros necesitan invertir más en la producción de defensas (Feeny, 1976; Pianka, 1978;

y Coley, 1983).

Sin duda existen muchos factores que determinan la tasa de crecimiento de una planta y un factor importante para la tasa de crecimiento en plantas es la disponibilidad de los recursos; cuando éstos se encuentran en abundancia, la mayoría de las especies de plantas poseen tasas de crecimiento rápidas, altas tasas de herbivoría y producen pocas defensas; contrariamente, las plantas que crecen en lugares con pocos recursos tienen tasas de crecimiento bajas, bajas tasas de herbivoría y una alta producción de defensas (Coley, 1983 y 1987). El hecho de que plantas que crecen lentamente produzcan muchas defensas y en consecuencia tengan bajas tasas de herbivoría, nos da una idea de que las defensas reducen efectivamente el daño (Coley, 1983 y 1987). Este tipo de plantas posee una estrategia que consiste en invertir más en la producción de defensas a cambio de asegurar la biomasa producida, ya que no cuenta con una gran cantidad de recursos disponibles. Por otra parte las plantas que crecen rápido, que no producen muchas defensas y presentan altas tasas de herbivoría, prefieren invertir más en la producción de biomasa que en defensas, pues al crecer en lugares ricos en nutrimentos están seguras de poder producir más biomasa en comparación con la que les es sustraída por los herbívoros.

Existe evidencia del beneficio que obtienen las plantas a partir de la producción de algún tipo de defensas. Algunas características de plantas que presentan daño causado por la herbivoría en ambientes con restricciones son el sabor desagradable (para los herbívoros) de sus hojas, la producción de hojas coriáceas, duras, silicificadas o aciculares (Grime, 1982). Por ejemplo, en matorrales desérticos, debido al mal sabor de las hojas, las tasas de herbivoría por mamíferos son bajas; por otra parte, en el bosque lluvioso de montaña, donde las hojas de muchas plantas son coriáceas, los insectos no son muy dañinos para ellas (Chew, 1970); se dice que aquellas especies con hojas duras y fibrosas y con bajo contenido

de nutrimentos sufren poca herbivoría (Coley, 1987).

1.4 RESPUESTA DE LAS PLANTAS A LA HERBIVORIA.

Los efectos de la defoliación pueden depender crucialmente de la etapa de desarrollo de la planta (se sabe que las hojas son más susceptibles a la herbivoría en su etapa de expansión) y el tiempo e intensidad de la defoliación (McNaughton, 1983).

Un factor muy importante en el efecto que tiene la herbivoría sobre las plantas, es la interacción de éstas con el medio ambiente, ya que sus respuestas varían de acuerdo con las condiciones bióticas y abióticas. Según las características de esas interacciones, la herbivoría puede ser benéfica, perjudicial o neutra para la planta (Maschinski y Whitham, 1989). Cuando la herbivoría tiene un efecto benéfico para la planta, ocurre lo que se conoce como crecimiento compensatorio, el cual se detallará más adelante.

De acuerdo con observaciones de campo y experimentales, existe una gran cantidad de respuestas morfológicas y genéticas ante la herbivoría, las cuales se presentan con mayor frecuencia en plantas con alta capacidad competitiva es decir, de crecimiento rápido (Mahmoud, 1973). Entre las respuestas a la herbivoría se presentan: el aumento en el crecimiento de las hojas dañadas y/o la formación de rebrotes, esto acompañado de una disminución en el desarrollo radicular. Por otro lado, aquellas plantas con bajas tasas de crecimiento son más vulnerables al daño físico, su recuperación al daño es lenta y durante este periodo son más susceptibles a la herbivoría.

Un aspecto de la herbivoría que ha sido poco estudiado es su efecto en el metabolismo del nitrógeno en la planta. Algunos estudios sobre defoliación e infecciones por patógenos muestran un incremento en el nitrógeno total de las proteínas como respuesta a la herbivoría. En especial en la abundancia de algunas enzimas; también aumentan los

aminoácidos aromáticos, los no proteicos, los aminoácidos totales y una gran cantidad de sustancias fenólicas y terpénicas (Mattson, 1980).

1.4.1 El crecimiento compensatorio.

El crecimiento compensatorio ha sido definido como una respuesta positiva (en términos de crecimiento) de las plantas hacia el daño ocasionado por los herbívoros (McNaughton, 1983 y Belsky, 1986).

El crecimiento compensatorio puede ser dividido en :

-Sobrecompensación: ocurre cuando el peso seco total de la planta afectada es relativamente mayor que el peso seco total de la planta control.

-Compensación exacta: ocurre cuando el peso seco total de la planta afectada es igual que el de la planta control.

-Subcompensación: ocurre cuando el peso seco total de la planta afectada es relativamente menor que el de la control. Dentro de ésta hay tres tipos: la compensación parcial, la no-compensación y el daño (Belsky, 1986).

El crecimiento compensatorio es el resultado de una serie de procesos fisiológicos por medio de los cuales las plantas compensan de alguna manera el tejido perdido. De acuerdo con Belsky (1986), después de que ocurre el daño por herbívoros, tienen lugar los siguientes procesos, que pueden dar lugar a un crecimiento compensatorio: 1) hay un incremento en la tasa fotosintética del tejido restante; 2) los fotosintatos son redistribuidos a nuevas hojas; 3) se remueve el tejido viejo; 4) hay un incremento en el desarrollo del tallo y hojas; y 5) hay un incremento en la eficiencia del uso del agua a causa de la reducción de la superficie de transpiración.

Por su parte, McNaughton (1983) considera que los mecanismos de respuesta fisiológica al daño por herbívoros pueden ser intrínsecos y extrínsecos. Los primeros

implican cambios en la fisiología y desarrollo de las plantas, en tanto que los extrínsecos implican una modificación al medio ambiente. Dentro de los intrínsecos son considerados los ya mencionados por Belsky (1986). Dentro de los extrínsecos se encuentran la modificación del microclima de tejidos remanentes, un incremento en el suministro de nutrimentos y un mejor estatus hídrico del tejido restante (McNaughton, 1983).

1.5 LA HERBIVORIA EN LAS PRIMERAS ETAPAS DE DESARROLLO DE LAS PLANTAS.

La herbivoría, cuando ocurre durante el estado de plántula, puede causar alta mortalidad en las poblaciones de plantas. Un ataque en masa puede dar como resultado una espectacular mortalidad de plántulas (McNaughton, 1983). De hecho, una de las principales causas de muerte en plantas jóvenes de selvas tropicales puede atribuirse a los herbívoros. Estudios de este tipo realizados en Los Tuxtlas, Ver. muestran que el 60% de las plántulas de seis especies arbóreas fueron dañadas por insectos herbívoros (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1985). Se ha sugerido que éstos niveles de defoliación pueden tener un gran impacto demográfico (mortalidad y reducción del crecimiento poblacional) si son combinados con otros factores característicos de las selvas, como el "estrés" lumínico y las altas densidades (Zagorín, 1983).

Janzen (1976) realizó un estudio de herbivoría artificial en semillas en el que removió un porcentaje del peso de la semilla. Los resultados indican que el vigor de la plántula resultante disminuyó conforme aumentó la proporción de tejido removido. Esta tendencia fue similar tanto en plantas de bosques húmedos como de bosques tropicales secos.

Nuñez-Farfán y Dirzo (1985) estudiaron, en el bosque tropical de Los Tuxtlas, Ver.,

México, el efecto de la herbivoría en plántulas de especies pioneras en el campo y determinaron el daño causado por los herbívoros; encontraron que el nivel de herbivoría es de alrededor del 25%, siendo los insectos los principales causantes.

Schierenbeck *et al.* (1994) realizaron un trabajo en el Sur de Carolina sobre herbivoría en dos especies leñosas del género *Lonicera*: *L. japonica* y *L. sempervirens*, siendo la primera una especie introducida y la última una especie nativa. El experimento consistió en aplicar los siguientes tratamientos de herbivoría: sin herbivoría, herbivoría por insectos y herbivoría por insectos y mamíferos. Concluyeron que en ausencia de herbivoría *L. sempervirens* acumuló más biomasa y presentó una tasa de crecimiento mayor. Cuando hubo herbivoría por insectos y mamíferos *L. sempervirens* fue la que resultó más afectada; no así *L. japonica* quien presentó crecimiento compensatorio, pues produjo una mayor cantidad de biomasa y la mayor distribución de ésta hacia hojas y tallo. Finalmente establecieron que estos atributos le pueden dar a *L. japonica* una ventaja competitiva importante sobre *L. sempervirens*

1.6 EFECTO DE LA HERBIVORIA EN LA REPRODUCCION DE LAS PLANTAS.

Los herbívoros pueden afectar la reproducción de las plantas de manera directa cuando atacan a los tejidos reproductivos, o de manera indirecta, al disminuir la asimilación de nutrimentos por el ataque al tejido vegetativo (McNaughton, 1983).

Rockwood (1973), al estudiar el efecto de la defoliación en la producción de semillas de especies de una Selva Baja Caducifolia en Guanacaste (Costa Rica), encontró que para todas las especies existió un efecto negativo de la defoliación en la producción de frutos. Las especies estudiadas por Rockwood se encuentran también en la Selva Baja

Caducifolia de Chamela, Jal. Estas son: *Acacia farnesiana*, *Bauhinia unguolata*, *Cochlospermum vitifolium*, *Gliricidia sepium*, *Spondias purpurea* y *Crescentia alata*.

Más recientemente Domínguez (1990) realizó un estudio en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, con el arbusto *Erythroxylum havanense* para ver las consecuencias de la defoliación sobre su reproducción. Aplicó cuatro tratamientos de defoliación: un control, un 0% de defoliación y protección química con un insecticida, 25% y 100%; la defoliación se hizo siete días después de la floración. Encontró que sus dos lotes defoliados produjeron casi la tercera parte de frutos que el control, y que éstos tardaron más tiempo en madurar. También encontró que la defoliación no sólo afectó la producción de frutos de esa época sino que su efecto también influyó en la producción de flores de la siguiente época.

Mariano y Dirzo (1996) realizaron un experimento con *Cucurbita argyrosperma* ssp *sororia* donde aplican dos porcentajes de pérdida de área foliar (25% y 75%). Encontraron que el daño a las hojas reduce la producción de flores, sobre todo de las femeninas. Así mismo encontraron que las plantas con altos niveles de daño producen menos flores masculinas y no producen flores femeninas.

Con estos ejemplos es claro que la herbivoría afecta negativamente la reproducción de las plantas; no sólo puede disminuir la formación de flores y por consiguiente de frutos; sino que aparte, puede inhibir la maduración de los frutos formados y la formación de semillas viables. Vemos así que, a nivel reproductivo, la herbivoría puede afectar la adecuación de las especies por reducción del número de descendientes de las plantas dañadas (Zagorín, 1983; y Domínguez, 1990).

1.7 NIVELES DE DAÑO POR HERBIVORIA EN SELVAS Y OTROS ECOSISTEMAS.

Una evaluación cualitativa de la herbivoría en la selva baja caducifolia de Guanacaste, Costa Rica, muestra una distribución de frecuencias de tipo normal del daño foliar sufrido por las plantas: pocos individuos se encuentran intactos, muchos muestran daño de moderado a alto y pocos son intensamente defoliados. La mayoría de los individuos presentan entre un uno y 12% del área foliar perdida, otros cuantos presentan una defoliación del 25 al 50% y muy pocos son completamente defoliados. Estos porcentajes fueron determinados mediante una única medición. Al parecer, estos porcentajes no varían con el tiempo, pero sí varía la distribución del daño para cada especie en particular (Janzen, 1981). Así, tenemos que de un año a otro puede haber el mismo porcentaje de defoliación en promedio, pero la cantidad de especies o de individuos dañados por especie varía.

En una comparación de la herbivoría entre un bosque tropical seco y un bosque ripario en la zona de Palo Verde, Panama, se encontró que en el primero la mayoría de las plantas tienen altas tasas de herbivoría (de 12% a 50%), mientras que en el segundo la mayoría de las plantas tienen bajos niveles de herbivoría (de 0% a 6%) (Dirzo y Domínguez, 1995). Se sabe que en la época seca las plantas del bosque seco tiran sus hojas, las cuales tienen un periodo de vida más corto que las del bosque ripario, por lo cual los insectos fitófagos buscan alojamiento y alimento en las plantas de éste último. Ahí llevan a cabo una constante e intensa presión de selección sobre las plantas, la cual beneficiará a aquellas que produzcan más defensas químicas contra los herbívoros (Stanton, 1975).

Filip *et al.* (1995) realizaron un estudio en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, durante tres años consecutivos (de 1983 a 1985), para determinar cuál es el porcentaje de herbivoría que sufren algunas especies. Para ello utilizaron dos formas de medición. La primera de ellas es llamada medición instantánea, en la cual sólo se evalúa el

daño en un momento dado una sola vez. Con este método ellos encontraron que el área foliar perdida por los árboles evaluados fue de 6.7%, 9.2% y 7.8% para cada año respectivamente, sin encontrarse diferencias significativas entre años. Estos porcentajes de herbivoría reportados por Filip *et al.* (1995) se encuentran en el intervalo de otros porcentajes reportados anteriormente (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1988; y Coley, 1990). Algunas especies estudiadas fueron: *Celaenodendron mexicanum*, con un intervalo de 7.06% a 12.66% de área foliar perdida; *Cochlospermum vitifolium* con un intervalo de 3.89% a 4.47%; *Cordia alliodora* con un intervalo de 2.61% a 7%; *Heliocarpus pallidus* con un intervalo de 8.4% a 11.88%; *Ipomoea wolcottiana* con un intervalo de 11.38% a 17.27%; *Lonchocarpus eriocarinalis* con un intervalo de 4.71% a 5.75% y *Plumeria rubra* con un intervalo de 1.92% a 10.8%. Algunas de estas especies se incluyeron para su estudio en la presente tesis.

La segunda forma de medición es la llamada a largo plazo, donde se cuantifica el daño causado en hojas marcadas durante un intervalo de tiempo dado. De acuerdo con esta medición el grupo de especies estudiadas por Filip *et al.* (1995) presentan un porcentaje de área foliar perdida del 17% (con un intervalo de 1.2% al 73%). Este valor es mayor que para otros valores reportados en bosques húmedos (8-10%) (Dirzo, 1987).

Es interesante que un ecosistema tan diferente al de la selva baja, como lo es el manglar, tenga valores de porcentaje de herbivoría promedio de 6.8%, con un intervalo de 0.24% a 14.2%, valores similares a los obtenidos en selva baja caducifolia. Los porcentajes reportados para este manglar fueron calculados a partir de hojas colectadas al azar de individuos de 23 especies (Johnstone, 1981).

Por último, la tasa de remoción foliar atribuida a los herbívoros en la reserva ecológica "El Pedregal de San Angel", en el D.F. es de 9.7% en promedio, con un intervalo

de 0% a 29.4% (Oyama *et al*, 1994). Este estudio se realizó en 14 especies vegetales (se incluyeron lianas, hierbas, arbustos y árboles); los porcentajes de remoción foliar registrados representan un período de 40 días y fueron obtenidos a finales de la época de lluvias (octubre a noviembre).

1.8 CARACTERISTICAS DEL CRECIMIENTO DE ALGUNAS ESPECIES LEÑOSAS DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA DE CHAMELA, JAL.

De acuerdo con los estudios realizados anteriormente respecto al crecimiento de algunas de las especies de plantas de Chamela (Huante, 1992; Huante *et al*, 1992; Rincón y Huante, 1993; Huante *et al*, 1993; Rincón y Huante, 1994; Huante, Rincón y Chapin, 1995; Huante, Rincón y Acosta, 1995; y Huante, 1996), podemos describir dos grupos contrastantes de plantas respecto a su tasa de crecimiento:

El primer grupo está formado por aquellas especies que tienen tasas de crecimiento (RGR) rápidas. Dentro de éstas tenemos a *Heliocarpus pallidus*, *Lagrezia monosperma*, *Guazuma ulmifolia* e *Ipomoea wolcottiana* (Huante, *et al.*, 1995). Estas especies habitan en lugares con una alta disponibilidad de recursos, lo cual les permite tener una alta absorción de nutrientes así como altas tasas fotosintéticas (Huante, 1996) y en general una alta producción de biomasa. Son especies de sucesión temprana, altamente demandantes de luz (Rincón y Huante, 1993) y fósforo (Huante, Rincón y Chapin, 1995). En lo que respecta a las semillas, estas son generalmente pequeñas y poseen pocas reservas de fósforo (Huante, Rincón y Chapin, 1995); en etapa de plántula tienden a establecerse relativamente rápido; sus hojas son poco longevas, es decir, poseen una tasa de recambio rápida, además tienen baja producción de defensas y consecuentemente una alta tasa de herbivoría (Huante, 1996). A nivel del subsuelo, poseen sistemas de raíces con

ramificaciones dicotómicas (Huante, Rincón y Gavito, 1992) que les proporcionan una gran capacidad de exploración y explotación del suelo así como una mayor capacidad de forrajeo para explorar parches ricos en nutrientes (Huante, 1996); sin embargo, generalmente no forman asociaciones micorrízicas (Huante, Rincón y Allen, 1993). Estas características, aunadas a una gran capacidad de aclimatación, le proporcionan a este grupo de especies una gran plasticidad que les permite responder de manera positiva a los cambios y diversos gradientes de recursos existentes en la selva baja caducifolia (Huante, 1996).

El segundo grupo está formado por especies con tasas de crecimiento lentas; dentro de éste se encuentran especies como *Celaenodendron mexicanum* y *Recchia mexicana* (Huante, Rincón y Acosta, 1995; Huante, 1996). Las especies de este grupo viven en lugares con pocos recursos, tienen baja absorción de nutrientes y baja tasa fotosintética (Huante, 1996), así como una baja producción de biomasa. Son especies de sucesión tardía poco demandantes de luz y fósforo (Rincón y Huante, 1993; Huante, Rincón y Chapin, 1995). Sus semillas son grandes y con muchas reservas de fósforo (Huante, Rincón y Chapin, 1995), y sus plántulas tardan más tiempo en establecerse. Su tasa de recambio de hojas es lenta y producen gran cantidad de defensas que les ayudan a tener bajas tasas de herbivoría (Huante, 1996). Sus raíces tienen pocas ramificaciones (Huante, Rincón y Gavito, 1992) y su capacidad de forrajeo es muy pobre (Huante, 1996); sin embargo, las asociaciones micorrízicas les proporcionan grandes beneficios para su crecimiento (Huante, Rincón y Allen, 1993). Este grupo de especies posee también una menor capacidad de aclimatación y en general poca plasticidad morfológica ante condiciones ambientales (Huante, 1996).

