



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Respuestas ecológicas y fisiológicas de plantas pioneras y tolerantes a la defoliación en La Selva Lacandona, Chis., México

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:

NÉLIDA BARAJAS ACOSTA



Director de Tesis: Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

México, D.F.

1998



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

268187



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Respuestas ecológicas y fisiológicas de plantas pioneras y tolerantes
a la defoliación en la Selva Lacandona, Chis. México"

realizado por BARAJAS ACOSTA NELIDA

con número de cuenta 9052203-9 , pasante de la carrera de BIOLOGIA

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

DR. RODOLFO DIRZO MINJAREZ

Propietario

BIOL. RICARDO ALFONSO FRIAS LOPEZ

Propietario

DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCIA

Suplente

DR. ZENON CANO SANTANA

Suplente

M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

DR. EDNA MARÍA SUAREZ DIAZ

Edna M. Suarez

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

Para mi mamá y mi papá

**Cuando todo este a oscuras y la luna sea la única luz visible, no tendré
miedo si estás a mi lado.**

A mis amiga Paola Martínez, y a mi prima (casi hermana) Paulette Jonguitud , con quien compartí todas mis aventuras.

A Estela Ruiz por no dejar nunca que me perdiera en el camino, y motivarme siempre a seguir adelante.

A Nélida Acosta (Ney) por siempre estar ahí.

A mi Mamá Mosona por su cariño.

A mis padres, Loul y Rubén, de quien siempre recibí todo el apoyo, y quienes me enseñaron siempre que la mejor recompensa en la vida es el trabajo, y más aún cuando lo haces de corazón; que mientras más lo ames, más frutos te dará y que es mejor recoger los frutos con la persona que amas.

A mis hermanos, Rubén por su idealismo en construirme un vehículo para que pudiera trabajar en la selva; Aldo por haberme perdido tantas navajas de campo; Loul por su extraña manera de demostrar lo mucho que extrañaba cuando no estaba en casa (siempre tratando de rentar mi cuarto) y Porfirio, quien fue mi gran salvador en esos momentos difíciles.

A Antonio Solis, por haber crecido conmigo y ser parte de los cimientos de mi vida y por su manifiesto cariño.

Este estudio se realizó en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal del Instituto de Ecología de la UNAM y obtuvo su financiamiento de: el presupuesto operativo al Dr. Rodolfo Dirzo; El Pew Scholar Program a través del Dr. Rodolfo Dirzo.

AGRADECIMIENTOS.

Al Dr. Rodolfo Dirzo, por haber sido el promotor de mi desarrollo académico, una lindísima persona, que siempre tuvo tiempo para mostrarme las maravillas de la vida tropical, y ser un gran amigo, al que espero nunca defraudar.

A Ricardo Frías López, mi compañero de campo inseparable, mi amigo y mi profesor de Ecología. La primera persona que me mostró las selvas tropicales y le tocó ver mis constantes metamorfosis por los mosquitos.

A César Rodríguez, quien me permitió compartir una etapa de su vida, y quien soportó todas las constantes histerias en el desarrollo de esta tesis, la cual superamos juntos, pero sobre todo por su extraña forma de amar.

A mis sinodales que con tanta premura aceptaron revisar mi tesis. Al Dr. Francisco Espinosa, por su apoyo en los análisis químicos y por su paciencia; al Dr. Zenón Cano, por sus acertadas correcciones, por todos sus consejos y por haber sido tan amable de dedicar tanto tiempo a mi tesis; y a la M en C. Irene Pisanty, a quien le agradezco sus consejos, y motivación.

A mis compañeros de laboratorio que siempre participaron con apoyo moral o académico en el desarrollo de esta tesis. Muy particularmente a Raúl Alcalá por su grandísimo apoyo en los análisis estadísticos.

A mis compañeros de la Estación Biológica Chajul que hicieron mis estancias más placenteras, brindándome todas las facilidades, Santiago y Praxedis Sinaca, y particularmente a Manuel Villalobos (El Búho) quien fue quien cuidó de mis plantas y me ayudó en el trabajo de campo en todo momento.

Índice

I. Presentación	1
II. Introducción	5
Las selvas tropicales	6
Herbivoría	7
Defensa en plantas	10
Contra-defensa	12
Teorías de defensa	14
Metabolismo, defensa y crecimiento vegetal	17
III. Objetivo general e hipótesis	21
IV. Area de estudio	23
Localización	24
Geología y suelos	24
Hidrografía	25
Clima	27
Vegetación	27
V. Sistema de estudio	30
Las especies del estudio	31
Familia <i>Moraceae</i>	31
Familia <i>Rubiaceae</i>	32
Familia <i>Leguminosae</i>	33
VI. Efecto de la defoliación sobre el crecimiento individual	35
Introducción	36
Método	39
Resultados	43
Discusión	57
VII. Efectos de la defoliación en la demografía foliar	61
Introducción	62
Método	64
Resultados	65
Discusión	81
VIII. Discusión general	86
IX. Literatura citada	89