Si bien estos dos grupos representan los extremos de un continuo de posibilidades

existentes en un ecosistema como la selva baja caducifolia, existen evidentemente grupos intermedios que poseen diversas características que les han permitido establecerse y responder de manera diferente a los factores bióticos y abióticos a los que se enfrentan.

1.9 DISEÑO GENERAL, OBJETIVOS E HIPOTESIS.

En la presente tesis se plantea realizar una defoliación artificial del 10% y 20% de área foliar en plántulas de 19 especies leñosas que crecen en la selva de Chameia, Jal. Se eligió 10% porque es el promedio del porcentaje de herbivoría que se presenta en individuos adultos de este ecosistema, así como en otros ecosistemas similares (Johnstone, 1981; Oyama *et al*, 1994 y Filip *et al*, 1995;). Se determinó utilizar también un porcentaje de defoliación aún mayor, para determinar su efecto; por ello se trabajó con una defoliación del 20%. El estudio se llevará a cabo con 19 especies leñosas; las cuales ya han sido estudiadas anteriormente en diferentes aspectos, y de las cuales se tienen datos importantes sobre su crecimiento (Huante, 1992; Huante *et al*, 1992; Rincón y Huante, 1993; Huante *et al*, 1993; Rincón y Huante, 1994; Huante, Rincón y Chapin, 1995; Huante, Rincón y Acosta, 1995; y Huante, 1996). Dentro de estas especies se encuentran especies de rápido, lento y mediano crecimiento, así como de diferentes sitios de la selva; por ejemplo, selva madura y sitios abiertos.

El diseño anterior fue elaborado para cumplir con los siguientes objetivos.

Objetivos:

1. Evaluar el efecto de la herbivoría en el crecimiento de plántulas de las diferentes especies en cuanto a la tasa de crecimiento y distribución de biomasa.
2. Determinar si la respuesta a la defoliación del 10% difiere o no a la del 20%.
3. Determinar si la respuesta de las plántulas depende de su tasa de crecimiento

Las hipótesis son:

Debido a que las especies incluidas en este trabajo poseen tasas de crecimiento que van desde rápidas a lentas y que habitan en diferentes sitios de la selva, se espera que las respuestas a la herbivoría se presenten en diferentes magnitudes.

Las especies de crecimiento rápido que poseen una mayor plasticidad tendrán una mayor capacidad de respuesta que aquellas especies de crecimiento lento que poseen menor plasticidad.

La respuesta de las especies de crecimiento rápido será similar para ambos porcentajes de defoliación.

Las especies de crecimiento lento tendrán una menor capacidad de respuesta en la defoliación del 20% que en la del 10%.

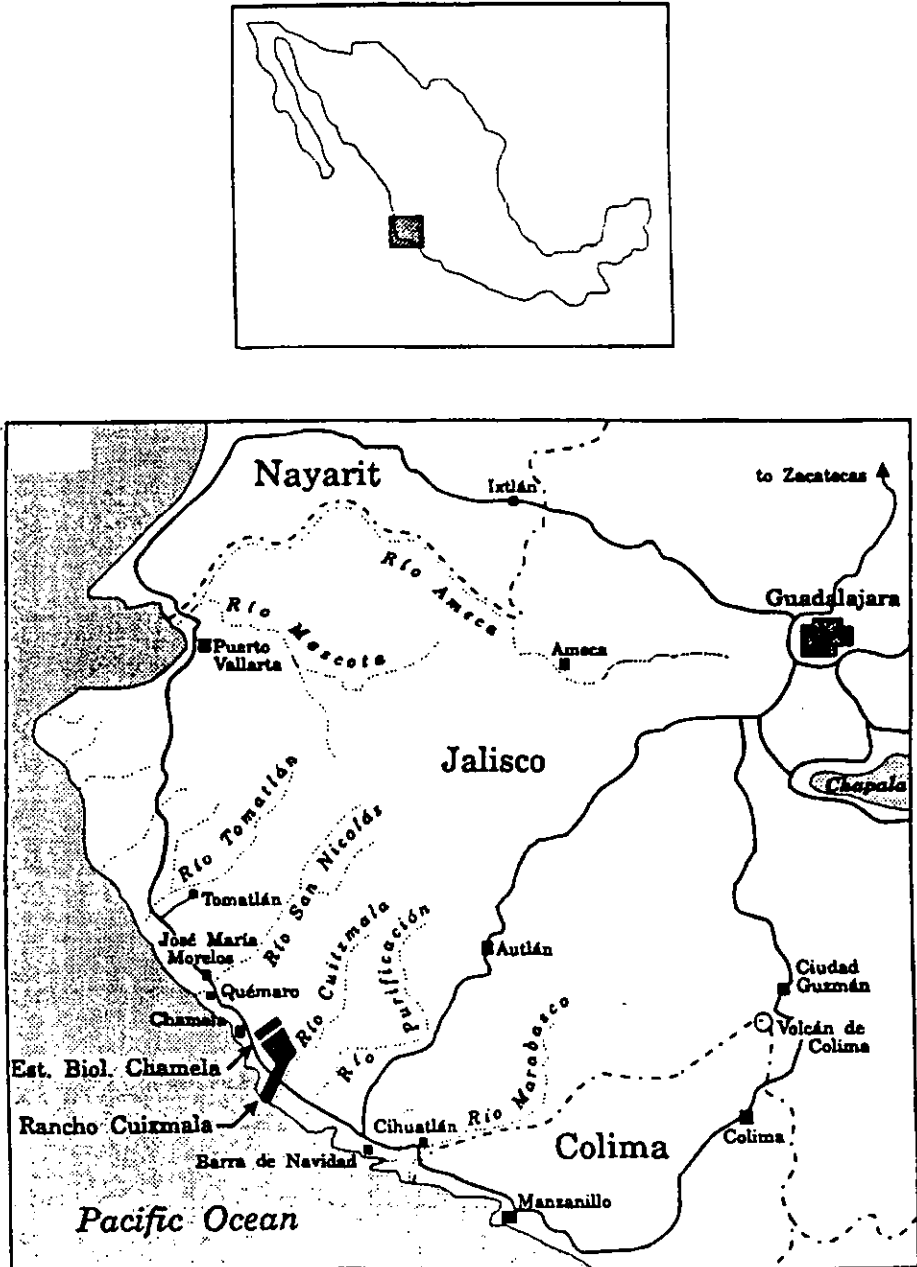
II. METODOLOGIA.

2.1 DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.

Este trabajo se realizó en la Estación de Biología "Chamela" (Fig. 1), la cual se encuentra bajo la administración del Instituto de Biología de la UNAM. Esta se encuentra ubicada dentro de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jal., a los 19°30' N y 105°03' W. La región tiene un clima de tipo cálido subhúmedo (AwO(x')), su temperatura media anual es de 24.9°C (con mínimos y máximos de 14.8° a 32° C respectivamente, entre 1977 y 1984); el régimen de lluvias es marcadamente estacional con lluvias en verano, la precipitación anual es de 748 mm (aunque puede variar entre 453.6 y 937.1 mm), siendo los meses más lluviosos julio y octubre (Bullock, 1986). Por otra parte, García-Oliva (1995) dice que el promedio de las precipitaciones de 1983 a 1990 es de 679 mm y que el mes más lluvioso es septiembre. El régimen de lluvias está influenciado por la presencia de ciclones tropicales que hacen que tanto los días lluviosos como la cantidad de lluvia sean muy poco predecibles (García-Oliva *et al.* 1991).

El tipo de vegetación de esta región es la Selva Baja Caducifolia (Lott, 1993). En cuanto a la riqueza de especies, dentro de la estación se han contado un total de 1120 especies de plantas en un área de 350 Km²; el número de especies en 1000 m² es de 83 a 92 y la densidad de individuos por hectárea es de 4500. Estos números son más altos que para otras selvas caducifolias del continente americano (Lott, *et al.*, 1987 y 1993).

Figura 1. Ubicación del sitio de estudio. Tomado de Lott (1993).



2.2 CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

En este trabajo se estudiaron un total de 19 especies leñosas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jal. las cuales se agrupan en 13 familias (Tabla 1). De acuerdo con su tasa de crecimiento tenemos tres grupos de especies:

1. Las especies que presentan tasas de crecimiento rápidas son *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. (Cochlospermaceae), *Cordia alliodora* (Ruiz y Pav.) Oken. (Borraginaceae), *Guazuma ulmifolia* Lam. (Sterculiaceae), *Heliocarpus pallidus* Rose. (Tiliaceae), *Ipomoea wolcottiana* Rose. (Convolvulaceae), y *Lagrezia monosperma* (Rose) Standl. (Amaranthaceae).

2. Especies con tasas de crecimiento intermedias como *Caesalpinia eriostachys* Benth (Leguminosae), *C. platyloba* S.Wats (Leguminosae), *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Steudel. (Leguminosae), *Pithecellobium dulce* (Roth.) Benth. (Leguminosae), *Crescentia alata* HBK. (Bignoniaceae), *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) Nicholson (Bignoniaceae), *T. donnell-smithii* Rose. (Bignoniaceae), *T. rosea* (Bertol.) DC (Bignoniaceae), *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Bombacaceae), *Hintonia latiflora* (Sessé y Moc. ex DC.) Bullock. (Rubiaceae), y *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae).

3. Finalmente las especies con tasas de crecimiento lento son *Celaenodendron mexicanum* Standl. (Euphorbiaceae), y *Recchia mexicana* Moc. y Sesse. (Simaroubaceae).

Las especies anteriores fueron seleccionadas para este estudio debido a que ya han sido estudiadas con respecto a algunos aspectos relativos a sus tasas de crecimiento. Estas especies habitan diferentes sitios de la selva y forman parte de diferentes etapas en una sucesión (Rincón y Huante, 1988; Huante, 1992; Huante *et al*, 1992; Huante *et al*, 1993; Lott, 1993; Rincón y Huante, 1993; Rincón y Huante, 1994; Huante *et al*, 1995; Huante, Rincón y Chapin, 1995; Huante, Rincón y Acosta, 1995; y Huante, 1996).

Tabla 1. Lista de las especies estudiadas. Los nombres de las especies y las familias están de acuerdo con Lott (1985 y 1993). Se presenta también el nombre común (Lott, 1993), el promedio del peso de la semilla (n=50) y la tasa de crecimiento. (Rincón y Huante, 1988; 1993; 1994; Huante, 1992; 1996; y Huante *et al*, 1995).

ESPECIES	FAMILIA	NOMBRE COMÚN	PESO DE LA SEMILLA (MG)	TASA DE CRECIMIENTO
1 <i>Caesalpinia eriostachys</i>	Leguminosae	Iguanero	230.6	Intermedia
2 <i>Caesalpinia platyloba</i>	Leguminosae	Corál	305.9	Intermedia
3 <i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	Ceiba	116	Intermedia
4 <i>Celaenodendron mexicanum</i>	Euphorbiaceae	Guayabillo	99.7	Lenta
5 <i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	Rosa amarilla	39.3	Rápida
6 <i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	Botoncillo	14	Rápida
7 <i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	Cuastecomate	34.1	Intermedia
8 <i>Gliciridia sepium</i>	Leguminosae	Tecahuayanche	208.4	Intermedia
9 <i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	Guácima	4.9	Rápida
10 <i>Heliocarpus pallidus</i>	Tiliaceae	Majahua	0.66	Rápida
11 <i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	Campanillo	1.4	Intermedia
12 <i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	Ozote	66.8	Rápida
13 <i>Lagrezia monosperma</i>	Amaranthaceae		0.14	Rápida
14 <i>Pithecellobium dulce</i>	Leguminosae	Guamúchil	177.4	Intermedia
15 <i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae	Palo de oído	49.1	Intermedia
16 <i>Recchia mexicana</i>	Simaroubaceae	Parácata	425.5	Lenta
17 <i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae	Mapilla	51.4	Intermedia
18 <i>Tabebuia donnell-smithii</i>	Bignoniaceae	Primavera	4.7	Intermedia
19 <i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae	Rosa morada	73.8	Intermedia

2.3 METODOS.

El trabajo de campo se realizó en un invernadero ubicado en la Estación de Biología de Chamela, durante los meses de agosto a noviembre de 1996. Inicialmente se colectaron semillas maduras de cada una de las especies en por lo menos 10 individuos, dentro de la estación de biología "Chamela". Se obtuvo el peso promedio de 50 semillas escogidas al azar y pesadas individualmente para cada una de las especies.

Posteriormente, se seleccionaron semillas de cada especie para ser germinadas y así obtener las plántulas necesarias para este trabajo. Las semillas se hidrataron durante un día y, de ser necesario, fueron escarificadas con ácido sulfúrico al 100% (sólo para *Cochlospermum vitifolium* e *Ipomoea wolcottiana*) y posteriormente hidratadas también durante un día. Pasado este tiempo se pusieron a germinar en charolas con arena de sílice pura húmeda.

A los cinco días de germinadas se tomaron 30 plántulas de cada especie, procurando que fueran las más vigorosas y homogéneas en cuanto a su tamaño. De estas, seis fueron escogidas al azar y utilizadas para realizar la cosecha inicial, la cual consiste en que cada plántula es separada en sus partes fundamentales; raíz, tallo, hojas y/o cotiledones, las cuales se guardaron en bolsas de papel debidamente etiquetadas y se colocaron en un horno a 80°C por 48 hrs. A las hojas y/o cotiledones se les midió el área foliar con un medidor de área foliar (Delta T, Inglaterra) antes de colocarse en las bolsas mencionadas.

Las 24 plántulas restantes de cada especie fueron trasplantadas a bolsas de polietileno negras con 3600 g de arena de sílice pura con 23 g de fertilizante Osmocote del tipo 14-14-14 NPK.

Todas las plantas crecieron en el invernadero sobre mesas de madera, con las mismas condiciones de luz y agua; el riego se efectuó diariamente con agua corriente.

Después de 30 días de crecimiento, las 24 plántulas de cada especie fueron divididas al azar en cuatro lotes con seis individuos cada uno; éstos fueron designados como: lote control uno (C1); lote control (C); defoliación del 10% (D10%); y defoliación del 20% (D20%). En ese momento se llevó a cabo una cosecha intermedia con el objeto de caracterizar el crecimiento de las plantas al cabo de 30 días y poder calcular los porcentajes de defoliación. Para dicha cosecha, se tomaron los individuos del lote control 1 (C1), los cuales se cosecharon de acuerdo al procedimiento ya descrito anteriormente. Se obtuvo un promedio del área foliar de los individuos del lote control 1 (C1), y de dicho promedio se calculó el 10% y 20% de área foliar que se les quitaría a los individuos del lote D10% y D20%, respectivamente.

Como ya se mencionó en la sección de objetivos, la decisión de utilizar porcentajes de defoliación del 10% y 20% fue tomada con base en los porcentajes promedio reportados para la selva baja caducifolia en individuos adultos (Dirzo y Domínguez, 1995; Filip, *et al*, 1995), debido a que no se tienen datos del porcentaje de defoliación en plántulas.

A las plántulas restantes de cada especie en el invernadero se les aplicó el tratamiento de defoliación el mismo día en que se realizó la cosecha intermedia. Los tratamientos consistieron en que a las plántulas del lote control (C) no se les defolió; las plántulas del lote D10% fueron defoliadas en un 10% de su área foliar (determinado con base en la cosecha intermedia de los 30 días de crecimiento); a las plántulas del lote D20% se les aplicó el mismo tratamiento, sólo que en este caso la defoliación fue del 20% del área foliar de cada plántula. La defoliación se hizo con la ayuda de unas tijeras y un molde de un cm² de papel milimétrico. Se tomaba una hoja de la planta y sobre ésta se colocaba el molde, con las tijeras se cortaba la hoja de manera que se obtuvieran cuadritos de hojas. A su vez los cuadritos fueron medidos con un medidor de área foliar portátil (Li-Cor), para

tener un mejor control de la cantidad de área que se le quitaba a cada planta. En ambos casos, a cada plántula se le asignó un número al azar (del uno al seis) para tener un control del tejido que se le quitó a cada una de ellas; los trozos de hojas fueron embolsados y secados de la manera ya descrita, para posteriormente obtener su peso seco. El daño fue repartido entre todas las hojas que ya estaban totalmente expandidas.

Las plantas se dejaron crecer durante 30 días más, después de lo cual se realizó la cosecha final de todas ellas (a los 60 días de crecimiento) de la manera descrita anteriormente. En este caso, se registró el número de hojas y se midió la longitud del tallo.

Se obtuvieron los pesos secos de tallo, raíz, hojas y cotiledones de todas las plantas con ayuda de una balanza (Sartorius). Con los datos anteriores se obtuvieron los siguientes parámetros de crecimiento (las siglas entre paréntesis representan su abreviatura en inglés) (Causton y Venus, 1981; Hunt, 1982; 1990):

a) TRC= tasa relativa de crecimiento (RGR), es el incremento en biomasa seca por unidad de biomasa inicial de la planta por unidad de tiempo.

$$TRC = (\ln p_2 - \ln p_1) / (t_2 - t_1)$$

b) TAN= tasa de asimilación neta (NAR), es la ganancia neta en peso por unidad de área foliar por día de crecimiento; o bien, la tasa de producción de materia seca por unidad de peso seco de las hojas.

$$TAN = ((p_2 - p_1) / (t_2 - t_1)) * ((\ln Af_2 - \ln Af_1) / (Af_2 - Af_1))$$

c) PAF= proporción de área foliar (LAR), es la proporción de área foliar total con relación al peso seco de la planta.

$$PAF = Af / p$$

d) AFE= área foliar específica (SLA), es una medida de la densidad o del grosor relativo de las hojas.

$$AFE = Af / pAf$$

e) IPF= índice del peso foliar (LWR), es una medida de la asignación que realiza la planta en la producción de hojas; o la proporción del peso seco de las hojas con respecto al peso seco total de la planta.

$$IPF = pAf / p$$

f) IPR= índice del peso de la raíz (RWR), el cual representa la asignación de la planta en la producción de raíz; o la proporción del peso seco de la raíz con respecto al peso seco total de la planta.

$$IPR = pr / p$$

g) IPT= índice del peso del tallo (SWR), que es la medida de asignación de la planta en la producción de tallo; o la proporción del peso seco del tallo con respecto al peso seco total de la planta.

$$IPT = pt / p$$

h) R/PA= índice de la raíz parte aérea (R/S) nos indica qué tanto asigna la planta a la parte productiva (aérea) en comparación con la terrestre.

$$R/PA = pr / pAf + pt$$

La simbología de las formulas anteriores es la siguiente: \ln = logaritmo natural; $p1$ y $p2$ = peso seco total en el tiempo uno y dos, respectivamente; $t1$ y $t2$ = tiempo uno y dos, respectivamente; $Af1$ y $Af2$ = área foliar en el tiempo uno y dos, respectivamente; Af = área foliar; p = peso seco total; pAf = peso de hojas; pr = peso de raíz; y pt = peso del tallo.

Los parámetros anteriores fueron calculados tanto para los primeros 30 días de crecimiento (lote C1) (Tabla 2) como para los segundos 30 días (lotes C, D10% y D20%). Para los lotes D10% y D20% los parámetros de los 30 a los 60 días de crecimiento se calcularon a partir de una resta entre los valores de área foliar y biomasa a los 30 días (lote

C1) menos los valores promedio de área foliar y de peso seco de los cuadrillos de hojas que les fueron defoliadas. Esto con el fin de que los parámetros del análisis de crecimiento representen realmente como es su crecimiento a partir de la defoliación.

Para determinar si hubieron diferencias significativas entre los tres tratamientos se aplicó un análisis de varianza de una vía, aplicando posteriormente una prueba de Tuckey de comparación múltiple de medias, para cada uno de los parámetros anteriores. Además, se incluyeron en este análisis al área foliar, la biomasa, el número de hojas y la longitud del tallo de cada una de las especies (Zar, 1984).

Con el objeto de saber como se relacionan entre sí los parámetros de crecimiento de una planta se calcularon correlaciones entre pares de parámetros, mediante el programa estadístico *Statistica*. Se eligieron solo aquellos pares de parámetros que se consideraron importantes en Huante, Rincón y Acosta (1995). Para ello se usaron los datos de los lotes C, D10% y D20%. Los parámetros utilizados fueron: TRC, TAN, PAF, AFE, IPF, IPR, IPT, R/PA, el peso de la semilla, el peso seco total y el área foliar (Zar, 1984).

Para ambos análisis se utilizaron los datos correspondientes al periodo de crecimiento de los 30 a los 60 días es decir, a partir del momento de la defoliación.

III. RESULTADOS

3.1 CRECIMIENTO DE LAS ESPECIES A LOS 30 DIAS DE CRECIMIENTO.

En la Tabla 2 se muestran los parámetros de las 19 especies estudiadas a los 30 días de crecimiento, obtenidos de la cosecha intermedia del lote control 1 (C1). El objetivo de esta tabla es mostrar las diferencias en las características de crecimiento de las 19 especies con el objeto de tener un punto de partida para evaluar el efecto de la herbivoría en los análisis posteriores. *Hintonia latiflora* fue la especie con menor área foliar (3.544 cm^2); en contraparte se encontró *Ipomoea wolcottiana* que desarrolló 935.94 cm^2 . La misma tendencia se presentó en la biomasa. El mayor valor de R/PA lo presentó *Guazuma ulmifolia* (0.367) y el menor *Plumeria rubra* (0.149); con respecto a la TAN, dos especies compartieron el valor más alto: *Crescentia alata* y *Gliricidia sepium* ($0.0009 \text{ g cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$), mientras que el más bajo ($0.0002 \text{ g cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$) lo presentó *Celaenodendron mexicanum*; ésta especie también presentó el valor más bajo de TRC ($0.018 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$), mientras que el más alto fue de *Heliocarpus pallidus* ($0.168 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$). Los valores de AFE van de $178.32 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ en *Recchia mexicana*, hasta $579.6 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ en *Lagrezia monosperma*; ésta tuvo también el valor más alto del IPF, (0.724) mientras que el más bajo le correspondió a *P. rubra* (0.417). La PAF siguió el mismo patrón que la AFE. Con respecto al IPR el valor más bajo fue de *P. rubra* (0.117) y el más alto de *G. ulmifolia* (0.268); finalmente para el IPT el valor más bajo fue el de *Cordia alliodora* (0.097) y el más alto de *P. rubra* (0.465). En la tabla 3 se presentan los valores de área foliar y peso correspondientes a los cuadrillos de hojas obtenidas como resultado de la defoliación a las especies de los lotes D10% y D20% a los 30 días de crecimiento.

Tabla 2. Características de las especies a los 30 días de crecimiento (lote C1), momento en que fueron defoliados los lotes D10% y D20%. Índice de raíz/parte aérea (R/PA); tasa de asimilación neta (TAN, $g\ cm^{-2}\ día^{-1}$); tasa relativa de crecimiento (TRC, $g\ g^{-1}\ día^{-1}$); área foliar específica (AFE, $cm^2\ g^{-1}$); índice del peso foliar (IPF); proporción de área foliar (PAF, $cm^2\ g^{-1}$); índice del peso de la raíz (IPR); e índice del peso del tallo (IPT). Las siglas entre paréntesis son las abreviaturas de los parámetros en inglés. n=6

ESPECIE	AREA FOLIAR (cm ²)	BIOMASA (gr.)	No. DE HOJAS	R/PA (R/S)	TAN (NAR)	TRC (RGR)	AFE (SLA)	IPF (L/R)	PAF (LAR)	IPR (RWR)	IPT (SWR)
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	215.71	1.096	7	0.17	0.0004	0.067	367.04	0.54	197.7	0.145	0.315
<i>Caesalpinia platyloba</i>	84.84	0.6713	4	0.236	0.0006	0.053	261.73	0.483	127.21	0.191	0.326
<i>Ceiba pentandra</i>	231.23	1.28	6	0.275	0.0006	0.117	347.19	0.518	180.15	0.215	0.2665
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	20.337	0.126	4	0.237	0.0002	0.018	274	0.6	164.97	0.191	0.21
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	129.42	0.632	7	0.291	0.0007	0.138	409.8	0.503	206.01	0.225	0.272
<i>Cordia alliodora</i>	60.01	0.229	6	0.311	0.0005	0.108	394.31	0.668	263.6	0.236	0.097
<i>Crecentia alata</i>	69.347	0.518	20	0.327	0.0009	0.095	236.88	0.558	132.28	0.245	0.1963
<i>Citricidia sepium</i>	391.3	2.321	10	0.245	0.0009	0.086	290.47	0.577	167.1	0.197	0.226
<i>Guazuma ulmifolia</i>	28.468	0.116	7	0.367	0.0005	0.138	412.77	0.599	246.5	0.268	0.134
<i>Heliotropus pallidus</i>	60.685	0.17	8	0.205	0.0005	0.168	546.66	0.666	363.85	0.17	0.165
<i>Hintonia latiflora</i>	3.544	0.015	3	0.204	0.0003	0.082	370.87	0.659	244.04	0.169	0.172
<i>Ipomoea volcortiana</i>	935.94	4.91	10	0.247	0.0008	0.156	384.6	0.515	198.3	0.197	0.288
<i>Lagrecia monosperma</i>	13.97	0.034	5	0.149	0.0004	0.13	579.6	0.724	419.44	0.129	0.147
<i>Pinicellobium dulce</i>	103.391	0.736	20	0.269	0.0008	0.058	304.4	0.463	140.84	0.211	0.326
<i>Plumeria rubra</i>	33.198	0.225	5	0.134	0.0007	0.079	356.97	0.417	149.77	0.117	0.465
<i>Recchia mexicana</i>	41.053	0.427	4	0.254	0.0005	0.025	178.32	0.536	95.44	0.199	0.265
<i>Tabebuia chrysantha</i>	175.43	0.716	7	0.184	0.0005	0.074	351.3	0.682	239.9	0.155	0.163
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	15.38	0.041	4	0.231	0.0003	0.086	565.81	0.662	376	0.186	0.151
<i>Tabebuia rosea</i>	52.174	0.322	6	0.206	0.0005	0.071	257.92	0.635	164.15	0.17	0.195

Tabla 3. Promedios (n=6) del área foliar y peso removidos por planta a los individuos de los tratamientos D10% y D20%.

ESPECIE	AREA FOLIAR (cm ²)		BIOMASA (gr)	
	D10%	D20%	D10%	D20%
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	21.5	43	0.077	0.141
<i>Caesalpinia platytoba</i>	8.5	17	0.027	0.051
<i>Ceiba pentandra</i>	23	46	0.061	0.12
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	2	4	0.004	0.009
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	13	26	0.028	0.059
<i>Cordia alliodora</i>	6	12	0.013	0.026
<i>Crescentia alata</i>	7	14	0.023	0.058
<i>Gliricidia sepium</i>	39	78	0.12	0.24
<i>Guazuma ulmifolia</i>	3	6	0.006	0.012
<i>Heliocarpus pallidus</i>	6	12	0.015	0.03
<i>Hintonia latiflora</i>	0.35	0.7	0.0018	0.004
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	94	188	0.301	0.65
<i>Lagrezia monosperma</i>	1.4	2.8	0.003	0.006
<i>Pithecellobium dulce</i>	10	20	0.045	0.09
<i>Plumeria rubra</i>	3	6	0.007	0.014
<i>Recchia mexicana</i>	4	8	0.017	0.034
<i>Tabebuia chrysantha</i>	17.5	35	0.054	0.105
<i>Tabebuia domell-smithii</i>	1.5	3	0.003	0.006
<i>Tabebuia rosea</i>	5	10	0.011	0.021

3.2 CRECIMIENTO DE LAS ESPECIES A LOS 60 DIAS DE CRECIMIENTO.

De las 19 especies incluidas en este estudio, a los 60 días de crecimiento, en seis de ellas no se presentaron diferencias significativas entre tratamientos (control, D10% y D20%) para ninguno de los parámetros evaluados. Estas especies fueron: *Caesalpinia eriostachys*, *C. platyloba*, *Ceiba pentandra*, *C. alliodora*, *C. alata* y *P. rubra*. En el resto de las especies los tratamientos de defoliación tuvieron un efecto significativo en al menos dos de los parámetros estudiados.

3.2.1 Area foliar.

En cuanto al área foliar alcanzada por las 19 especies, el intervalo que se obtuvo fue de 22.964 cm² de *H. latiflora* en el D20% hasta 5245.689 cm² de *I. wolcottiana* en el D10%. Aparte de ésta última, otras especies que mostraron valores altos en área foliar fueron: *Cochlospermum vitifolium*, *G. sepium*, *C. pentandra* y *H. pallidus*. Para este parámetro cinco especies presentaron diferencias significativas entre tratamientos: *C. vitifolium* presentó una mayor área foliar cuando fue defoliada en un 20% con respecto a los individuos defoliados en un 10%; en *G. ulmifolia* el tratamiento produjo diferencias entre el control y ambos tratamientos defoliados, en donde estos últimos presentaron casi el doble de área foliar que el control. *Gliricidia sepium* tuvo diferencias entre el control y el D10%, al ser defoliada en un 10% disminuyó su producción de área foliar. Por su parte *I. wolcottiana* produjo una mayor área foliar que en el lote control al ser defoliada en un 10%. Finalmente, *Tabebuia donnell-smithii* presentó una mayor área foliar cuando fue defoliada en un 20%, la cual no difirió del control pero sí del D10% (Tabla 4).

3.2.2 Biomasa.

Respecto a la producción de biomasa, *I. wolcottiana* presentó la mayor biomasa (64.834 g en D10%) y *H. latiflora* (0.14 g en D20%) (463x) la menor. Para este parámetro,

ocho especies presentaron diferencias significativas entre tratamientos: *C. vitifolium*, *T. donnell-smithii*, y *T. rosea* presentaron un comportamiento similar, en donde la defoliación del 20% produjo individuos con una biomasa significativamente mayor al de los individuos en el tratamiento de defoliación del 10%. *Pithecellobium dulce* y *R. mexicana* mostraron pesos secos mayores en el tratamiento D20% en comparación con el lote control, obteniéndose valores intermedios para la defoliación del 10%. *Gliricidia sepium* presentó diferencias entre el control y D10%, la biomasa disminuyó con el daño en un 24%; *G. ulmifolia* incrementó su biomasa significativamente hasta en un 140% en los tratamientos D10% y D20% en comparación con el lote control; finalmente, *I. wolcottiana* incrementó significativamente su biomasa sólo cuando fue defoliada en un 10% (Tabla 4).

3.2.3 Número de hojas y longitud del tallo.

Para el análisis de varianza realizado para determinar la existencia de diferencias significativas causadas por los diferentes tratamientos de defoliación en el número de hojas y la longitud del tallo a los 60 días de crecimiento, tenemos que sólo cuatro especies mostraron diferencias en alguno de éstos parámetros (Tabla 4). *G. ulmifolia* presentó diferencias en el número de hojas entre el control y el lote D20%, y éste último produjo más del 40% de hojas que el primero. *Ipomoea wolcottiana* presentó diferencias en ambos parámetros: cuando hubo una defoliación del 10% o del 20%, produjo entre un 28% y 38% más hojas, respectivamente, que al no ser defoliada. Por otro lado, fue la única especie que presentó un efecto significativo de la defoliación en la longitud del tallo; siendo el tratamiento D10% el que dio lugar a una mayor longitud del tallo. *Pithecellobium dulce* presentó diferencias en el número de hojas, con una defoliación del 10% produjo 50% más de hojas que el control y que el D20%. Por último, *T. rosea* presentó diferencias en el número de hojas entre los dos tratamientos de defoliación, en donde la mayor cantidad de

Tabla 4. Parámetros de crecimiento de las especies estudiadas entre los 30 y los 60 días de crecimiento. Se presenta el promedio (n=6) y ± la desviación estándar para cada tratamiento: 0% de defoliación (C), 10% de defoliación (D10%) y 20% de defoliación (D20%). Área foliar (cm²), biomasa seca total (g), número de hojas y longitud del tallo (cm). Se muestran en negritas los casos en que se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos.

ESPECIE	AREA FOLIAR			BIOMASA TOTAL			NUMERO DE HOJAS						LONGITUD DEL TALLO											
	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%									
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	635.39	±110.1	613.35	±130.6	338.97	±203.4	4.907	±0.98	4.813	±0.63	4.245	±1.25	12	±1	12	±2	13	±4	38.6	±8.19	30.88	±10.15	30.5	±9
<i>Caesalpinia platyloba</i>	154.21	±35.96	124.88	±66.83	123.39	±75.1	1.407	±0.44	1.395	±0.81	1.202	±0.74	5	±1	4	±1	4	±1	18.65	±1.85	15.45	±3.32	15.36	±2.17
<i>Ceiba pentandra</i>	1073.6	±203.5	1042.3	±144	1098.5	±171	8.62	±1.64	7.85	±1.23	8.5	±1.11	12	±1	13	±1	13	±1	32.93	±2.74	33.31	±4.85	32.6	±3.92
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	30.68	±9.27	38.46	±4.89	37.33	±13.68	0.218	±0.05	0.279	±0.02	0.263	±0.07	4	±1	5	±1	5	±1	8.88	±0.19	9.4	±0.92	9.83	±1.23
<i>Coehlospermum vitifolium</i>	969.03 ^{ab}	±173.3	872.59 ^b	±150.1	1161.3 ^a	±148.3	5.975 ^{ab}	±0.81	5.142 ^b	±0.95	6.888 ^a	±0.73	15	±1	14	±1	16	±2	46.51	±2.2	46.7	±3.1	48.42	±7.74
<i>Cordia alliodora</i>	289.67	±122.24	327.7	±109.02	232.16	±64.2	2.021	±0.78	2.281	±0.78	1.55	±0.23	16	±5	16	±2	13	±3	6.63	±2.13	7.23	±1.04	6	±0.94
<i>Crescentia alata</i>	251.82	±46.16	249.58	±30.25	289.93	±34.04	3.62	±0.74	3.272	±0.59	4.035	±0.32	42	±10	49	±14	54	±3	17.8	±2.69	21.31	±3.88	21.68	±1.83
<i>Gliciridia septium</i>	1920.1 ^a	±233.4	1487 ^b	±228.8	1751.7 ^{ab}	±196.3	15.42 ^a	±1.76	11.853 ^b	±2.18	14.092 ^{ab}	±0.8	19	±2	17	±3	20	±2	30.6	±5.5	26.96	±2.76	30.42	±2.03
<i>Guzmania ulmifolia</i>	282.7 ^b	±96.71	534.56 ^a	±98.7	526.8 ^a	±88.1	1.586 ^b	±0.62	3.669 ^a	±1	3.684 ^a	±0.75	12 ^b	±3	16 ^{ab}	±2	17 ^a	±4	15.44	±3.45	25.43	±7.67	23.98	±7.91
<i>Heliotropus pallidus</i>	754.84	±288.12	810.63	±287.88	995.72	±105.98	3.903	±1.744	4.693	±1.54	5.205	±0.514	24	±10	21	±9	23	±7	27.8	±9.3	29.6	±6.1	32.95	±1.57
<i>Hintonia latiflora</i>	30.25	±9.467	35.82	±7.667	22.96	±14.99	0.198	±0.074	0.227	±0.057	0.14	±0.093	12	±2	9	±1	9	±2	5.76	±1.06	5.8	±1.04	5.9	±2.36
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	41.44 ^{ab}	±384.2	5245.7 ^a	±579.8	4680.8 ^{ab}	±739.6	46.591 ^b	±1.9	64.834 ^a	±4.28	47.233 ^b	±8.4	32 ^b	±5	41 ^a	±7	44 ^a	±4	113.3 ^b	±6.7	157.1 ^a	±18.9	124 ^{ab}	±8.3
<i>Lagrezia monosperma</i>	615.72	±208.39	772.65	±204.35	609.35	±169.7	3.251	±1.008	3.695	±0.89	3.302	±0.96	50	±13	54	±15	55	±17	20.85	±5.27	22.86	±4.52	21.25	±3.61
<i>Pithecolobium dulce</i>	191.64	±52.198	209.15	±31.42	222.56	±39.512	2.477 ^b	±0.35	3.17 ^{ab}	±0.61	3.45 ^a	±0.55	31 ^b	±8	46 ^a	±8	31 ^b	±13	46.23	±4.59	48.54	±7.02	51.4	±6.22
<i>Plumeria rubra</i>	60.01	±27.123	63.77	±33.189	60.78	±29.893	0.847	±0.31	0.739	±0.256	0.742	±0.309	8	±1	9	±2	9	±3	8.63	±1.34	8.21	±1.08	8.5	±0.84
<i>Racchia mexicana</i>	139.56	±42.12	122.06	±51.44	85.59	±15.93	1.916 ^a	±0.48	1.568 ^{ab}	±0.24	1.305 ^b	±0.19	7	±1	7	±1	6	±1	23.25	±7.55	24.86	±7.97	21.66	±3.17
<i>Tabebuia chrysanthia</i>	801.2	±138.84	756.6	±138.14	770.8	±141.2	5.399	±0.87	5.153	±0.73	5.164	±1.076	11	±3	10	±1	11	±1	12.08	±1.11	12.01	±1.53	10.65	±2.74
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	168.91 ^{ab}	±76.53	118.62 ^b	±56.35	286.8 ^a	±101	0.8 ^{ab}	±0.376	0.571 ^b	±0.295	1.482 ^a	±0.615	8	±2	9	±2	11	±2	6.9	±2.08	6.31	±1.54	8.26	±2.49
<i>Tabebuia rosea</i>	400.06	±98.79	214.38	±157.4	394.69	±81.7	2.74 ^{ab}	±0.67	1.576 ^b	±1.01	2.95 ^a	±0.66	10 ^{ab}	±1	8 ^b	±2	11 ^a	±1	14.56	±3.59	12.28	±2.87	14.32	±1.19

Las diferentes letras minúsculas denotan diferencias significativas entre tratamientos, según una prueba de Tukey. Las diferencias se consideraron significativas con una p<0.05

hojas se produjo en el D20% y la menor cantidad en el D10%, siendo intermedios los resultados del lote control (Tabla 4).