PRESENTACIÓN

PRESENTACIÓN

Hace más de 30 años Ehrlich y Raven (1965) desarrollaron un ensayo fundamental sobre los patrones de consumo de las angiospermas por parte de los lepidópteros. Este análisis constituyó un parteaguas en el campo de la ecología evolutiva con énfasis en las interacciones entre plantas y herbívoros. A partir de este estudio numerosos investigadores enfocaron esfuerzos para elucidar los detalles de los mecanismos de defensa de las plantas contra sus herbívoros y las presiones selectivas recíprocas de plantas y animales conducentes al proceso de la coevolución. Como resultado de ello, se han desarrollado teorías que tratan de explicar en detalle la diversidad de mecanismos de defensa química por parte de las plantas y el acoplamiento de los patrones de defensa, con una serie de atributos de los mismos, sobre todo los que se refieren a la historia de vida de las plantas (Rhoades y Cates 1976, Feeny 1976, McKey 1979, Coley *et al.* 1985). Entre las teorías predominantes destaca la que establece que la disponibilidad de recursos es el factor ambiental que determina la evolución de las tasas intrínsecas de crecimiento en las plantas (Coley *et al.* 1985). Como consecuencia de las tasas diferenciales de crecimiento, las plantas asignan recursos hacia la defensa antiherbívoros de manera diferencial, con base en el principio de asignación de recursos (Cody 1974).

Debido a su carácter englobador de principios ecológicos, y a su aplicabilidad evidente a los ecosistemas tropicales, caracterizados por ambientes de alta y baja disponibilidad de luz, la teoría de Coley *et al.* (1985) constituye un marco de referencia ideal para analizar diversos aspectos de la interacción planta-animal en las selvas tropicales. Desde la publicación, de este trabajo algunos componentes de la teoría de disponibilidad de

recursos han sido puestos a prueba en estudios empíricos, pero aún faltan estudios que verifiquen la aplicabilidad de la teoría. En el presente estudio, intento analizar algunos aspectos derivados de la teoría mediante el análisis de la respuesta de plantas tropicales de historias de vida contrastantes ante la herbivoría simulada experimentalmente.

Específicamente, intento analizar cómo especies pioneras y tolerantes dentro de una misma familia taxonómica responden a la defoliación en términos de su crecimiento a nivel individual y a nivel de demografía de módulos (representados por las hojas). En esencia, las especies pioneras, adaptadas a ambientes de alta luminosidad (esto es, abundancia de recursos) despliegan un crecimiento mayor que las especies tolerantes, adaptadas a ambientes de luminosidad limitada. Siguiendo los postulados de la teoría de disponibilidad de recursos, las especies pioneras, que hacen una inversión menor en recursos dedicados a la defensa antiherbivoría que las tolerantes, tendrán hojas menos defendidas y de menor valor por parte de las plantas (Coley *et al.* 1985, Howe y Westley 1988). Así, ante niveles comparables de herbivoría, se espera que el impacto sobre el desempeño de las plantas pioneras resulten menos marcado que en las tolerantes, cuyo tejido es costoso y de mayor valor a la planta. En este estudio exploro las respuestas a la defoliación en especies pioneras y tolerantes de una selva tropical en México, en términos de su crecimiento individual (altura y diámetro troncal), y de su dinámica foliar. Ante la dificultad de analizar estas predicciones en un ecosistema tan complejo como la selva tropical, mi enfoque ha sido el estudio de plantas en un jardín común, aplicando tratamientos de defoliación controlados experimentalmente. Además, dada la dificultad inherente a las comparaciones interespecíficas (especies pioneras vs. tolerantes en este caso), mi estudio involucra especies dentro de una misma familia. Específicamente, comparo tres pares de especies

pertenecientes a tres familias predominantes de las selvas tropicales y del sitio de estudio particular: Moraceae, Rubiaceae y Leguminosae.

En esta tesis reporto los resultados de mi investigación en dos capítulos, uno de los cuales se refiere al crecimiento individual y otro a la dinámica foliar. Además, presento un capítulo de antecedentes como preámbulo conceptual y que hará una descripción más detallada de los principales temas que inciden en mi estudio: la selva tropical, la herbivoría, las defensas de las plantas, y las teorías desarrolladas al respecto de la defensa antiherbívoros, enfatizando la teoría de disponibilidad de recursos que es la que analizo en este estudio.