3.2.4 Índice de la raíz/parte aérea (R/PA).

Solamente dos especies modificaron la asignación de recursos a la parte aérea contra subterránea en respuesta a los tratamientos de defoliación: *L. monosperma* y *T. chrysantha*; ambas especies disminuyeron la biomasa asignada hacia las raíces al ser defoliadas en un 10%; sin embargo, cuando fueron defoliadas en un 20% la asignación de biomasa a las raíces fue estadísticamente equivalente a la del lote control (Tabla 5).

3.2.5 Tasa de asimilación neta (TAN).

En lo que respecta a la tasa de asimilación neta, diez especies presentaron diferencias significativas como respuesta a los tratamientos aplicados. En *C. mexicanum*, *G. ulmifolia* y *P. dulce*, ambos tratamientos de defoliación provocaron un aumento significativo en la tasa de asimilación neta. En *Cochlospermum vitifolium*, *G. sepium* y *H. latiflora* solo se detectaron diferencias significativas entre los lotes D10% y D20%, pero éstos no difirieron significativamente del control. La defoliación del 20% provocó un aumento de la tasa de asimilación neta para las dos primeras especies, así como una disminución de la misma en la última especie. *Heliocarpus pallidus* y *T.donnell-smithii* aumentaron su TAN con el tratamiento de defoliación del 20%. *Ipomoea wolcottiana* presentó diferencias significativas sólo cuando fue defoliada en un 10%, la defoliación le causó un incremento en su TAN. Por último, a *T.rosea* dicha defoliación le causó una disminución significativa de su TAN (Tabla 5).

3.2.6 Tasa relativa de crecimiento (TRC).

El intervalo de los valores de la tasa relativa de crecimiento fue de *C. platyloba*, con $0.015 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ en D20% a *L.monosperma*, con $0.166 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ en D20%. Las especies con

las TRC más lentas fueron *C. mexicanum* y *P. rubra*, y las TRC más rápidas fueron las de *G. ulmifolia*, *T.donnell-smithii* y *H. pallidus*. Diez especies presentaron diferencias significativas en esta variable en respuesta a los tratamientos. *Pithecellobium dulce* presentó diferencias significativas para los tres tratamientos, a medida que aumentó el daño aumentó la tasa de crecimiento; del control a la defoliación del 10% aumentó en un 25%, del control a la del 20% en un 38% y de la defoliación del 10% a la del 20% aumentó en un 10%. *Guazuma ulmifolia* y *C. mexicanum* presentaron una respuesta similar en donde la TRC aumentó significativamente en los tratamientos defoliados, en un 63% y 55% respectivamente. *Tabebuia rosea* y *G. sepium* presentaron comportamientos semejantes, en donde al ser defoliadas en un 10% la TRC disminuyó de manera significativa. Para *C. vitifolium* y *H. latiflora* la tasa de crecimiento solo cambió significativamente entre los tratamientos defoliados; la primera especie presentó un aumento y la segunda una disminución de su tasa de crecimiento al ser defoliadas en un 20%. *Tabebuia donnell-smithii* aumentó su tasa de crecimiento cuando fue defoliada en un 20%, pero no mostró diferencias significativas con respecto al lote control al ser defoliada en un 10%. En *R. mexicana* y *H. pallidus* se observaron comportamientos contrarios, la primera presentó una disminución en su tasa de crecimiento mientras aumentó el porcentaje de daño, mientras que *H. pallidus* aumentó su tasa de crecimiento al aumentar el nivel de defoliación; sin embargo, en ambos casos sólo se detectaron diferencias significativas cuando la defoliación fue del 20% (Tabla 5).

3.2.7 Area foliar específica (AFE), índice del peso foliar (IPF), índice del peso de la raíz (IPR), proporción del área foliar (PAF), e índice del peso del tallo (IPT).

En lo que respecta al área foliar específica, sólo *I. wolcottiana* presentó efectos significativos como consecuencia de los tratamientos, mostrando un aumento del área foliar

Tabla 5. Parámetros de crecimiento de las especies estudiadas entre los 30 a los 60 días de crecimiento. Se presenta el promedio ($n=6$) y \pm la desviación estándar para cada tratamiento; 0% de defoliación (C), 10% de defoliación (D10%) y 20% de defoliación (D20%), Proporción de raíz/parte aérea (R/PA), tasa de asimilación neta (TAN, g cm⁻² d⁻¹), y tasa relativa de crecimiento (TRC, g g⁻¹ d⁻¹). Las siglas entre paréntesis representan su abreviatura en inglés. Se muestran en negritas los casos en que se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos.

ESPECIE	R/PA (R/S)			TAN (NAR)			TRC (RCR)		
	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	0.205 ±0.05	0.186 ±0.03	0.188 ±0.03	0.0003 ±5 ³	0.0003 ±7 ³	0.0003 ±6 ³	0.049 ±0.003	0.05 ±0.007	0.048 ±0.005
<i>Caesalpinia platyloba</i>	0.173 ±0.03	0.21 ±0.06	0.182 ±0.04	0.0002 ±5 ³	0.0002 ±1 ⁴	0.0001 ±2 ⁴	0.023 ±0.005	0.02 ±0.013	0.015 ±0.017
<i>Cela pentandra</i>	0.232 ±0.03	0.24 ±0.035	0.246 ±0.03	0.0004 ±5 ³	0.0004 ±4 ³	0.0005 ±4 ³	0.063 ±0.004	0.062 ±0.003	0.066 ±0.002
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	0.245 ±0.07	0.182 ±0.02	0.205 ±0.06	0.0001b ±5 ³	0.0002a ±3 ³	0.0002a ±2 ⁴	0.018b ±0.004	0.028a ±0.004	0.026a ±0.002
<i>Cochlospermum visifolium</i>	0.244 ±0.02	0.268 ±0.05	0.252 ±0.02	0.0004ab ±6 ³	0.0004b ±3 ³	0.0005a ±5 ³	0.076ab ±0.007	0.073b ±0.006	0.085a ±0.01
<i>Cordia alliodora</i>	0.75 ±0.233	0.365 ±0.14	0.639 ±0.18	0.0004 ±7 ³	0.0004 ±7 ³	0.0004 ±4 ³	0.07 ±0.008	0.077 ±0.007	0.068 ±0.002
<i>Crescentia alata</i>	0.359 ±0.05	0.342 ±0.05	0.388 ±0.03	0.0007 ±8 ³	0.0007 ±1 ³	0.0009 ±1 ⁴	0.065 ±0.004	0.064 ±0.004	0.073 ±0.01
<i>Gliricidia sepium</i>	0.222 ±0.04	0.203 ±0.04	0.241 ±0.05	0.0004b ±3 ³	0.0004b ±3 ³	0.0005a ±8 ³	0.063a ±0.002	0.056b ±0.005	0.064a ±0.004
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0.482 ±0.12	0.433 ±0.08	0.471 ±0.13	0.0004b ±7 ³	0.0007a ±7 ³	0.0007a ±6 ³	0.075b ±0.012	0.117a ±0.003	0.119a ±0.003
<i>Heliconia pallidus</i>	0.239 ±0.06	0.237 ±0.05	0.208 ±0.05	0.0004b ±8 ³	0.0005ab ±4 ³	0.0006a ±9 ³	0.104b ±0.005	0.114ab ±0.01	0.124a ±0.012
<i>Hintonia latiflora</i>	0.224 ±0.04	0.218 ±0.06	0.211 ±0.06	0.0005ab ±6 ³	0.0005a ±4 ³	0.0007b ±6 ³	0.077ab ±0.004	0.097a ±0.006	0.079b ±0.008
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	0.325 ±0.03	0.29 ±0.03	0.289 ±0.16	0.0006b ±5 ³	0.0008a ±1 ⁴	0.0007b ±1 ⁴	0.089 ±0.01	0.089 ±0.009	0.081 ±0.008
<i>Lagrezia monosperma</i>	0.204 ±0.05	0.144b ±0.02	0.163ab ±0.02	0.0007 ±1 ⁴	0.0007 ±1 ⁴	0.0007 ±1 ⁴	0.154 ±0.008	0.166 ±0.012	0.166 ±0.015
<i>Pithecellobium dulce</i>	0.318 ±0.05	0.265 ±0.05	0.255 ±0.04	0.0004b ±5 ³	0.0006a ±7 ³	0.0007a ±8 ³	0.04c ±0.001	0.05b ±0.004	0.056a ±0.002
<i>Plumeria rubra</i>	0.14 ±0.039	0.124 ±0.02	0.124 ±0.015	0.0004 ±9 ³	0.0004 ±8 ³	0.0004 ±8 ³	0.042 ±0.008	0.039 ±0.006	0.04 ±0.008
<i>Recchia mexicana</i>	0.27 ±0.061	0.232 ±0.04	0.21 ±0.026	0.0006 ±6 ³	0.0006 ±8 ³	0.0006 ±5 ³	0.049a ±0.004	0.045ab ±0.003	0.04b ±0.003
<i>Tabebuia chrysantha</i>	0.272a ±0.05	0.206b ±0.04	0.224ab ±0.03	0.0004 ±5 ³	0.0004 ±5 ³	0.0004 ±5 ³	0.068 ±0.005	0.069 ±0.003	0.071 ±0.004
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	0.257 ±0.03	0.302 ±0.04	0.289 ±0.014	0.0004b ±4 ³	0.0003b ±6 ³	0.0005a ±6 ³	0.097b ±0.008	0.09b ±0.011	0.128a ±0.007
<i>Tabebuia rosea</i>	0.191 ±0.02	0.196 ±0.03	0.199 ±0.013	0.0005a ±4 ³	0.0003b ±1 ⁴	0.0005a ±3 ³	0.071a ±0.004	0.046b ±0.019	0.076a ±0.003

Las diferentes letras minúsculas denotan diferencias significativas entre tratamientos, según una prueba de Tukey. Las diferencias se consideraron significativas con una $p < 0.05$.

específica al ser defoliada en un 20% de su área foliar (Tabla 6).

Con respecto al índice del peso foliar, hubo diferencias significativas en *I. wolcottiana* y *T. rosea*, en ambos casos la defoliación del 10% causó una disminución significativa del valor del índice del peso foliar (Tabla 6).

En el índice del peso de la raíz se presentaron diferencias significativas en *T. chrysantha* y *L. monosperma*; en este caso las dos especies asignaron menos biomasa hacia la raíz cuando fueron defoliadas en un 10% de su área foliar (Tabla 7).

Para la proporción de área foliar y el índice del peso del tallo, ninguna de las especies estudiadas presentó diferencias significativas entre los tratamientos (Tablas 6 y 7).

3.3 CORRELACIONES ENTRE LOS DIFERENTES PARAMETROS.

En lo que respecta a las correlaciones entre pares de parámetros, 8 pares de ellos se encontraron correlacionados. El coeficiente de correlación más alto se presentó entre la biomasa y el área foliar ($r=0.98$, $p<0.001$) presentándose una correlación positiva entre éstos parámetros. Se presentó una correlación negativa entre la tasa de crecimiento (TRC) y el peso de la semilla (PS). Por otra parte la TRC presentó una correlación positiva con la tasa de asimilación neta (TAN) y la proporción de área foliar (PAF). Por su parte la proporción de área foliar (PAF) presentó una correlación positiva con el área foliar específica (AFE) y el índice del peso foliar (IPF). El índice del peso foliar (IPF) estuvo correlacionado con el índice del peso del tallo (IPT) de forma negativa y finalmente, el índice del peso del tallo (IPT) presentó una correlación negativa con el índice del peso de la raíz (IPR) sólo para el tratamiento control (Tabla 8).

Las figuras correspondientes a algunas de estas correlaciones se presentan en la discusión junto con algunas consideraciones sobre su significado ecofisiológico.

Tabla 6. Parámetros de crecimiento de las especies estudiadas entre los 30 y los 60 días de crecimiento. Se presenta el promedio (n=6) y ± la desviación estándar para cada tratamiento; 0% de defoliación (C), 10% de defoliación (D10%) y 20% de defoliación (D20%). Proporción de área foliar (PAF, cm² g⁻¹), área foliar específica (AFE, cm² g⁻¹), e índice del peso foliar (IPF). Las siglas entre paréntesis representan su abreviatura en inglés. Se muestran en negritas los casos en que se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos.

ESPECIE	PAF (LAR)			AFE (SLA)			IPF (LWR)		
	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	131.86 ±21.9	132.35 ±20.12	126.46 ±22.36	283.73 ±37.61	278.47 ±24.82	263.45 ±45.94	0.464 ±0.033	0.474 ±0.042	0.48 ±0.013
<i>Caesalpinia platyloba</i>	112.45 ±11.7	91.92 ±14.07	100.97 ±12.7	242.76 ±32.57	216.44 ±53.43	215.32 ±16.29	0.466 ±0.036	0.438 ±0.068	0.473 ±0.077
<i>Ceiba pentandra</i>	125.13 ±10.3	133.56 ±18.6	139.31 ±10.1	312.13 ±10.95	318.64 ±11.71	320.22 ±24.69	0.4	0.419 ±0.023	0.404 ±0.018
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	137.58 ±19.78	137.66 ±13.22	138.91 ±18.1	328.73 ±17.67	314 ±15.52	221.37 ±15.23	0.602 ±0.077	0.643 ±0.035	0.627 ±0.065
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	161.49 ±12.2	171.21 ±19.9	168.79 ±15.5	427.24 ±26.09	477.36 ±32.47	461.92 ±35.78	0.378 ±0.007	0.358 ±0.029	0.365 ±0.006
<i>Cordia alliodora</i>	142.6 ±32.16	145.68 ±22.08	149.11 ±28.91	293.6 ±29.58	264.45 ±23.07	290.63 ±29.58	0.481 ±0.074	0.551 ±0.074	0.515 ±0.078
<i>Crescentia alata</i>	70.14 ±6.74	78.2 ±13.63	72.11 ±8.72	145.6 ±29.05	161 ±19.73	153.76 ±75.53	0.484 ±0.06	0.483 ±0.039	0.468 ±0.044
<i>Glinicidia sepium</i>	124.47 ±3.81	126.52 ±7.1	124.1 ±9.78	339.17 ±16.21	243.46 ±12.4	245.91 ±14.65	0.522 ±0.033	0.52 ±0.011	0.505 ±0.035
<i>Guazuma ulmifolia</i>	149.91 ±16.1	150.55 ±20.47	145.06 ±16.59	311.45 ±46.73	322.97 ±35.69	320.37 ±19.02	0.498 ±0.036	0.465 ±0.021	0.452 ±0.041
<i>Heliocarpus pallidus</i>	202.54 ±38.7	174.29 ±23.1	191.9 ±17.9	362.06 ±34.97	335.72 ±49.41	354.99 ±40.38	0.554	0.521 ±0.021	0.542 ±0.017
<i>Hintonia latiflora</i>	156.5 ±22.57	160.38 ±18.1	158.3 ±23.04	240.03 ±23.5	246.12 ±20.13	246.1 ±34.99	0.65	0.65 ±0.028	0.643 ±0.024
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	89.19 ±9.9	81.03 ±8.63	100.4 ±15.78	305.28 ±24.49	325.28 ±26.87	343.84 ±21.85	0.292 ±0.013	0.248 ±0.027	0.291 ±0.032
<i>Lagrezia monosperma</i>	196.84 ±52.9	210.1 ±44.61	191.69 ±49.3	303.17 ±74.03	312.09 ±63.21	289.91 ±69.54	0.646 ±0.047	0.672 ±0.03	0.658 ±0.017
<i>Pithecellobium dulce</i>	76.27 ±15.69	66.61 ±4.11	64.7 ±56.32	181.38 ±29.77	152.89 ±5.33	151.86 ±14.85	0.417 ±0.038	0.436 ±0.027	0.427 ±0.031
<i>Plumeria rubra</i>	70.76 ±14.11	83.99 ±19.59	79.14 ±18.68	284.08 ±20.18	298.56 ±19.54	279.17 ±34.97	0.251 ±0.052	0.282 ±0.067	0.287 ±0.079
<i>Recchia mexicana</i>	72.45 ±7.28	76.99 ±27.48	65.25 ±3.45	144.72 ±15.4	150.98 ±46.35	123.44 ±7.75	0.501 ±0.022	0.51 ±0.055	0.53 ±0.044
<i>Tabebuia chrysantha</i>	148.85 ±13.5	146.41 ±11.5	150.7 ±11.74	244.23 ±22.54	228.25 ±16.3	236.96 ±20.48	0.61 ±0.036	0.642 ±0.027	0.637 ±0.018
<i>Tabebuia domnell-smithii</i>	212 ±15.59	214.5 ±18.94	198.56 ±14.9	361.75 ±23.33	375.88 ±34.97	350.75 ±20.66	0.586 ±0.023	0.571 ±0.011	0.566 ±0.018
<i>Tabebuia rosea</i>	145.81 ±15.1	126.13 ±17.2	134.35 ±5.5	248.74 ±19.05	240.31 ±11.5	231.72 ±8.53	0.585 ±0.026	0.523 ±0.052	0.58 ±0.012

Las diferentes letras minúsculas denotan diferencias significativas entre tratamientos, según una prueba de Tukey. Las diferencias se consideraron significativas con una p<0.05

Tabla 7. Parámetros de crecimiento de las especies estudiadas entre los 30 y los 60 días de crecimiento. Se presenta el promedio (n=6) y \pm la desviación estándar para cada tratamiento; 0% de defoliación (C), 10% de defoliación (D10%) y 20% de defoliación (D20%). Índice del peso de la raíz (IPR), e índice del peso del tallo (IPT). Las siglas entre paréntesis representan su abreviatura en inglés. Se muestran en negritas los casos en que se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos.