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

Las selvas tropicales

Las selvas tropicales húmedas, conocidas también como bosques tropicales perennifolios, son los biomas terrestres más ricos y complejos de todas las asociaciones vegetales, ya que mantienen entre la mitad y tres cuartas partes del total de especies del planeta (Wilson 1989). Su distribución geográfica está restringida prácticamente a las zonas intertropicales del planeta, y México marca el extremo boreal de su área de distribución en América continental (Dirzo y Miranda 1991). En México la selva tropical húmeda se presenta en altitudes entre los 0 y 1000 m., aunque en algunos lugares asciende hasta 1500 m (Rzedowski 1983). La isoterma de 0° constituye uno de los factores fundamentales que determina la distribución geográfica de las selvas tropicales. Las selvas tienen una temperatura media de 20 °C, y no hay un contraste considerable entre el mes más frío y el más cálido (ya que la variación no es mayor de 11°). La precipitación anual es de 1500 a 3000 mm, aunque en algunas zonas sobrepasa los 5000. En México, algunas zonas de selva húmeda como los Tuxtlas, la precipitación anual sobrepasa a los 5000 mm.

La vegetación de la selva tiene una estructura y complejidad definidas. Las copas de los árboles emergentes llegan a sobrepasar los 50 m formando un dosel elevado. A partir de ese dosel se pueden observar otros estratos como el subdosel y, a nivel del suelo, un sotobosque formado por numerosas especies de hierbas, algunas plantas rastreras, helechos y plántulas de los árboles de estratos superiores (Dirzo 1991).

En las selvas existe un alto nivel de variación ambiental. Las condiciones de luz, temperatura y humedad disponible fluctúan en el espacio y el tiempo (Meave 1987). La luz

que incide en el dosel va disminuyendo a medida que atraviesa los distintos estratos del follaje y a nivel del sotobosque y estratos bajos constituye un recurso limitante para la germinación, establecimiento, crecimiento y regeneración de las plantas.

La disponibilidad limitada de luz genera numerosas adaptaciones fisiológicas y funcionales dirigidas a obtener o asimilar la mayor cantidad de luz (Dirzo 1991). En esta matriz de disponibilidad lumínica restringida podemos encontrar claros generados por la caída de ramas y/o árboles, a los que está fuertemente relacionada la historia de vida de las plantas. En los claros hay una gran disponibilidad de recursos, particularmente de luz, la cual es requerida en mayor o menor grado por la mayoría de las especies de árboles tropicales en alguna etapa de su ciclo biológico (Schupp *et al.* 1989). Las especies de plantas que colonizan y dependen de los claros para su regeneración son las llamadas especies pioneras. En contraste, las especies capaces de germinar en condiciones de poca luz, en el sotobosque de la selva madura, son las especies tolerantes (Martínez-Ramos 1985). Si bien esta dicotomía es instructiva en realidad existe un gradiente de estrategias de regeneración entre los extremos de alta luminosidad de claros y el sotobosque cerrado y en penumbra.

En principio, se espera que otros factores de estrés para las plantas covaríen con este gradiente de estrés lumínico. Un factor de estrés adicional predominante en las selvas tropicales es la herbivoría.

Herbivoría

La herbivoría es un tipo de interacción planta-animal antagónica que se refiere al consumo de tejido vegetal por parte de animales. Existe evidencia de ello en el registro fósil desde el

Precámbrico (McNaughton 1983) pero no es sino hasta el Cretácico superior cuando las angiospermas y los insectos establecen una fuerte interacción trófica de este tipo. (Dirzo 1986). En esta historia de millones de años, las plantas han tenido que desarrollar evolutivamente una enorme variedad de mecanismos que las protejan de sus consumidores (Dirzo 1985, Marquis 1991). El impacto de los herbívoros refleja un efecto negativo en la adecuación de las plantas en la mayoría de los estudios (Coley 1983, Dirzo 1984). Sin embargo, también se ha sugerido que las plantas, al ser consumidas, desarrollan mecanismos de tolerancia o incluso sobre-compensación en términos de un mayor crecimiento, aumento de tasas fotosintéticas y otros atributos que aparentemente aumentan su adecuación (McNaughton 1979, Paige y Whitham 1987).

Los herbívoros terrestres manifiestan algún tipo de selectividad basándose en la morfología de sus partes masticadoras y las propiedades de su sistema digestivo (McNaughton 1983). Existen varias clasificaciones de los de herbívoros. Una los agrupa en generalistas que consumen casi cualquier planta y los especialistas, que restringen su consumo a plantas de una familia, o un grupo de especies cercanas de un mismo género, o de una sola especie (Dirzo 1985). Otra forma de clasificarlos es funcionalmente, es decir con base al órgano vegetal que consumen. De esta forma hay organismos folívoros, que son aquellos que sólo consumen follaje; herbívoros rizófagos especializados en el consumo de raíces; comedores de semillas; minadores de tallos; chupadores de savia y formadores de agallas (Tabla 1).

Además del aspecto cualitativo, los herbívoros consumen tejidos vegetales en magnitudes que oscilan desde unos cuantos milímetros cuadrados de follaje hasta defoliación total (Dirzo 1984). La magnitud del tejido vegetal consumido es una variable

Tabla 1. Clasificación funcional de los herbívoros (Modificada de McNaughton 1983).

Tejido vegetal	Nombre de los herbívoros	Características	Grupos taxonómicos
Follaje	1) Defoliadores	Toman la mayor parte del tejido de la hoja	Algunos mamíferos, aves, ortópteros, himenópteros y larvas de lepidópteros.
	2) Minadores intersticiales	Consumen el mesófilo de la hoja	Algunas larvas de lepidópteros e himenópteros y miembros de la familia <i>Agromyzidae</i> (Diptera)
	3) Minadores superficiales	Consumen sólo el tejido superficial, evitando lignificaciones y taninos.	Algunos coleópteros y lepidópteros
Raíz	Rizófagos	Poco se conoce del efecto, pero se intuye que el daño es grave.	Larvas de insectos crádidos y coleópteros, mamíferos de la familia <i>Geomyzidae</i> y nemátodos
Flores, frutos y semillas	Granívoros y frugívoros	Dispersan las semillas, ayudan a la polinización.	Mamíferos, aves, reptiles y algunos invertebrados
Tallo	Minadores de tallo	Múltiples daños a cultivos	Coleópteros, lepidópteros, himenópteros y miembros de la familia <i>Scotilidae</i>
Savia	Chupadores	Se tienen pocos datos, pero el efecto por consumo de savia es considerado grave	Homópteros y heterópteros
	Agallas	Generan respuestas morfológicas consistentes en tejido diferenciado en agallas (Fernandes y Price 1991)	Himenópteros, homópteros y nemátodos.

crítica que, a partir de cierto umbral mínimo, tiene un efecto negativo creciente conforme aumenta (Dirzo 1984).

En términos generales la herbivoría se puede considerar como un desafío fenológico para las plantas, con potencial de afectar su adecuación y convertirse en un factor de selección y generador de respuestas adaptativas de las plantas, tales como los mecanismos de defensa (Marquis 1984, Dirzo 1985).

Defensa en plantas

Entre los mecanismos de defensa de las plantas se encuentra la protección mecánica, química, fenológica y mutualismos defensivos. La protección mecánica la constituyen las estructuras externas de defensa en tallos y hojas, como espinas, pelos glandulares y tricomas; algunos tipos de sustancias que reducen la digestibilidad (la celulosa, la hemicelulosa, las ligninas, los taninos y los cristales de sílica) (Howe y Westley 1988). Los mutualismos defensivos se refieren a la asociación con otro organismo, que confiera una protección contra los herbívoros (Howe y Westley 1988). La defensa química se refiere a la producción de metabolitos vegetales que pueden repeler o incluso matar a los herbívoros aún a bajas concentraciones (Howe y Westley 1988). Estos compuestos son llamados metabolitos secundarios y son clasificados en dos tipos: las toxinas y los de alto peso molecular (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1979). Se han identificado alrededor de 100,000 metabolitos secundarios (Watterman 1994), entre los que se encuentran alcaloides, cianógenos, glucosinolatos, aminoácidos tóxicos, terpenoides y fenoles (Tabla 2). Además, los mecanismos defensivos pueden clasificarse con base en los metabolitos secundarios, en dos tipos: la defensa constitutiva, que se refiere a los mecanismos que están siempre

presentes en las plantas; y la inducida que se presenta sólo después del ataque de los herbívoros y/o patógenos (Balwin y Karban 1997).

Tabla 2. Productos vegetales que reducen la herbivoría y se consideran como defensas químicas (Tomado de Howe y Westley 1988)

Grupo químico (número identificado)	Descripción	Papel defensivo y modo de acción
<i>Reductores cualitativos de la digestibilidad</i>		
Celulosa (un tipo básico)	Polímeros de azúcar	Requiere flora intestinal para su digestión.
Hemicelulosa (un tipo básico)	Polímeros de azúcar	Requiere flora intestinal para su digestión.
Ligninas (indefinido)	Polímero fenólico	Unidos a otras sustancias confieren dureza e interfieren con la digestión.
Taninos (indefinido)	Polímero fenólico	Impiden la digestión bloqueando las enzimas digestivas, uniéndose a proteínas e interfiriendo con la flora intestinal.
Sílice	Cristales inorgánicos	Indigestión.
<i>Toxinas</i>		
Alcaloides (20,000)	Compuestos nitrogenados heterocíclicos	La principal es detener la producción y acción de DNA y RNA. Interfieren la neurotransmisión.
Cianógenos (más de 23)	Glicósidos que generan cianuro (HCN)	Detienen la respiración mitocondrial
Sales de potasio que contienen nitrógeno	Sales de potasio que contienen nitrógeno	Producen desórdenes endocrinos
Glucosinolatos	Producen isotiosanatos	Tóxicos
Aminoácidos tóxicos	Análogos a aminoácidos proteicos	Compiten con los aminoácidos proteicos
Inhibidores de las proteinasas (Indefinidos)	Proteínas y polipéptidos en subunidades	Se unen a los sitios activos de las enzimas
Terpenoides (más de 100,000)	Polímeros de 5 unidades de carbono	Múltiples. Entre ellos detienen la respiración.
Fenoles	Polímeros fenólicos	Múltiples. Destacan que inhiben la respiración y reducen la fecundidad de insectos.