ESPECIE	IPR (RWR)			IPT (SWR)		
	C	D10%	D20%	C	D10%	D20%
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	0.169 \pm 0.039	0.156 \pm 0.018	0.157 \pm 0.032	0.367 \pm 0.03	0.37 \pm 0.055	0.362 \pm 0.033
<i>Caesalpinia platyloba</i>	0.147 \pm 0.023	0.17 \pm 0.038	0.153 \pm 0.027	0.387 \pm 0.026	0.391 \pm 0.07	0.374 \pm 0.062
<i>Ceiba pentandra</i>	0.191 \pm 0.019	0.193 \pm 0.023	0.197 \pm 0.021	0.411 \pm 0.018	0.388 \pm 0.035	0.399 \pm 0.022
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	0.194 \pm 0.045	0.154 \pm 0.017	0.168 \pm 0.042	0.203 \pm 0.036	0.203 \pm 0.027	0.205 \pm 0.035
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0.196 \pm 0.014	0.21 \pm 0.031	0.201 \pm 0.01	0.426 \pm 0.013	0.431 \pm 0.015	0.434 \pm 0.007
<i>Cordia alliodora</i>	0.418 \pm 0.076	0.356 \pm 0.06	0.382 \pm 0.068	0.1 \pm 0.008	0.093 \pm 0.019	0.103 \pm 0.028
<i>Crescentia alata</i>	0.263 \pm 0.029	0.254 \pm 0.028	0.279 \pm 0.018	0.252 \pm 0.055	0.263 \pm 0.029	0.253 \pm 0.031
<i>Gliricidia sepium</i>	0.181 \pm 0.026	0.168 \pm 0.031	0.193 \pm 0.033	0.297 \pm 0.012	0.312 \pm 0.036	0.302 \pm 0.022
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0.32 \pm 0.055	0.299 \pm 0.039	0.315 \pm 0.063	0.181 \pm 0.022	0.235 \pm 0.042	0.233 \pm 0.039
<i>Heliocarpus pallidus</i>	0.191 \pm 0.042	0.19 \pm 0.034	0.17 \pm 0.036	0.255 \pm 0.049	0.288 \pm 0.022	0.287 \pm 0.021
<i>Hintonia latiflora</i>	0.182 \pm 0.027	0.177 \pm 0.038	0.172 \pm 0.04	0.168 \pm 0.029	0.172 \pm 0.025	0.184 \pm 0.025
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	0.245 \pm 0.015	0.225 \pm 0.017	0.214 \pm 0.081	0.463 \pm 0.023	0.527 \pm 0.021	0.495 \pm 0.091
<i>Lagrezia monosperma</i>	0.168a \pm 0.034	0.125b \pm 0.019	0.14ab \pm 0.017	0.186 \pm 0.034	0.203 \pm 0.03	0.202 \pm 0.021
<i>Pithecellobium dulce</i>	0.24 \pm 0.027	0.208 \pm 0.032	0.202 \pm 0.025	0.342 \pm 0.021	0.356 \pm 0.03	0.371 \pm 0.024
<i>Plumeria rubra</i>	0.122 \pm 0.03	0.11 \pm 0.014	0.11 \pm 0.012	0.627 \pm 0.069	0.608 \pm 0.075	0.602 \pm 0.087
<i>Recchia mexicana</i>	0.211 \pm 0.037	0.187 \pm 0.024	0.173 \pm 0.018	0.287 \pm 0.03	0.302 \pm 0.035	0.296 \pm 0.034
<i>Tabebuia chrysantha</i>	0.213a \pm 0.029	0.17b \pm 0.028	0.182ab \pm 0.021	0.176 \pm 0.025	0.189 \pm 0.025	0.181 \pm 0.024
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	0.204 \pm 0.021	0.231 \pm 0.026	0.224 \pm 0.008	0.21 \pm 0.012	0.198 \pm 0.027	0.21 \pm 0.013
<i>Tabebuia rosea</i>	0.16 \pm 0.016	0.163 \pm 0.02	0.166 \pm 0.009	0.255 \pm 0.002	0.313 \pm 0.06	0.254 \pm 0.012

Las diferentes letras minúsculas denotan diferencias significativas entre tratamientos, según una prueba de Tukey. Las diferencias se consideraron significativas con una $p < 0.05$

Tabla 8. Coeficientes de correlación entre pares de parámetros para cada tratamiento. A) 0% de defoliación (C), B) 10% de defoliación (D10%) y C) 20% de defoliación (D20%). Donde: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, y *** $p < 0.001$. B, biomasa; AF, área foliar; PS, peso de la semilla; R/PA, índice de raíz parte aérea; TAN, tasa de asimilación neta; TRC, tasa relativa de crecimiento; AFE, área foliar específica; IPF, índice del peso foliar; PAF, proporción de área foliar; IPR, índice del peso de la raíz; y IPT, índice del peso del tallo.

A) Coeficientes de correlación en el tratamiento 0% de defoliación

Parámetros	B	AF	PS	R/PA	TAN	TRC	AFE	IPF	PAF	IPR	IPT
B	×										
AF	0.98***	×									
PS	-0.005		×								
R/PA				×							
TAN					×						
TRC		0.168	-0.58**	0.05	0.62**	×					
AFE						0.45	×				
IPF						0.38		×			
PAF						0.66**	0.67**	0.62**	×		
IPR					0.13	0.06		-0.03		×	
IPT						-0.036		-0.85***		-0.49*	×

B) Coeficientes de correlación en el tratamiento D10%

Parámetros	B	AF	PS	R/PA	TAN	TRC	AFE	IPF	PAF	IPR	IPT
B	×										
AF	0.98***	×									
PS	-0.046		×								
R/PA				×							
TAN					×						
TRC		0.22	-0.61**	0.19	0.59**	×					
AFE						0.45	×				
IPF						0.29		×			
PAF						0.66**	0.63**	0.56*	×		
IPR					0.28	0.19		-0.07		×	
IPT						-0.35		-0.89***		-0.39	×

C) Coeficientes de correlación en el tratamiento D20%.

Parámetros	B	AF	PS	R/PA	TAN	TRC	AFE	IPF	PAF	IPR	IPT
B	×										
AF	0.98***	×									
PS	-0.04		×								
R/PA				×							
TAN					×						
TRC		0.16	-0.64**	0.16	0.56*	×					
AFE						0.5	×				
IPF						0.26		×			
PAF						0.7***	0.67**	0.5*	×		
IPR					0.32	0.18		-0.08		×	
IPT						-0.033		-0.85***		-0.45	×

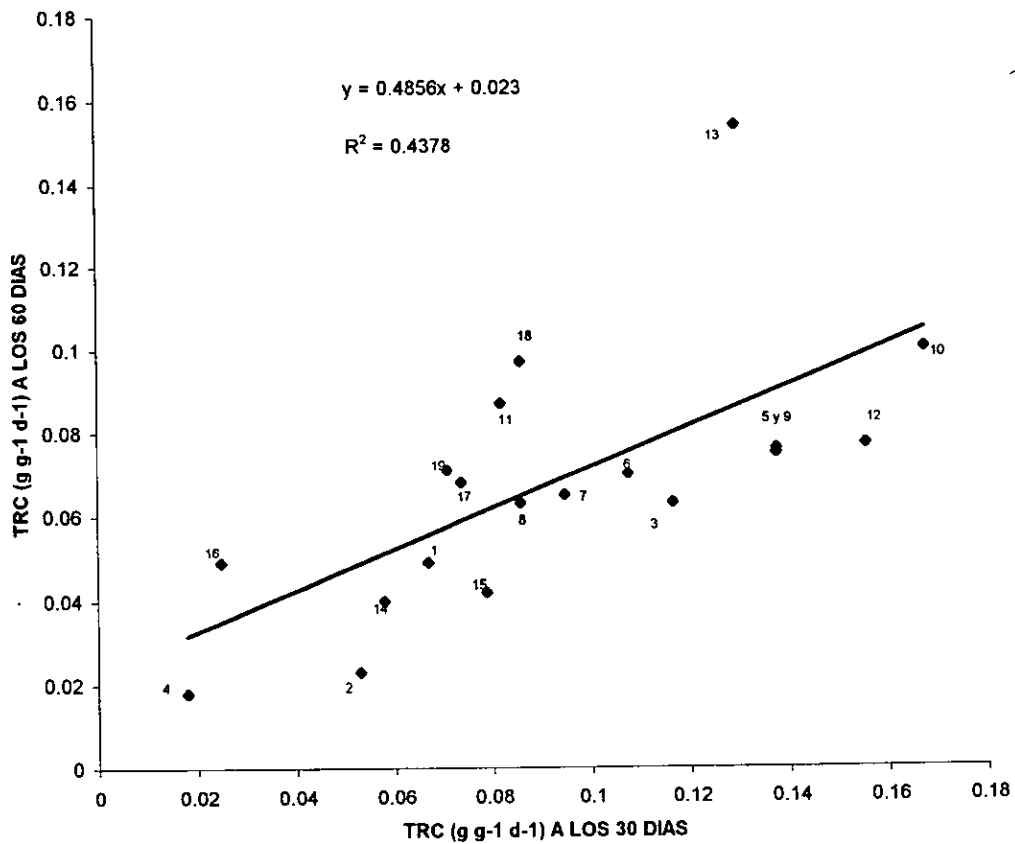
IV. DISCUSION.

Con las tasas de crecimiento obtenidas en este estudio a los 30 y 60 días, podemos ver que en general las especies tienden a crecer más rápido durante los primeros 30 días de crecimiento. En la Figura 2 podemos ver la relación existente entre ambas tasas de crecimiento, así como una recta ajustada, cuya pendiente con un valor menor a uno, nos sugiere que el crecimiento fue mayor en los primeros 30 días. Es también en este primer período cuando la mayoría de las especies aún conservan sus cotiledones. Esto sugiere que en sus primeras etapas de desarrollo las plántulas crecen más rápido porque cuentan tanto con los nutrimentos proporcionados por los cotiledones, los cuales son traslocados hacia el resto de la planta, como con aquellos que se encuentran disponibles en el sustrato. Pasados los 30 días las plántulas pierden los cotiledones. Sólo disponen ahora de los nutrimentos del sustrato que pueden ser muy heterogéneos y debido a ello es que reducen su tasa de crecimiento.

El objetivo principal de este trabajo es determinar el efecto que tiene la herbivoría en el crecimiento de las plántulas. La idea más común sobre el efecto de la herbivoría en el crecimiento de las plantas, es que ésta les perjudica. Otra idea, menos aceptada, es que las plantas se benefician al ser comidas a bajas intensidades, como consecuencia del fenómeno de sobrecompensación que presentan como respuesta a la herbivoría (Paige y Whitham, 1987). Esto es apoyado por McNaughton (1983) quien ha demostrado que el daño puede estimular la producción de biomasa de la planta cuando ésta se encuentra en condiciones óptimas y controladas.

Una manera de cuantificar este efecto es mediante la biomasa producida por las

FIGURA 2. TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO (TRC) DE LAS ESPECIES A LOS 30 Y 60 DIAS DE CRECIMIENTO (los números corresponden a la lista de la tabla 1)

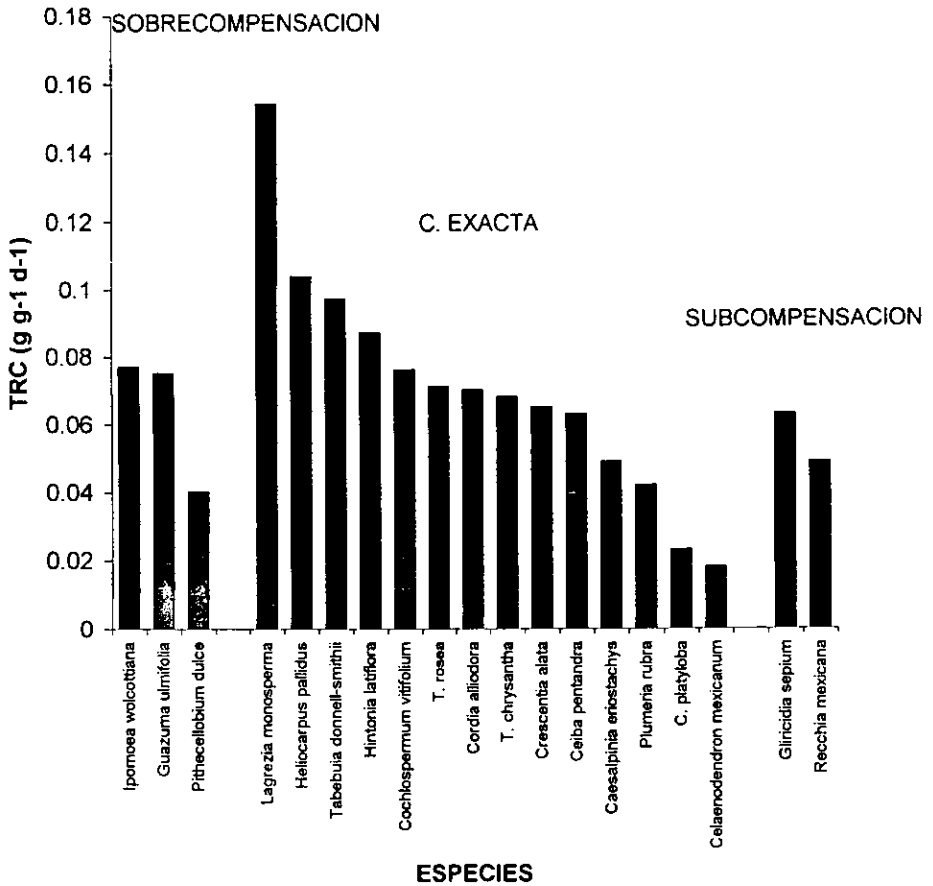


plántulas sometidas al tratamiento de herbivoría. A este respecto podemos decir que muchas de las plántulas defoliadas presentaron una respuesta mediante un crecimiento compensatorio. Belsky (1986), McNaughton (1983) y Maschinsky y Whytham (1989), han reportado ya este tipo de respuesta. El primero de ellos describió básicamente cómo es el crecimiento compensatorio con base en la producción de biomasa seca total. De acuerdo con la clasificación hecha por Belsky (1986), tenemos que la mayoría de las especies estudiadas en este trabajo (14) mostraron una compensación exacta, tres especies sobrecompensaron y dos subcompensaron (Figura 3). Cabe mencionar aquí que el tipo de respuesta no se vio relacionado con la tasa de crecimiento de las especies. Las especies que presentan compensación exacta tienen tasas de crecimiento variadas, que van desde rápidas a lentas pasando por intermedias. De las especies que sobrecompensan dos de ellas tienen una tasa de crecimiento intermedia y la otra es de lento crecimiento. Finalmente las dos especies que subcompensan tienen tasas de crecimiento de intermedias a lentas. Esto sugiere que la respuesta compensatoria de las especies ante la herbivoría no depende de su tasa de crecimiento.

En teoría aquellas especies de crecimiento rápido, debido a su gran plasticidad, pueden responder a cambios drásticos en el ambiente más que aquellas especies que crecen lentamente y que tardan en responder o que se ven poco afectadas por un cambio en el ambiente (Grime, 1979 y 1982; Grime *et al.*, 1986; Coley, 1983 y 1987; y Huante 1992 y 1996). Sin embargo, en este trabajo se demostró que ambos tipos de especies respondieron de manera positiva a la herbivoría. Tanto especies de crecimiento rápido como lento pudieron contrarrestar el daño produciendo más biomasa.

Si en este estudio las etapas sucesionales de las especies fueron sugeridas con base en su tasa de crecimiento, y si esta última no determina el tipo de crecimiento

FIGURA 3. TIPO DE CRECIMIENTO COMPENSATORIO QUE PRESENTARON LAS DIFERENTES ESPECIES EN RELACION CON SU TASA DE CRECIMIENTO (TRC).



compensatorio que presentan las especies, entonces podemos pensar que la etapa sucesional tampoco esta relacionada con dicha respuesta. Ha sido reportado (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1985; Coley, 1987 y 1990 y Dirzo y Domínguez, 1995) que las especies pioneras se ven menos perjudicadas por la herbivoría que las que habitan en parches maduros del ecosistema; esto se observa también en este estudio; sin embargo, las especies de sucesión tardía no se ven perjudicadas.

Se ha reportado en la literatura que las plantas se ven beneficiadas con el daño provocado por los herbívoros (Grime, 1982; McNaughton, 1983; Paige y Whitham, 1987; y Maschinsky y Whitham, 1989). Esto se ve reflejado en los resultados de este estudio. En este caso tres especies se vieron beneficiadas por la herbivoría porque aumentaron considerablemente su producción de biomasa. La mayoría de las especies (14) aunque no se ven beneficiadas tampoco son perjudicadas. Solo dos especies son perjudicadas: *Gliricidia sepium* disminuye su producción de biomasa con un daño del 10% pero no con uno del 20%; por otra parte *Recchia mexicana* disminuye su biomasa sólo con un daño del 20%. El caso de *G. sepium* es interesante, ya que la lógica indica que si con bajos porcentajes de herbivoría hay un perjuicio, se espera que cuando aumenta la herbivoría, éste perjuicio sea mayor. Esto no ocurre en esta especie, con un bajo porcentaje de defoliación esta especie “no percibe el daño” y no tiene una respuesta. Sin embargo, cuando la defoliación es del 20% la plántula lo percibe y responde de una manera positiva compensando el tejido perdido.

En la revisión realizada por Belsky (1986) se menciona que, aparte de los beneficios que las plantas obtienen de su relación con los animales por la polinización, la dispersión de semillas, y la fertilización del suelo, entre otros, las plantas pueden beneficiarse de ser comidas por los animales. En su revisión, una parte de los artículos muestran evidencias de

que las plantas se ven beneficiadas por la herbivoría al presentar un crecimiento compensatorio. Sin embargo, menciona que la sobrecompensación, como el resultado de la herbivoría, no ha sido reportada, por lo menos en pastos. En nuestro trabajo podemos afirmar que tres especies sobrecompensan; esto es importante, ya que la mayoría de los estudios sobre herbivoría se han realizado en pastos o en hierbas de climas templados; y nuestro trabajo se realizó con especies arbóreas de climas tropicales en las que al parecer, sí existe el fenómeno de sobrecompensación.