Contra-defensa

Los herbívoros en esta interacción no son pasivos, pues mientras las plantas se protegen, éstos tienen una serie de adaptaciones que les permiten romper las defensas vegetales, los cuales están señalados en la Tabla 3.

Tabla 3. Métodos comúnmente utilizados por los herbívoros para manejar las defensas vegetales (Tomado de Howe y Westley 1989)

Método	Ejemplo de la modificación
Fragmentación, por contacto de los tejidos vegetales	Dientes (mamíferos); molleja (aves); mandíbulas masticadoras (insectos y larvas).
Rompimiento de celulosa o hemicelulosa	Expansión del área de flora intestinal (herbívoros vertebrados e insectos) y simbiosis intracelulares (insectos).
Desintoxicación de aleloquímicos	Expansión de la flora intestinal (herbívoros vertebrados e insectos) oxidasas de función múltiple (insectos) y simbiosis intracelulares (insectos).
Evasión de alimento nocivo	Buen desarrollo del gusto, olfato y visión combinado con un forrajeo selectivo (todos los herbívoros).

El rompimiento mecánico tiene como principio la fragmentación de los tejidos vegetales, permitiendo que las paredes celulares se rompan y se obtengan los fluidos nutritivos. Tales contra-defensas se logran de varias formas, por ejemplo, el desarrollo y uso de partes masticadoras específicamente adaptadas para ello. Un caso representativo es el de los caballos (*Equus caballus*) que comen pastos ricos en sílice y utilizan sus dientes con múltiples capas de esmalte; si bien los dientes se desgastan por el efecto abrasivo de los gránulos de sílice, tienen la propiedad de seguir creciendo durante toda la vida de los

individuos (Howe y Westley 1988). Una respuesta similar existe en el caso de la rádula de los moluscos terrestres fitófagos (Dirzo y Harper 1982). Por otra parte, el tracto digestivo de muchos herbívoros está habitado por varias especies de bacterias que actúan como endosimbiontes que rompen la celulosa, la hemicelulosa, sintetizan las vitaminas y desintoxican los aleloquímicos a través de la fermentación anaerobia. Los rumiantes, por ejemplo, muestran numerosas modificaciones estructurales y funcionales en su tracto digestivo, incluyendo compartimentos de gran complejidad (Howe y Westley 1988).

Mediante la endosimbiosis bacteriana se lleva a cabo también la desintoxicación de aleloquímicos nocivos, a través de los sistemas de oxidasas de función múltiple (OFM). Los OFM varían en su actividad dependiendo de la especie. La universalidad de estos sistemas entre los insectos fitófagos indica su gran importancia para el desarrollo y evolución del hábito trófico de la herbivoría (Dirzo 1986).

A otro nivel, la evasión del alimento nocivo se lleva a cabo por el sistema nervioso, en particular por los sentidos de la vista, gusto, olfato y la memoria, así como patrones de conducta en que éstos se combinan. Por ejemplo, las mariposas Heliconinae son capaces de reconocer formas foliares específicas de sus plantas hospederas y evitando las de otras especies, incluyendo las de especies cercanas (Dirzo 1986).

Dada la diversidad de patrones y estrategias de consumo del tejido vegetal por los herbívoros, la diversidad de mecanismos de defensa de las plantas y los complejos y diversos mecanismos de contradefensa por parte de los herbívoros, algunos investigadores han intentado estructurar estos patrones mediante el desarrollo de teorías que intentan explicar y generar predicciones de esta interfase trófica entre plantas y animales.

Teorías de defensa

El estudio de la herbivoría ha conjuntado numerosas disciplinas que tratan de describir esta interacción ecológica. Las teorías de defensa de plantas se han desarrollado sobre la misma idea principal: cómo desarrollaron las plantas caracteres defensivos, y cómo ocurre la adaptación consecuente por parte de los consumidores a estos caracteres. En seguida presento una visión sintética de las más influyentes y reconocidas, a partir del estudio toral de Ehrlich y Raven (1964).