Si bien la producción de biomasa es un parámetro importante que nos indica cómo es la respuesta de la planta hacia la herbivoría, también es cierto que no es el único. Todos aquellos parámetros que nos indiquen cómo es el crecimiento de una especie también son importantes para caracterizar su respuesta de crecimiento ante condiciones particulares.

Uno de estos parámetros es la tasa de crecimiento (TRC). En aproximadamente el 50% de las especies estudiadas la herbivoría no modificó la tasa de crecimiento. Es evidente el beneficio que obtienen las especies al incrementar su tasa de crecimiento. Las altas tasas de crecimiento le proporcionan a las plantas una mayor capacidad para establecerse y para competir por los recursos disponibles (agua, luz, minerales), así como una mayor capacidad para contrarrestar el ataque ya sea de herbívoros o parásitos.

En algunas plantas se da también el caso de una disminución en la tasa de crecimiento en respuesta a la herbivoría. En dos especies (*Gliricidia sepium* y *Tabebuia rosea*) la TRC sólo disminuye significativamente cuando pierde el 10% del área foliar pero no con el 20%, este hecho es sin duda interesante. Lo que podemos sugerir a este respecto es que las especies “no perciben” la pérdida de ese porcentaje de área foliar; no parece ser importante para ellas perder esa proporción, aunque a simple vista traiga consigo una disminución de su tasa de crecimiento. Esto significa que ante dicha pérdida no presentan

ninguna respuesta que pueda llevar consigo un gasto energético que la planta quizá no pueda solventar. Sin embargo, cuando la pérdida de materia fotosintéticamente activa es mayor (20%) pueden presentar una respuesta, la cual tampoco es de gran magnitud pero es la necesaria para contrarrestar el daño. En el caso de *Recchia mexicana*, sólo disminuye su TRC cuando pierde el 20% de su área foliar, lo cual indica que soporta los porcentajes de herbivoría reportados para la selva baja de chamela (10%, aproximadamente) (Filip *et al*, 1995), pero que cuando la pérdida es mayor (20%) entonces se ve perjudicada porque disminuye su tasa de crecimiento. De hecho a esta especie sólo le perjudica el 20% de defoliación. En general, podemos decir que todas las especies aquí estudiadas soportan los porcentajes de herbivoría reportados para individuos adultos (Filip *et al*, 1995)

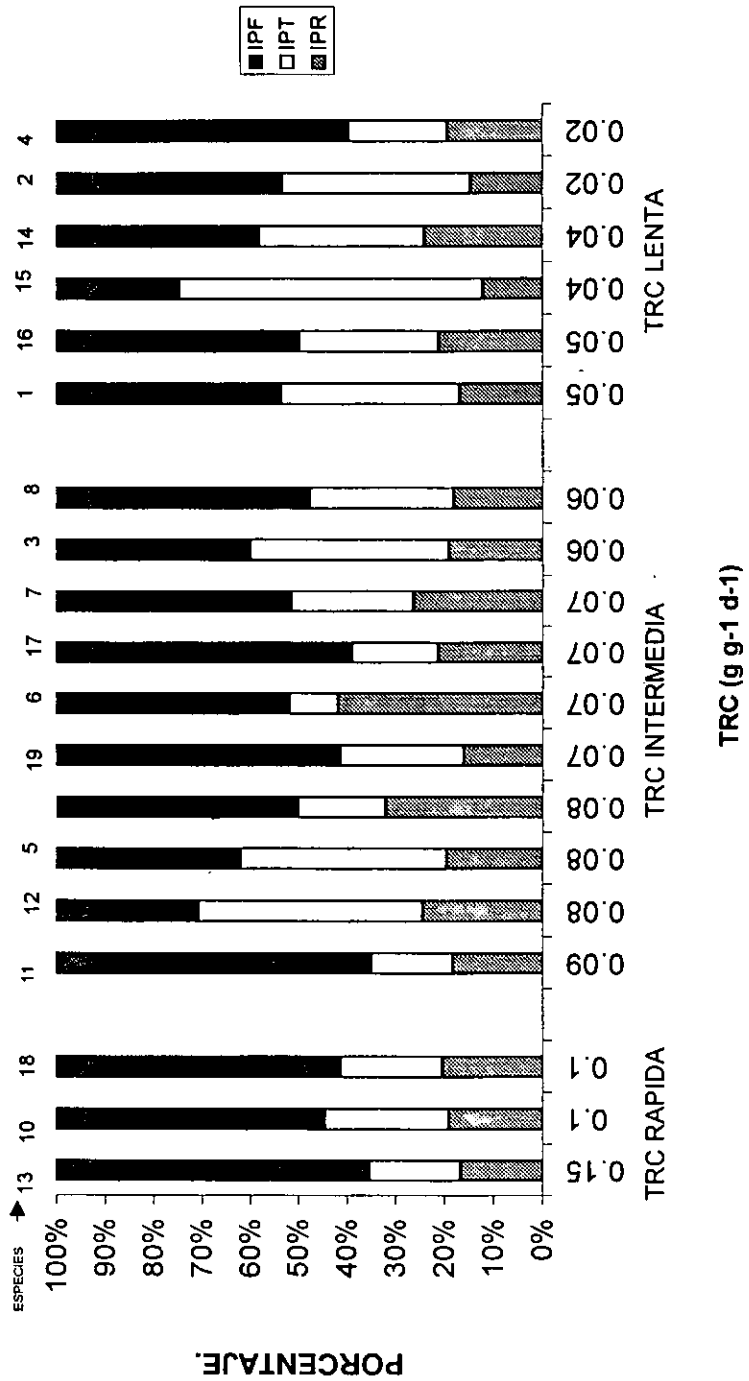
Una de las respuestas a la herbivoría que han sido sugeridas, es un aumento en el crecimiento de las hojas dañadas (Grime, 1982; McNaughton 1983 y Belsky, 1986). En este trabajo obtuvimos que sólo tres especies contrarrestan el daño produciendo un mayor número de hojas; estas son las mismas tres especies que presentaron una sobrecompensación, así que la biomasa producida como respuesta al daño se debe a un incremento significativo en el número de hojas producidas. Podemos decir que la herbivoría no modifica, en general, la producción de hojas en el resto de las especies. Por lo tanto, probablemente se presenta en nuestras especies, sobre todo en aquellas en las que se observó compensación, una respuesta a la herbivoría por medio de un aumento en el crecimiento de las hojas dañadas

Otras dos características importantes de las hojas que pueden modificarse con el daño son la proporción de área foliar por unidad de biomasa de toda la planta (PAF), y el grosor o la densidad de las hojas (AFE). Sin embargo en este caso, la defoliación no modificó ninguno de estos parámetros. Sólo en el caso de *Ipomoea wolcottiana*, el daño

foliar del 20% trajo como consecuencia que las hojas producidas después de la defoliación fueran más delgadas.

La distribución de biomasa hacia la parte aérea o subterránea (R/PA) tampoco se ve modificada por la herbivoría. El ser defoliadas no implica que las especies modifiquen su asignación de biomasa hacia la raíz o la parte aérea de la planta. Se ha sugerido que después del daño la asignación de biomasa hacia la raíz disminuye, su ramificación disminuye y su tamaño, en comparación con una planta no dañada, es menor (Harper, 1977; Grime, 1982 y Paige y Whitham, 1987). Overbeek (1966), McNaughton (1983) y McNaughton y Chapin (1985) por su parte, mencionan que la sobrecompensación de la parte aérea puede darse por una traslocación de la biomasa de la raíz hacia la parte aérea, teniendo como consecuencia una reducción en la biomasa de la raíz. En este estudio esto no sucedió; aún después del daño las plantas continuaron asignando la misma cantidad de biomasa hacia la raíz y ésta no disminuyó su tamaño. En general, podemos decir que la herbivoría no modifica los patrones de distribución de biomasa de las especies. Es decir, aunque las plantas sean defoliadas siguen asignando la misma cantidad de biomasa hacia las hojas, la raíz o el tallo. Esto se observa en los parámetros IPF, IPT e IPR, donde prácticamente no hay una modificación de los mismos entre plantas defoliadas y no defoliadas. Si bien esto parecería contradictorio por el hecho de que varias especies incrementaron o disminuyeron su biomasa, es importante recalcar que no se trata de cantidades fijas asignadas, sino de proporciones de un total de biomasa producida. En la figura 4 vemos cómo es esa asignación de acuerdo a la tasa de crecimiento de las especies. Vemos que no existe un patrón claro con respecto a la distribución de la biomasa, sino que hay un patrón muy heterogéneo que se debe posiblemente a características genéticas de las mismas especies.

Figura 4. ASIGNACION DE BIOMASA DE LAS ESPECIES HACIA HOJAS (IPF), TALLO (IPT) Y RAIZ (IPR), DE ACUERDO A SU TASA DE CRECIMIENTO (TRC). LOS DATOS CORRESPONDEN AL PERIODO DE LOS 30 A LOS 60 DIAS DE CRECIMIENTO EN EL TRATAMIENTO CONTROL.



McNaughton (1983) y Belsky (1986) mencionan que el crecimiento compensatorio se debe a una serie de cambios fisiológicos que las plantas manifiestan al ser dañadas. Uno de estos cambios es un incremento en la tasa fotosintética del tejido residual, es decir, de las hojas dañadas. Si bien en nuestro estudio no se realizó ningún tipo de medición que nos reflejara directamente esta situación, contamos con un parámetro que indirectamente nos da una idea de cómo se comporta la tasa fotosintética en las plantas dañadas y no dañadas. Este parámetro es la tasa de asimilación neta (TAN); la cual nos muestra la capacidad de la planta para producir biomasa a partir de la unidad de área foliar por unidad de tiempo; la producción de carbohidratos en las hojas es el resultado del proceso fotosintético. El daño foliar modifica la TAN de pocas especies (7), en la mayoría de las cuales (6) provoca un incremento. Esto parece coincidir con lo dicho por McNaughton (1983) y Belsky (1986), que afirman que la tasa fotosintética de la planta aumenta al ser dañada. Es interesante el hecho de que aquellas especies que produjeron más hojas como respuesta al daño, sean también las que incrementan su tasa fotosintética. Esto indicaría que la planta se vuelve más eficiente, porque al incrementar su tasa fotosintética puede producir un mayor número de hojas, lo cual se ve reflejado en una mayor producción de fotosintatos y en general en un aumento en la tasa de crecimiento. Podemos decir entonces que a estas especies la herbivoría les trae beneficios, o bien, que su capacidad de respuesta es alta y logran anular el daño recibido. Con lo dicho anteriormente podemos apoyar la teoría de que; si las plantas, al ser dañadas, pueden incrementar su tasa fotosintética entonces las hojas funcionan generalmente por debajo de su capacidad y pueden ser estimuladas por la defoliación (Harper, 1977).

También se presentaron en este trabajo especies que no incrementan el número de hojas y sólo incrementan su TAN. Esto sugiere que estas especies contrarrestan el daño

solo incrementando la tasa fotosintética del tejido residual (hojas que fueron dañadas); es decir, sólo le sacan más provecho a las hojas que ya poseen y no invierten en producir más. Esto se puede deber a que no necesitan producir más hojas ya que con las que poseen pueden neutralizar el daño; o que éste les causó tales consecuencias que ya no pueden producir más hojas y lo único que les resta es incrementar la tasa fotosintética de las que ya poseían.

Es de llamar la atención que los porcentajes de herbivoría reportados anteriormente tanto del sitio de estudio como de otros ecosistemas sean muy similares (Janzen, 1981; Johnstone, 1981; Dirzo, 1987; Nuñez-Farfán y Dirzo, 1988; Coley, 1990; Oyama *et al*, 1994; Dirzo y Domínguez, 1995 y Filip *et al*, 1995). El promedio se encuentra entre un cero y un 15% de área foliar perdida, por lo que consideramos que los porcentajes utilizados en este estudio bien pueden reflejar lo que sucedería en condiciones naturales. Podemos sugerir que el beneficio que reciben las plantas al ser comidas también beneficia a los herbívoros. La planta al compensar el daño se vuelve tan o más fuerte que si no hubiera sufrido daño, por tanto, los herbívoros satisfacen sus necesidades sin dañar a las plantas, lo cual sugiere que la relación planta-herbívoro es benéfica para ambos. Posiblemente dicha relación se ha desarrollado como una coevolución entre plantas y herbívoros de la cual ambos se benefician mutuamente. El herbívoro sólo come lo necesario para que la planta no se vea afectada, se recupere y siga creciendo para seguir siendo la fuente de alimento del herbívoro. Belsky (1986) considera que esta coevolución ha llegado a tal grado que la ejemplifica mencionando que cuando el pastoreo (ramoneo) es eliminado de las comunidades naturales algunas especies de pastos pueden ser eliminadas.

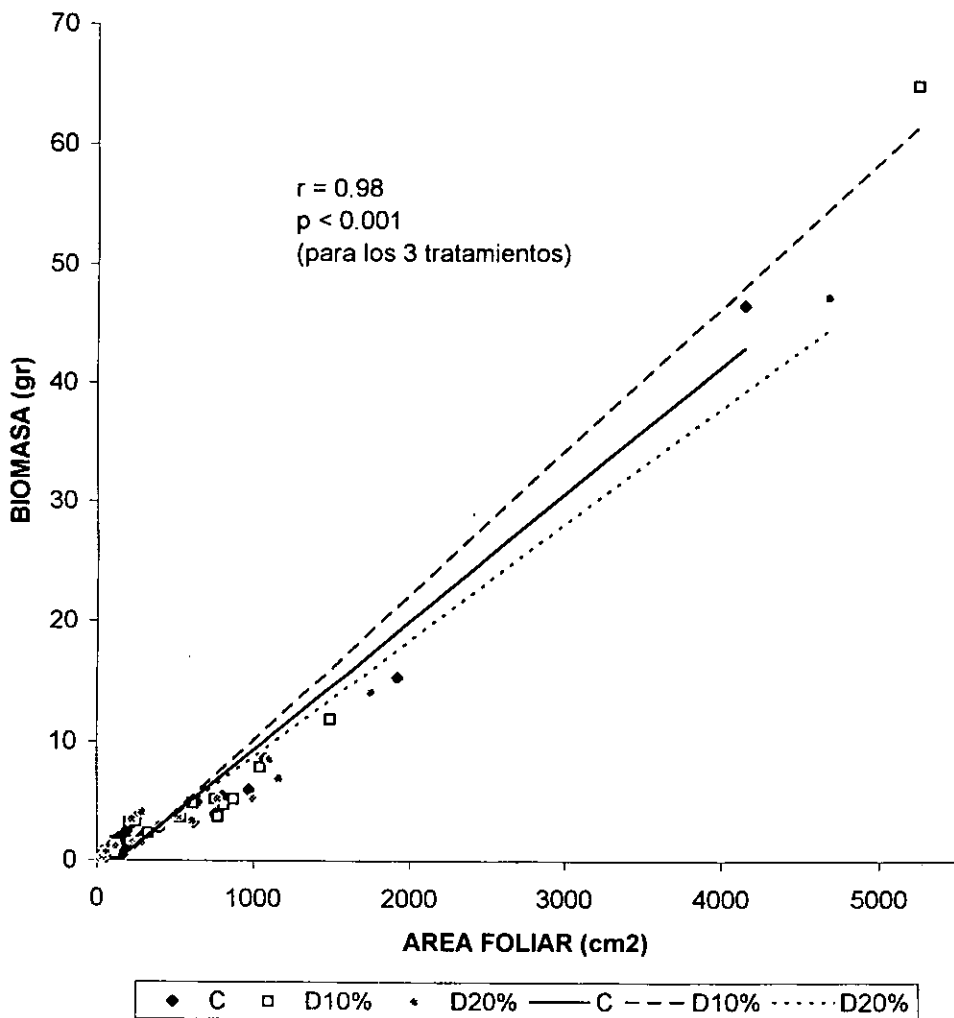
Aunque los porcentajes de herbivoría están calculados con base en individuos adultos, decidimos aplicarlos a plántulas porque para este estadio de la planta no se

encontraron datos que reflejaran esta situación. Con los resultados obtenidos podemos ver que no hay diferencias en la respuesta a una defoliación del 10% o del 20%. En lo que respecta al crecimiento compensatorio, la mayoría de las especies (15 de 19) presentaron una respuesta similar en los dos porcentajes de defoliación. Parece ser que la diferencia entre uno y otro no es significativa para las plántulas. Esto puede deberse a que aunque un porcentaje de defoliación es el doble del otro, ambos representan un bajo porcentaje, probablemente una respuesta diferente pudo haberse encontrado si los porcentajes hubieran sido más grandes, por ejemplo un 50% o un 75%. En cuanto a la tasa de crecimiento pocas especies mostraron diferencias entre un porcentaje y otro. Estas especies han sido reportadas como de rápido crecimiento lo cual sugiere que estas especies son capaces de percibir la diferencia entre un 10% y 20% de defoliación, no así las de crecimiento rápido y lento.

Se ha creado una teoría de la relación existente entre los parámetros que nos indican como es el crecimiento de una planta (Causton y Venus, 1981; Hunt, 1982 y 1990). De las relaciones que obtuvimos mediante los análisis de correlación podemos decir lo siguiente. Existe una relación directa entre el área foliar y la biomasa de las especies (Figura 5). Esta tendencia también fue encontrada por Huante *et al* (1995) y Huante (1996). Esto nos indica que la parte más importante de una planta y el lugar donde se concentra la mayor parte de su biomasa, son sus hojas; esto es lógico si pensamos que es ahí donde la planta realiza los procesos fisiológicos mediante los cuales produce los fotosintatos, los cuales son posteriormente distribuidos a toda la planta. Estos procesos fisiológicos llevan como consecuencia un crecimiento en la planta.