La Teoría de la Apariencia. Esta teoría sostiene que las plantas que son fácilmente localizadas por herbívoros, debido a su gran apariencia (tamaño, persistencia, longevidad, etc.), desarrollan tipos de defensas químicas que contrastan con los de aquellas que son difíciles de encontrar. Esta teoría fue postulada independientemente por Feeny (1976) y por Rhoades y Cates (1976). Las plantas que son encontradas fácilmente por los herbívoros (es decir, las plantas aparentes) deben invertir una mayor cantidad de sustancias que reduzcan la digestibilidad y que les brinden una protección efectiva y persistente contra los herbívoros generales. En contraste, las plantas difícilmente localizables (*i.e.*, las plantas no aparentes), tienen diversas formas de “escapar” en el espacio y/o en el tiempo y pequeñas cantidades de toxinas cualitativas son efectivas contra sus consumidores (muchos de ellos especialistas).

Estos autores argumentan que la evolución de diferentes mecanismos antiherbívoros y su distribución son el resultado del riesgo de ser descubiertos por sus depredadores, del costo de la defensa, e incluso de la apariencia y del valor del órgano a la planta (McKey 1979). Por ejemplo, las hojas jóvenes o plantas de etapas tempranas de la sucesión son difícilmente localizables, por lo cual son clasificadas como no aparentes, lo que implica una

baja defensa, que sería lo contrario de lo que sucedería en hojas maduras. Esta teoría actualmente no explica en su totalidad los patrones de defensa entre diferentes grupos de plantas, ya que generaliza el tipo de defensa con base en la capacidad de percepción y de búsqueda del herbívoro sin tomar en cuenta la disponibilidad de recursos del ambiente, y la dificultad de definir lo que, para los herbívoros en la naturaleza, constituye la apariencia de manera objetiva.

La Teoría Clásica de defensa. Esta teoría, si bien es poco citada con su nombre merece el comentario de que fue postulada por Dethier (1954) y posteriormente reelaborada y mejorada de manera elegante por Erhlich y Raven (1964). La idea central es la de una evolución bioquímica, en donde las especies vegetales desarrollan compuestos secundarios en respuesta al ataque por insectos, mientras que los insectos desarrollan sistemas de desintoxicación de dichos compuestos; estas respuestas de defensa y contradefensa conducirían a un proceso de coevolución química. Esta teoría, predice que hay una relación muy estrecha entre los grupos taxonómicos de insectos con los taxa de plantas que consumen, dando la base para explicar porqué algunos animales consumen ciertas plantas de afinidad taxonómica evidente y no otras, las plantas desarrollan nuevos (aunque relacionados) metabolitos secundarios, ante lo cual los herbívoros desarrollan mecanismos de contradefensa que anulen sus efectos. Sin embargo, esta teoría, típicamente de énfasis bioquímico-taxonómico y promotora de la noción de coevolución, explica fundamentalmente porqué algunas plantas son comidas por algunos animales y no por otros, sin tomar en cuenta la diversidad de formas de vida y el síndrome de caracteres ecológicos coadaptativos, los cuales podrían estar asociados a caracteres defensivos determinados genéticamente.

La Teoría de Defensa Óptima. Esta teoría fue propuesta por Rhoades en 1979. La hipótesis central es que los animales forrajean en el sentido de maximizar su adecuación y que los patrones de forrajeo reflejan esta maximización. Es necesario hacer hincapié en los postulados de esta hipótesis los cuales son: i) los organismos distribuyen defensas en el sentido de maximizar su adecuación; ii) que las defensas son costosas, en términos de la adecuación de los organismos, y las defensas son resultado de la distribución de energía y nutrientes de los organismos en sus diversas actividades metabólicas. Esta hipótesis es de importancia ya que por primera vez se comienza a relacionar el costo de la defensa con la distribución de nutrientes y la relación que existe entre el "valor" de los órganos vegetales la cantidad de defensas que contiene.

La Teoría de la Disponibilidad de Recursos. Esta teoría, de gran peso relativo en la actualidad, se basa en que las capacidades defensivas de las plantas están dadas por la cantidad de recursos disponibles en el ambiente al cual están adaptadas para crecer y desarrollarse (Coley *et al.* 1985). La teoría de disponibilidad de recursos supone que el tipo de crecimiento, la fisiología, la capacidad fotosintética y la disponibilidad de nutrientes determina la cantidad y el tipo de defensa utilizado por las plantas. Esta teoría postula que hay tres variables ecofisiológicas que determinan la defensa. 1) la disponibilidad de recursos, 2) las tasas intrínsecas de crecimiento y 3) la asignación diferencial de recursos hacia la defensa dependiendo del impacto potencial del daño por parte de los herbívoros. Adicionalmente, la teoría considera las relaciones de carbono /nitrógeno, pero esta variable es una propuesta más restrictiva sobre la disponibilidad de recursos, y fue mejor desarrollada por Bryant *et al.* (1985, 1987) y por Tuomi *et al.* (1988).