Se ha propuesto que una variable importante para determinar la tasa relativa de crecimiento (TRC) de una planta es el peso de su semilla. Varios estudios han

FIGURA 5. RELACION ENTRE EL AREA FOLIAR Y LA BIOMASA DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.



documentado la existencia de una relación inversa entre estos parámetros (Grime, 1979; Fenner, 1983; Gross, 1984; Shipley *et al*, 1989; y Shipley y Peters, 1990). En este trabajo dicha relación existe; sin embargo, esta relación es débil ya que los coeficientes de correlación son bajos (Figura 6). Un claro ejemplo de ésta situación es *Lagrezia monosperma*, esta especie posee una semilla muy pequeña (0.14 mg) y presentó la TRC más rápida de todas las especies ($0.166 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$). Esto puede deberse a que ésta y otras especies con semillas pequeñas, no pueden depender tanto de sus cotiledones, porque son muy pequeños, por lo cual a partir de su germinación inmediatamente se disponen a crecer rápidamente para poder capturar nutrientes.

Otros parámetros que nos determinan el comportamiento de la TRC son precisamente sus dos componentes: la tasa de asimilación neta (TAN) y la proporción de área foliar (PAF) (Evans, 1972). La TRC es el resultado del producto de la PAF y la TAN (Lambers y Poorter, 1992). Por ello se esperaría obtener una relación directa entre la TRC y sus dos componentes; en este trabajo se presenta esa relación (Figuras 7 y 8). De esto podemos decir que las plantas de crecimiento lento poseen bajas tasas de asimilación así como una baja producción de área foliar por unidad de biomasa total (PAF); por su parte las especies de crecimiento rápido presentan tasas de asimilación y producción de área foliar altas. Esto puede estar relacionado con el hecho de que las plantas con una TRC lenta tienen bajas tasas de recambio, es decir, sus hojas son muy longevas. Lo contrario sucede con las plantas que crecen rápidamente.

Del mismo modo que la TRC, la PAF esta formada por dos componentes: el área foliar específica (AFE) y el índice del peso foliar (IPF) (Lambers y Poorter, 1992). Una vez más el producto de éstos tiene como resultado a la PAF, y una vez más la relación que se espera es directa. En nuestra investigación encontramos que efectivamente existe una

FIGURA 6. RELACION ENTRE LA TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO (TRC) Y EL PESO DE LA SEMILLA DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

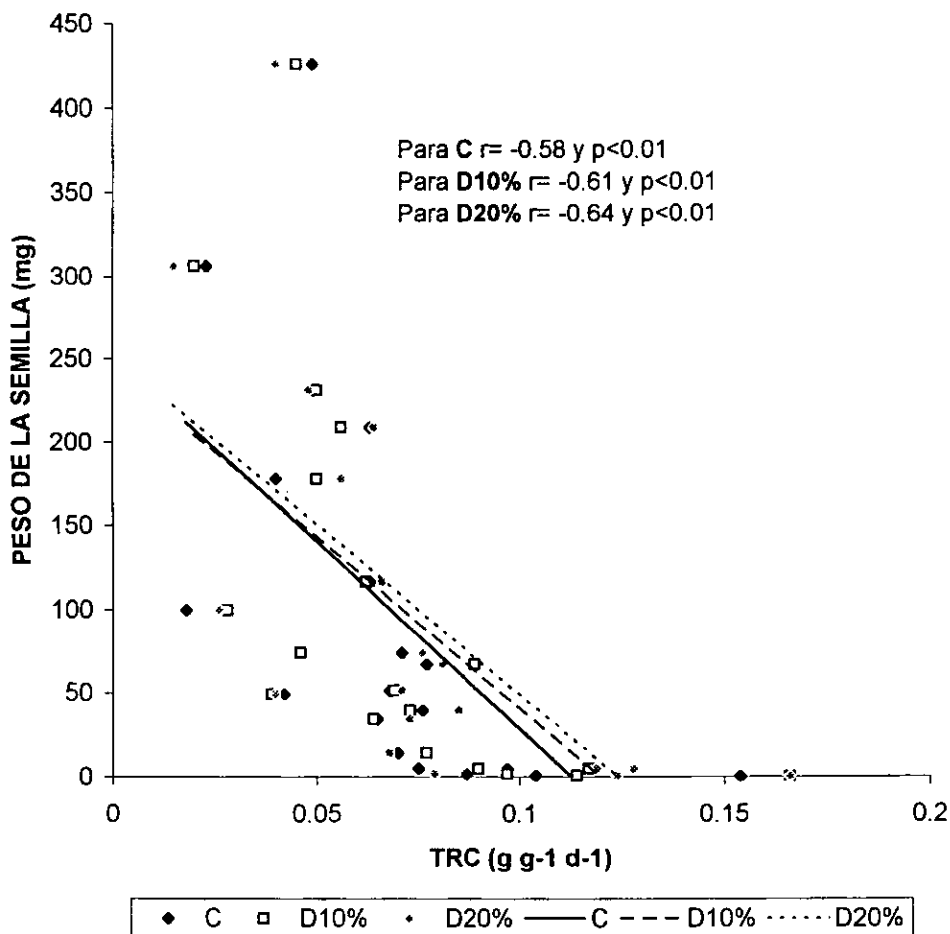


FIGURA 7. RELACION ENTRE LA TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO (TRC) Y LA DE ASIMILACION NETA (TAN) DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

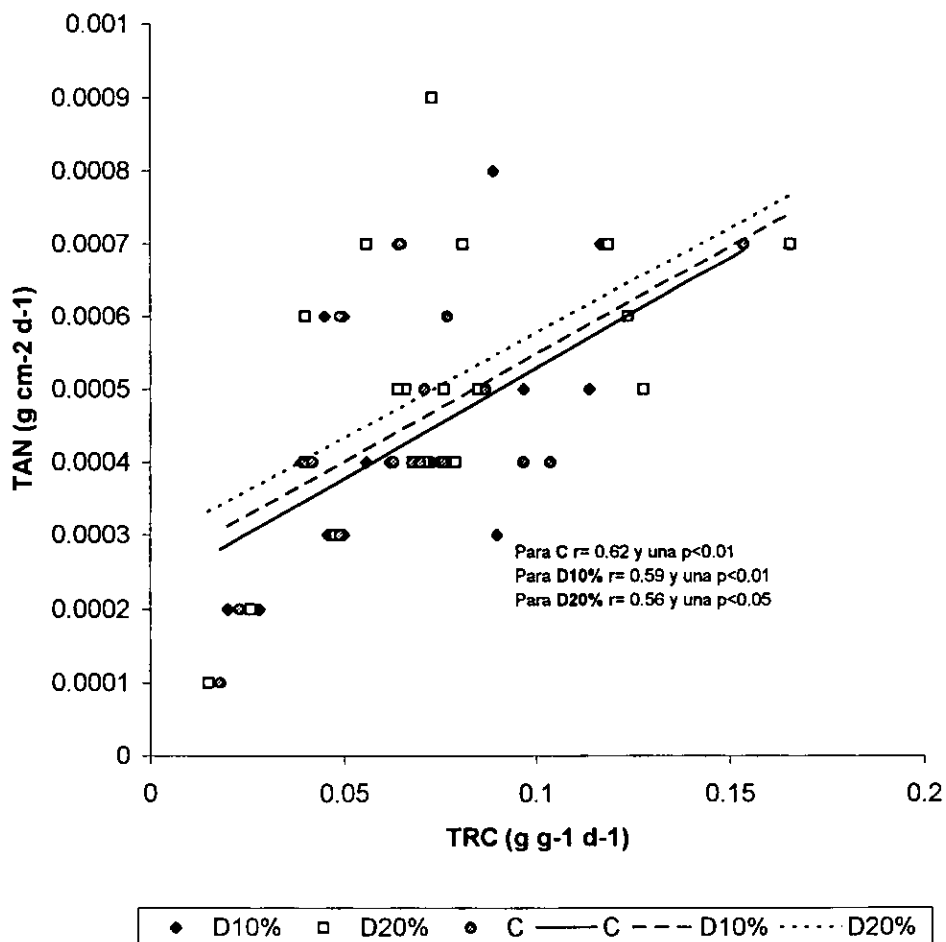
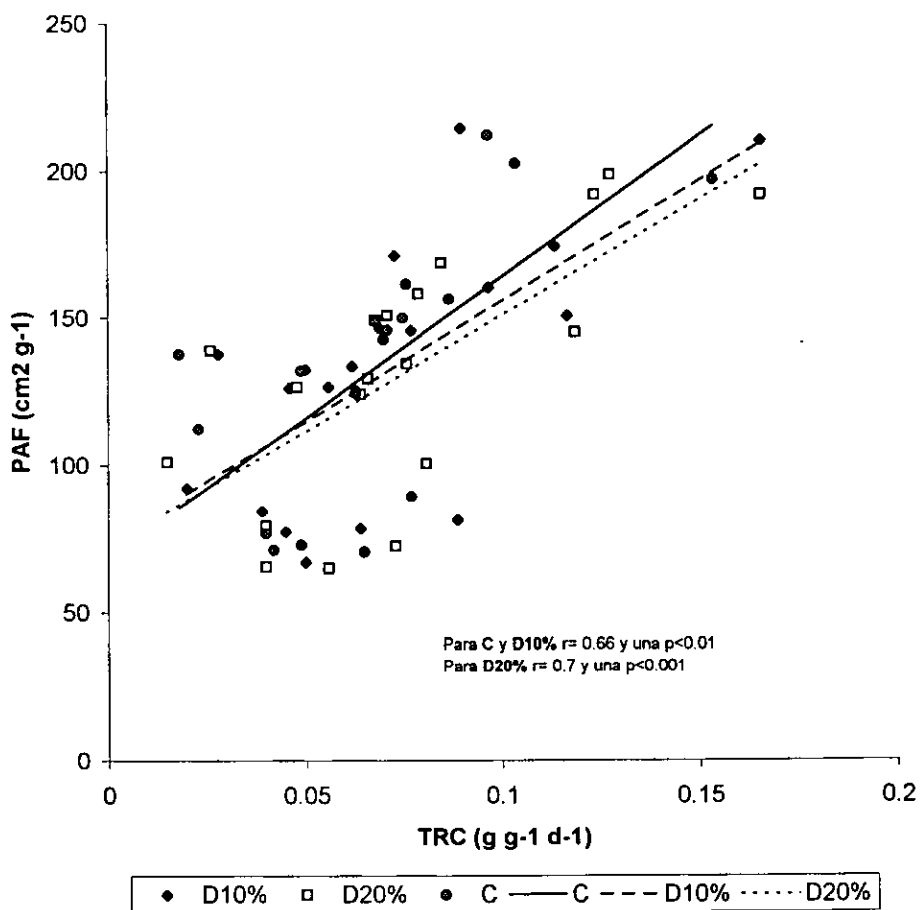


FIGURA 8. RELACION ENTRE LA TRC Y LA PROPORCION DE AREA FOLIAR (PAF) DE LAS ESPECIES.



relación directa entre estos parámetros (Figuras 9 y 10), esta misma relación fue reportada también por Huante *et al* (1995). Las especies muestran la tendencia de que a mayor producción de área foliar por unidad de biomasa total (PAF) hay una mayor asignación de biomasa hacia las hojas (IPF) y éstas son más delgadas (AFE). Como en esta investigación el tratamiento consistió en una defoliación, esperábamos que esta relación fuera aún mas marcada (altos coeficientes de correlación). Se esperaba que al ser defoliadas las plantas, la asignación hacia las hojas fuera mayor (IPF) al mismo tiempo que la producción de área foliar por unidad de biomasa (PAF) aumentara, sin embargo no fue así. Si bien la relación existe, ésta no es fuerte porque los coeficientes de correlación son bajos (Tabla 8). No podemos decir que la defoliación modifica esta relación, porque aunque los coeficientes de correlación de los tratamientos defoliados son diferentes a los del control, la diferencia es muy escasa.

Huante *et al* (1995), mencionan que la relación existente entre el IPF, el índice del peso del tallo (IPT) y el del peso de la raíz (IPR), debe ser negativa dado que la suma de los tres índices debe ser igual a uno. En nuestro caso sólo se presentó la relación negativa entre el IPF y el IPT (Figura 11). Esto nos indica que las especies aumentan la cantidad de biomasa asignada a las hojas a costa de la biomasa del tallo y no de la raíz. Esto podría estar apoyado por la relación existente entre el IPT y el IPR; donde se muestra que la asignación hacia la raíz no varía aunque la cantidad de biomasa asignada al tallo si lo hace (Figura 12). Esto indica que la asignación hacia la parte aérea depende de sus dos componentes; el tallo y las hojas y no de la parte subterránea, la raíz.

El crecimiento de una planta está determinado por el potencial genético heredado y por la influencia del medio ambiente (Huante, 1992). Por ello es difícil generalizar y extrapolar los resultados obtenidos en este experimento a condiciones naturales. En

condiciones naturales las plantas están sujetas a una serie de presiones como la cantidad y calidad de nutrimentos disponibles en el suelo, la cantidad de luz, agua, espacio y desde luego la presión que ejercen los animales en su interacción con las plantas, y la competencia con el resto de las plantas por los elementos ya mencionados.

Belsky (1986) menciona a este respecto, que las condiciones ambientales son sumamente complicadas por lo que la sobrecompensación sólo ha sido probada en condiciones experimentales controladas y en campos de cultivo. Si bien la sobrecompensación es un beneficio para las plantas a causa de la herbivoría, se dice que no hay evidencia convincente acerca de que la herbivoría incremente la adecuación de las plantas en condiciones naturales (Paige y Whitham, 1987).

Creemos que en condiciones naturales las predicciones sobre el comportamiento de las especies con respecto a la herbivoría se cumplen (Coley, 1983 y 1987; Grime, 1982). Es decir, las especies de lento crecimiento responden de manera más lenta a la herbivoría, y por lo tanto se ven más perjudicadas. En condiciones controladas hemos visto que esto no sucede, sin embargo, en condiciones naturales la situación podría ser diferente. Se ha sugerido que los niveles de defoliación encontrados normalmente en plántulas de Los Tuxtlas, Ver., pueden tener un profundo impacto demográfico (mortalidad y reducción de crecimiento) si actúan en conjunto con otras variables de la selva ("estrés" lumínico y densidad de individuos) (Zagorín, 1983). El daño en la naturaleza no es puntual (en un determinado momento) como fue hecho en esta investigación, si no que es continuo; esto puede ocasionar que junto con la tardanza a la respuesta de una planta de lento crecimiento, se incremente constantemente el daño y la planta no sea ya capaz de recuperarse de éste. Contrariamente, la pronta respuesta de las plantas con TRC rápidas a la defoliación, hace que aunque ésta sea continua, su efecto sea menos perjudicial para la planta.

FIGURA 9. RELACION ENTRE LA PROPORCION DE AREA FOLIAR (PAF) Y EL AREA FOLIAR ESPECIFICA (AFE) DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

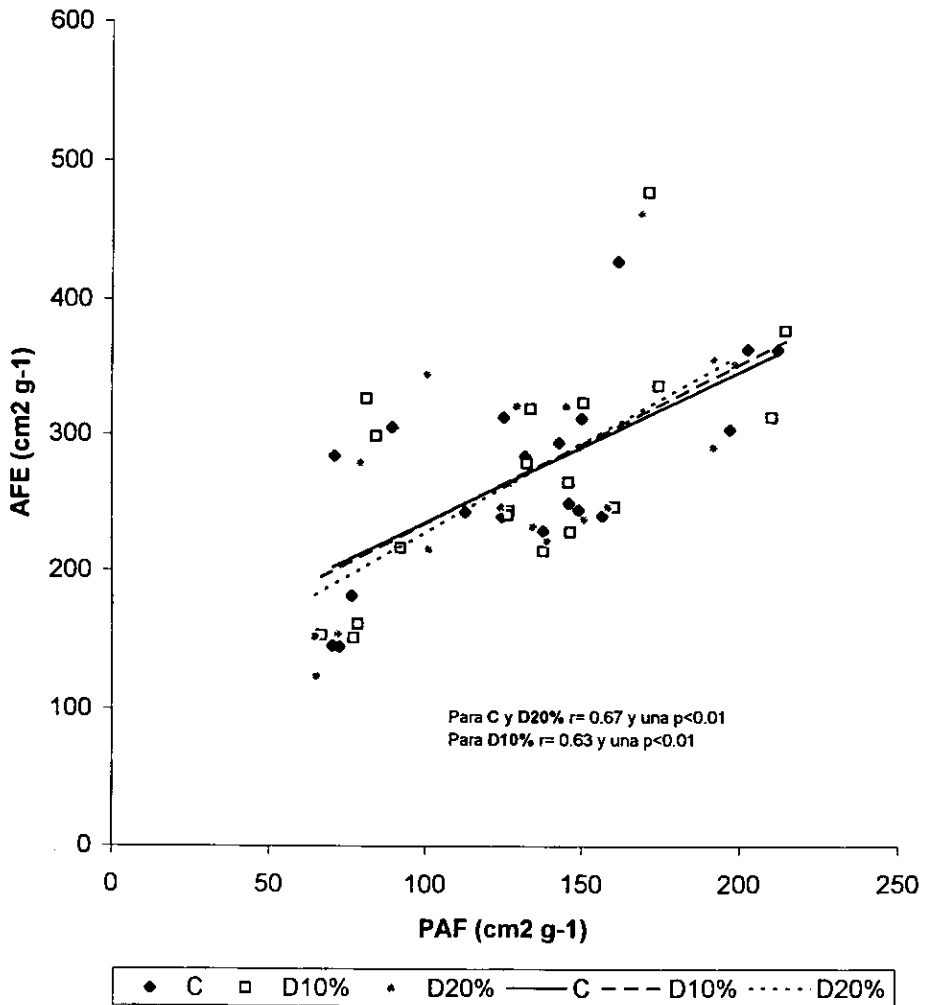


FIGURA 10. RELACION ENTRE LA PROPORCION DE AREA FOLIAR (PAF) Y EL INDICE DEL PESO FOLIAR (IPF) DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

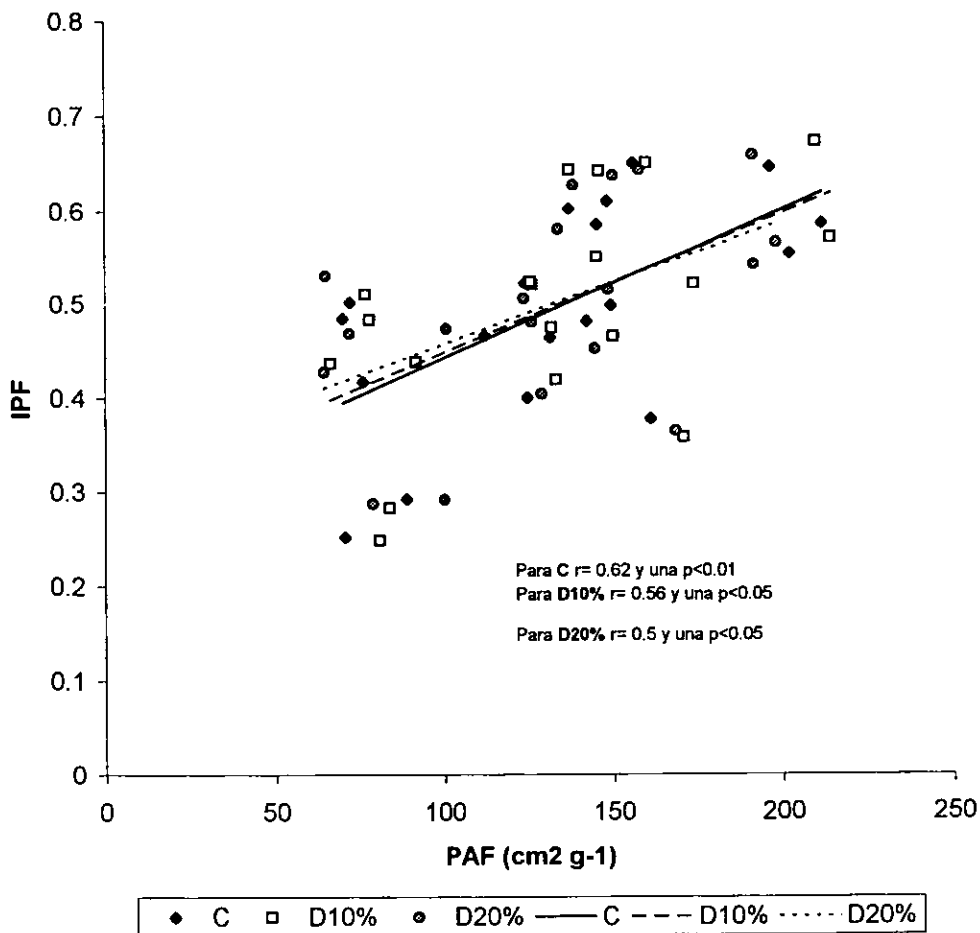


FIGURA 11. RELACION ENTRE EL INDICE DEL PESO FOLIAR (IPF) Y EL INDICE DEL PESO DEL TALLO (IPT).