En la teoría de disponibilidad de recursos sostiene que el metabolismo propio de las

plantas es el que rige la forma en la cual se utilizan los recursos del ambiente. Este metabolismo está determinado por la historia de vida de las especies, la cual, a su vez, es el resultado de las presiones selectivas originadas por la disponibilidad de recursos en el ambiente al cual se están adaptando las plantas.

La disponibilidad de recursos en el ambiente es tan heterogénea como la cantidad de ambientes. Esto ha sido una importante presión evolutiva en los organismos lo cual ha generado diferentes formas e historias de vida. Stearns (1976) definió historia de vida como una serie de características coadaptativas generadas por selección natural para resolver los problemas ecológicos de sobrevivir en un ambiente dado. Como corolario, la teoría predice que el nivel óptimo de defensa dependerá de la tasa intrínseca de crecimiento y de la cantidad de recursos disponibles en el ambiente. Así, conforme la tasa intrínseca de crecimiento de la planta disminuye, el nivel óptimo de defensa aumenta.

Metabolismo, defensa y crecimiento vegetal.

La cantidad restringida de recursos disponibles limita la asignación de recursos a los procesos metabólicos (crecimiento, defensa y reproducción). Es razonable suponer que el crecimiento intenso, limita el metabolismo secundario (Orians y Janzen 1974, Chapin 1991). Lo contrario se esperaría en el caso de las plantas de crecimiento lento. Con base en esto, los escenarios de respuestas ecofisiológicos en las plantas de las selvas se podrían describir de la siguiente manera (Tabla 4).

En las selvas tropicales existe un alto nivel de variación ambiental. Las condiciones de luz, nutrientes, temperatura y humedad disponible fluctúan en espacio y tiempo (Martínez-Ramos 1985). De entre estos factores, la luz constituye el recurso fundamental

Tabla 4. Principales características de plantas de crecimiento intrínseco rápido y lento (Tomado de Herms y Mattson 1992).

Carácter	Pionera	Tolerante
Tasa relativa de crecimiento	Alta	Baja
Tasa de adquisición de recursos	Alta	Baja
Eficiencia en el uso de recursos	Baja	Alta
Asignación a área foliar	Alta	Baja
Almacenamiento de reservas	Bajo	Alto
Tasa de recambio de recursos	Alta	Baja
Grado de esclerofilia	Bajo	Alto
Tasa de respiración	Alta	Baja
Proporción de la energía proveniente de la respiración para sustentar el mantenimiento	Baja	Alta
Plasticidad fenotípica	Alta	Baja
Habilidad competitiva en ambientes ricos en recursos	Alta	Baja
Habilidad competitiva en ambientes limitados de recursos	Baja	Alta
<i>Respuestas a la herbivoría</i>		
Metabolismo secundario	Bajo	Alto
Resistencia constitutiva contra insectos	Baja	Alta
Resistencia inducida contra insectos	Alta	Baja

para las plantas, la cual genera y moldea las diferentes historias de vida en las plantas tropicales.

Las plantas pioneras se desarrollan en los ambientes ricos en luz, tales como los claros. Estas plantas tienen como prioridad el crecimiento, para aprovechar al máximo los recursos disponibles, mientras que las tolerantes se encuentran en ambientes estresantes o limitados en recursos, así que asignan una gran parte de los limitados recursos que obtienen

a la defensa de su follaje, lo cual resulta ser muy caro metabólicamente. Las diferencias entre estas formas de vida fundamentan la teoría de disponibilidad de recursos. Las plantas de rápido crecimiento estarían restringidas casi exclusivamente a los claros, con altas tasas intrínsecas de acumulación de biomasa y una alta capacidad de adquisición de recursos en tales ambientes ricos. De estos recursos las plantas asignan una gran parte a la producción de material foliar y es casi nula la asignación al almacenamiento. Se sugiere que en estas plantas la asignación de recursos a la defensa debe ser baja y las defensas deberían ser móviles y de bajo costo metabólico (como los alcaloides y los terpenos). Las plantas tolerantes tienen las características contrarias, ya que al estar en ambientes limitados de recursos, asignarían la mayor parte de sus recursos al mantenimiento, almacenamiento y a las defensas (móviles e inmóviles) generalmente de alto costo metabólico (Coley *et al.* 1985, Bazzaz *et al.* 1987, Herms y Mattson 1992) (Tabla 4).

Las predicciones de que las especies de rápido crecimiento tendrían, por consiguiente, altas tasas de herbivoría, mayor palatabilidad y menor defensa química que las especies lentas, han sido consistentes con algunos estudios empíricos (Coley 1991, 1996). No obstante, otras predicciones tales como el costo ecológico de la herbivoría (que se esperaría fuese más pronunciado en las especies de crecimiento lento (que son más defendidas) que en las rápidas, no se han investigado. Con base en la teoría sería de esperar que bajo un nivel estandarizado de daño, las especies rápidas mantuviesen un mayor crecimiento individual o un mejor desempeño reproductivo que las especies lentas. Estas ideas se podrían poner a prueba analizando el crecimiento a nivel de la planta y a nivel de los componentes de la planta, que fuesen "blanco" de la herbivoría, tales como las hojas.