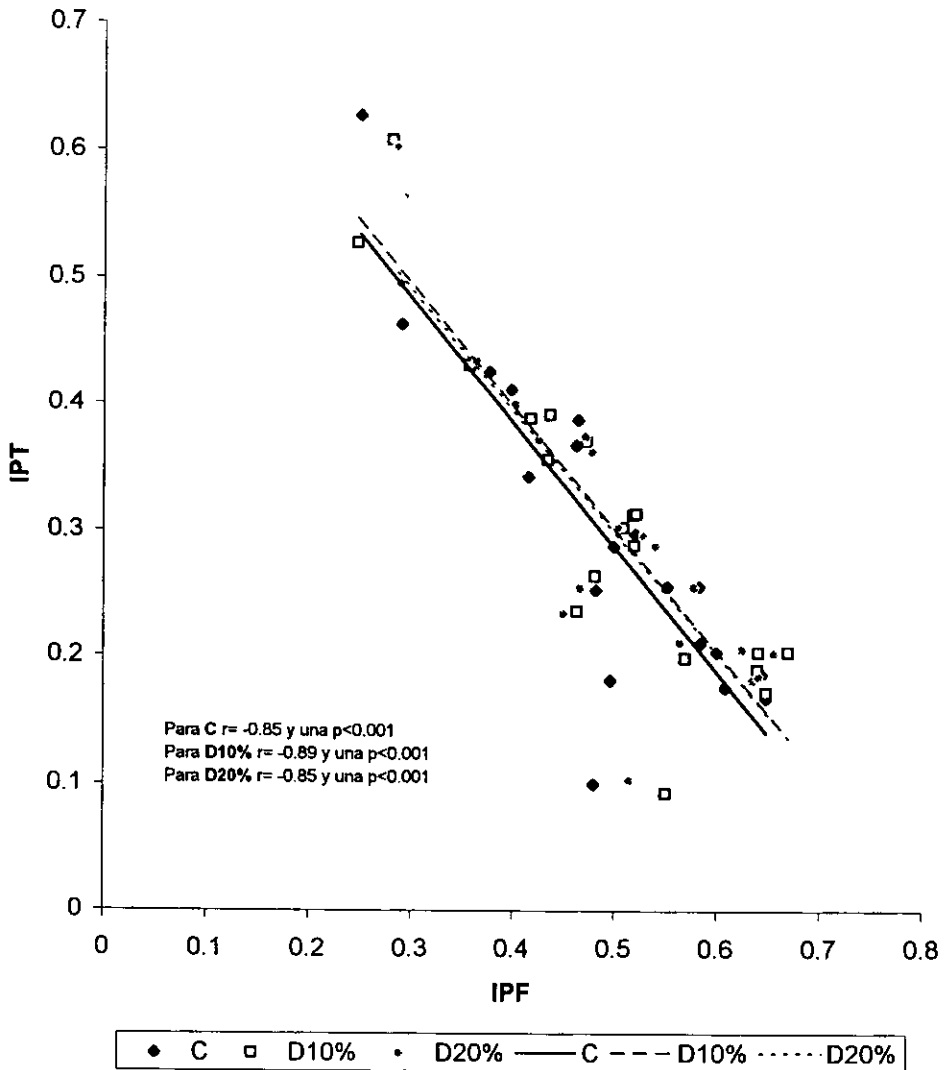
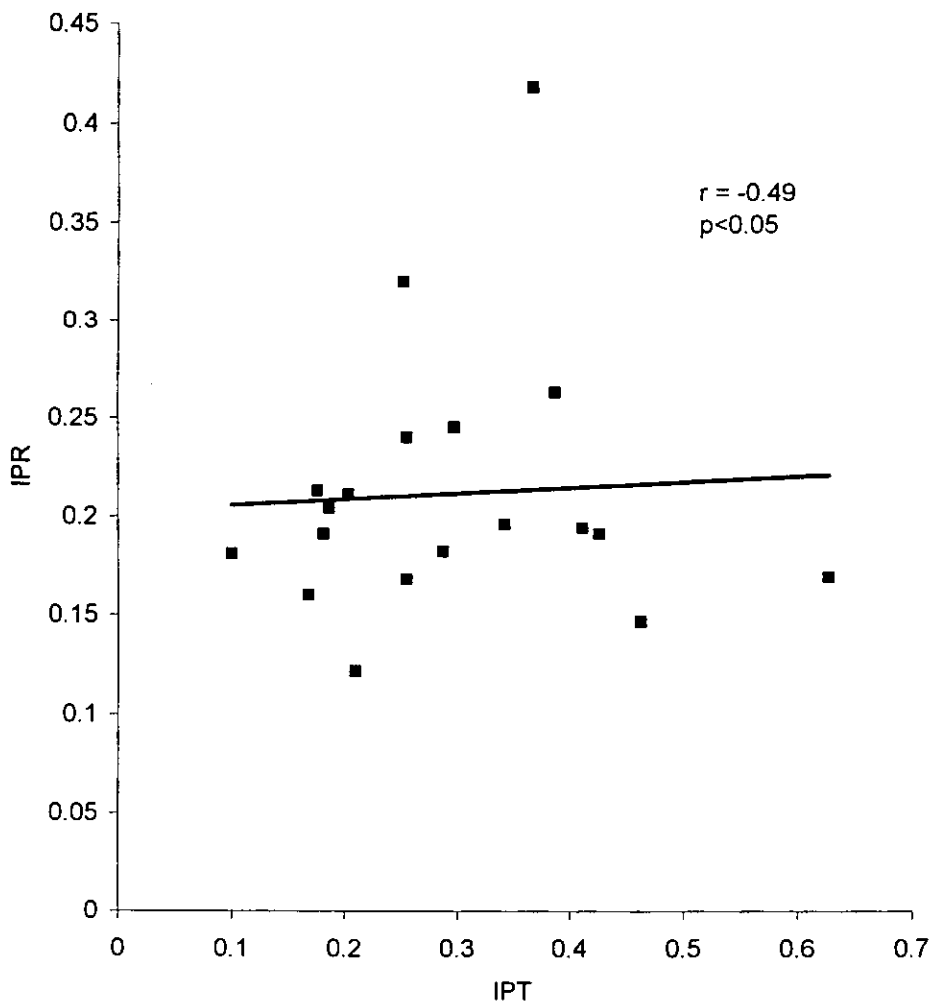


FIGURA 12. RELACION ENTRE EL INDICE DEL PESO DEL TALLO (IPT) Y EL DEL PESO DE LA RAIZ (IPR) DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS EN EL TRATAMIENTO CONTROL.



Sin embargo, existe la posibilidad de que las condiciones ambientales sean favorables y desfavorables para especies con TRC lentas y rápidas, respectivamente. Es decir, que una planta de lento crecimiento se encuentre en un lugar con suficientes nutrientes, agua, luz, espacio, y que la competencia con otras plantas por esos recursos no sea tan intensa. En dado caso, las respuestas podrían variar y posiblemente quien saldría victoriosa de la defoliación sería la especie que crece lento y no la de rápido crecimiento.

- Creemos que las respuestas hacia la herbivoría en condiciones naturales tendrían ciertas tendencias, las cuales no solo dependen de la planta misma sino también de todos los organismos que con ella se relacionan y de los recursos disponibles y limitantes en el medio.

No se sabe aún a ciencia cierta como es el fenómeno de la herbivoría en plántulas bajo condiciones naturales de la Selva Baja Caducifolia de Chamela. Se desconoce cual es el índice de mortalidad que produce, cual es el porcentaje de área foliar que pierden las plántulas, y como son las respuestas de éstas hacia el daño. Por ello nuestro trabajo es importante pero debe continuar con la investigación de cuestiones como las ya mencionadas.

V. CONCLUSIONES.

Las especies evaluadas presentaron los tres tipos de crecimiento compensatorio. Tres especies presentaron una sobrecompensación, 14 una compensación exacta y dos una subcompensación.

El tipo de crecimiento compensatorio no está relacionado con la tasa de crecimiento de las especies.

Las especies que sobrecompensan tienen como estrategia incrementar el número de hojas para de esta manera incrementar su biomasa. .

Las especies que compensan de manera exacta no incrementan el número de hojas, incrementan su biomasa al continuar el crecimiento del tejido residual (hojas dañadas).

La sobrecompensación conlleva a un incremento en la tasa de crecimiento, así como la subcompensación conlleva a un decremento de la misma.

La herbivoría no modifica los patrones de distribución de biomasa total hacia las hojas, el tallo o la raíz de las diferentes especies en estado de plántula.

En la mayoría de las especies no hay diferencias en la respuesta a una defoliación del 10% y una del 20%.

VI. LITERATURA CITADA.

- Belsky, A.J. (1986) Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127(6): 870-892.
- Brown, V. K. y Gance, A. C. (1990) Insect herbivory below-ground. *Advances in Ecological Research* 20:1-58.
- Bullock, S. H. (1986) Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives of Meteorology, Geophysics and Bioclimatology* 36: 297-316.
- Causton, D. R. y J. C. Venus. (1981) *The biometry of plant growth*. Edward Arnold, Londres. 307 pp.
- Chew, R. M. y A. E. Chew. (1970) Energy relationships of the mammals of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community. *Ecological Monographs* 40:1-21.
- Chew, F. S. y J. E. Rodman (1979) Plant resources for chemical defense. Págs. 271-307. En G. A. Rosenthal y D. H. Janzen, eds. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, Nueva York, USA.
- Coley, P. D. (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53 (2): 209-233.
- Coley, P. D. (1987) Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat and rate of disturbance. *New Phytologist* 106(suppl): 251-263.
- Coley, P. D. (1990) Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. Págs. 191-200. En E. G. Leigh, R. A. Stanley y D. M. Windson, eds. *Ecología de un bosque tropical*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama.
- Dirzo, R. (1987) Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en los Tuxtlas, Veracruz.

Revista de Biología Tropical 34: 119-131.

-Dirzo, R. y Domínguez C. (1995) Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. Págs. 304-325. En S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press.

-Domínguez, C.A. (1990) Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo de *Erythroxylum havanense* Jacq. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM, México.

-Evans, G. C. (1972) *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

-Feeny, P. P. (1976) Plant apparency and chemical defense. Págs. 1-40. En J. Wallace y R. L. Mansell, eds. *Biochemical interactions between plants and insects*. Recent Advances in Phytochemistry. Volumen 10. Plenum Press, Nueva York, USA.

-Fenner, B. M. (1983) Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of compositae. *New Phytologist* 95: 697-706

-Filip, V., Dirzo, R., Maass, J.M. y J. Sarukhán. (1995) Within and among year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27(1): 78-86.

-García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. (1991) Pattern of rainfall distribution in the central pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73 A: 179-186.

-García-Oliva, F., J. M. Maass, y L. Galicia. (1995) Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the pacific coast of Mexico. *American Meteorological Society* 34: 2491-2498.

-Grime, J. P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Ed. John Wiley y Sons. Gran

Bretaña. 222 pp.

-Grime, J. P. (1982) *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. Ed. Limusa, México. 291 pp.

-Grime, J. P., Crick, J. C. y Rincón, J. E. (1986) The ecological significance of plasticity. En Jennings, D. H. y A. J. Trewavas eds. *Plasticity in plants*. The company of biologists limited, University of Cambridge, Inglaterra.

-Gross, K. L. (1984) Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72: 369-387.

-Harper, J. L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, Londres. 892 pp.

-Huante, P. P. (1992) Mecanismos de captura de recursos en plántulas de la selva baja caducifolia en chamela, Jalisco. Tesis de maestría. Facultad de ciencias, UNAM.

-Huante, P., E. Rincón y M. Gavito. (1992) Root system analysis of seedlings of seven tree species from a tropical dry forest in Mexico. *Trees* 6: 77-82.

-Huante, P., E. Rincón y E. B. Allen. (1993) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhiza* 2:141-145.

-Huante, P., E. Rincón y F. S. Chapin III. (1995) Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional ecology* 9: 760-766.

-Huante, P., E. Rincón y I. Acosta. (1995) Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9: 849-858.

-Huante, P. (1996) Plasticidad, disponibilidad de recursos y crecimiento en plántulas de la selva baja caducifolia de chamela, Jalisco: un enfoque experimental. Tesis doctoral. Centro

de Ecología, UNAM, México.

-Hunt, R. (1982) *Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis.*

Edward Arnold, Londres. 248 pp.

-Hunt, R. (1990) *Basic Growth Analysis.* Unwin Hyman Ltd, Londres. 112 pp.

-Janzen, D. H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests.

American Naturalist. 104: 501-528.

-Janzen, D. H. (1976) Reduction of *Mucuna andreana* seedling fitness by artificial seed damage. Ecology 57: 826-28.

-Janzen, D. H. (1981) Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. Biotropica 13:

271-282.

-Johnstone, I. M. (1981) Consumption of leaves by herbivores in mixed mangrove stands.

Biotropica 13 (4): 252-259.

-Lambers, H. y Poorter, H. (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants:

a search for physiological causes and ecological consequences. Advances in Ecological Research 23: 187-261.

-Lott, E. J. (1993) Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region,

Jalisco México. California Academy of Sciences 148: 1-60.

-Lott, E. J., Bullock, S. H. y Solís-Magallanes, J. A. (1987) Floristic diversity and structure

of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. Biotropica 19: 228-235.

-Mahmoud, A. (1973) A laboratory approach to ecological studies of the grasses

Arrhenatherum elatius (L) Beauv. ex J. y C. Presl, *Agrostis tenuis* Sibth. y *Festuca ovina* L.

Ph D. Thesis. University of Sheffield. Inglaterra.

-Mariano, N. A. y R. Dirzo. (1996) Effects of herbivory on male and female components of

- reproduction in *Cucurbita argyrosperma ssp sororia*. En *Supplement to bulletin of the Ecological Society of America*. Annual Combined Meeting Providence, Rhode Island. 77(3).
- Mattson, W. J. (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst* 11:119-161.
- McNaughton, S. J. (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S. J. y F. S. Chapin III (1985) Effects of phosphorus nutrition and defoliation on C4 graminoids from the Serengeti plains. *Ecology* 66: 1617-1629.
- Maschinski, J. y Whitham, T. G. (1989) The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist* 134: 1-19.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. (1985) Herbivoría y sucesión en una selva alta perennifolia. Págs. 316-332. En A. Gomez-Pompa y S. del Amo R., eds. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol III. INIREB. Xalapa, Veracruz, México.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. (1988) Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a mexican tropical forest. *Oikos* 51: 274-284.
- Overbeek, J van. (1966) Plant hormones and regulators. *Science (Wash., D. C.)* 152: 721-731.
- Oyama, K., Cano-Santana, Z. y S. Careaga. (1994) Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en "El Pedregal" de San Angel, D.F. Págs. 302-311. En: *Reserva ecológica "El Pedregal" de San Angel; ecología, historia natural y manejo*. (Ariel Rojo, compilador). UNAM. México.

- Paige, K. N. y T. G. Whitham (1987) Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129 (3): 407-416.
- Pianka, E. R. (1978) *Evolutionary ecology*. Harper y Row. USA. 397 pp.
- Rincón, E. y P. Huante. (1988) Análisis de crecimiento de plántulas de *Apoplanesia paniculata* y *Celaenodendron mexicanum*. *Phytologia* 65: 174-183.
- Rincón, E. y P. Huante. (1993) Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7: 202-207.
- Rincón, E. y P. Huante. (1994) Influence of mineral nutrient availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest. *Trees* 9: 93-97.
- Rockwood, L. L. (1973) The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54: 1363-69.
- Schierenbeck, K. A., N. M. Richard y R. S. Rebecca (1994) Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology* 75(6):1661-1672.
- Shipley, B., Keddy, P. A., Moore D. R. J. y Lemky, K. (1989) Regeneration and establishment strategies of emergent macrophytes. *Journal of Ecology* 77: 1093-1110.
- Shipley, B. y Peters, R. H. (1990) The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. *Functional Ecology* 4: 523-529.
- Stanton, N. (1975) Herbivore pressure on two types of tropical forests. *Biotropica* 7:8-11.
- Zagorín, H. B. (1983) Sobre la reducción de la adecuación de plántulas tropicales por herbivoría: una evaluación experimental. Tesis. Ins. Inves. Biomédicas. UNAM. México, D.F.
- Zar, J. H. (1984) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.