Los hechos de que i) las plantas de rápido y lento crecimiento crecen en microambientes distintos (claros y bosque maduro, respectivamente); ii) la herbivoría ocurre de manera errática entre hojas y entre individuos; y iii) la comparación interespecífica corre el riesgo de arrojar resultados confundibles con el componente ("inercia") filogenético, hace difícil el poner a prueba tal predicción general. En este proyecto intento aplicar un estudio de manipulación experimental que evite las dificultades señaladas, utilizando plantas de rápido y lento crecimiento de la Selva Lacandona en México.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Los objetivos generales de este estudio fueron:

1. Poner a prueba, las predicciones derivadas de la TDR, en cuanto al impacto de la defoliación en plantas con tasas de crecimiento contrastantes;
2. Analizar las repuestas a la defoliación en términos de crecimiento individual y dinámica foliar, en especies representativas de rápido y lento crecimiento en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

Con base en la Teoría de Disponibilidad de Recursos (TDR), se esperaba que el crecimiento y la dinámica foliar de las plantas adaptadas a crecer en ambientes ricos y pobres en recursos (luz) fuera de manera diferencial.

En el crecimiento se espera que haya un efecto negativo producto de la defoliación y que este efecto sea mayor en las especies con historia de vida típica de las tolerantes caracterizadas por el crecimiento lento. En cuanto la demografía foliar también se espera que la defoliación tenga un mayor efecto negativo en las plantas de crecimiento lento.

ÁREA DE ESTUDIO

ÁREA DE ESTUDIO

Localización

El estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica Chajul, que es parte de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA). La reserva está localizada en el extremo oriental del estado de Chiapas, delimitada por el río Usumacinta y la frontera con Guatemala, siendo uno de los últimos relictos de bosque tropical perennifolio en la República Mexicana, y la región de mayor extensión con selva húmeda en el límite boreal del continente Americano (Gómez-Pompa y Dirzo 1995). La Selva Lacandona, localizada entre los 16°05' y 17°15' N y 90°25' y 91°45' O, actualmente cuenta con 500,000 ha, abarcando los municipios de Las Margaritas y Ocosingo (Fig. 1). La reserva, con un área de 335,000 ha está compuesta por dos subregiones delimitadas por el río Lacantún. Marqués de Comillas al este y la Lacandona al oeste (De la Maza y De la Maza 1991). La Estación Chajul se localiza al sur de la RIBMA, en las inmediaciones del Río Lacantún, el cual separa del ejido Boca de Chajul.

Geología y suelos

La Reserva forma parte de la Meseta Central de Chiapas (Tamayo 1990), compuesta esencialmente de areniscas, lutitas, margas del plioceno y materiales ígneos. Predomina el relieve carstíco, derivado de roca caliza y de procesos geológicos de tensión y comprensión, que formaron las tres serranías que surcan la reserva en dirección NW-SE (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Existe un gradiente altitudinal de los 300 a los 1500 m. La mayoría de las sierras son escarpadas y con cañadas de pendientes abruptas.

Existen tres tipos de topoformas: mesetas y valles, planicies y lomeríos, y relieve de tipo aluvial. Las mesetas y valles cubren la mayor parte de la reserva y corresponden a la zona montañosa. Las planicies y lomeríos son de baja altitud y el relieve aluvial se ubica principalmente en las márgenes de las corrientes hidrológicas.

En la selva existe una gran variedad de suelos que corresponden a las diferentes formas del relieve. Predominan los suelos de litosol en las áreas montañosas de la parte occidental de la reserva. En las áreas relativamente planas predominan regosoles, luvisoles y vertisoles con alto contenido en materia orgánica; en las áreas más bajas de terrenos planos se localizan los suelos más profundos de texturas arcillosas (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Hidrografía

La reserva forma parte de la región hidrológica denominada Grijalva-Usumacinta, la más extensa del país, dividida en cuatro cuencas: Usumacinta, Salinas, Chixoy y Lacantún. El río Usumacinta sirve como límite internacional entre México y Guatemala, además de ser la corriente más importante en México por la cantidad de agua que transporta (Mendoza 1997). La totalidad de la reserva se ubica principalmente en la subcuenca del Lacantún.

Los ríos no son los únicos sistemas acuosos que se presentan en la zona, ya que existen numerosos lagos permanentes de tipo carstíco. Los cuerpos de agua más importantes de la reserva son las lagunas El Ocotal, El Suspiro, Ojos Azules, Miramar y Lacanjá, aunque específicamente en la Estación Chajul no se encuentran cuerpos de agua de magnitud comparable.

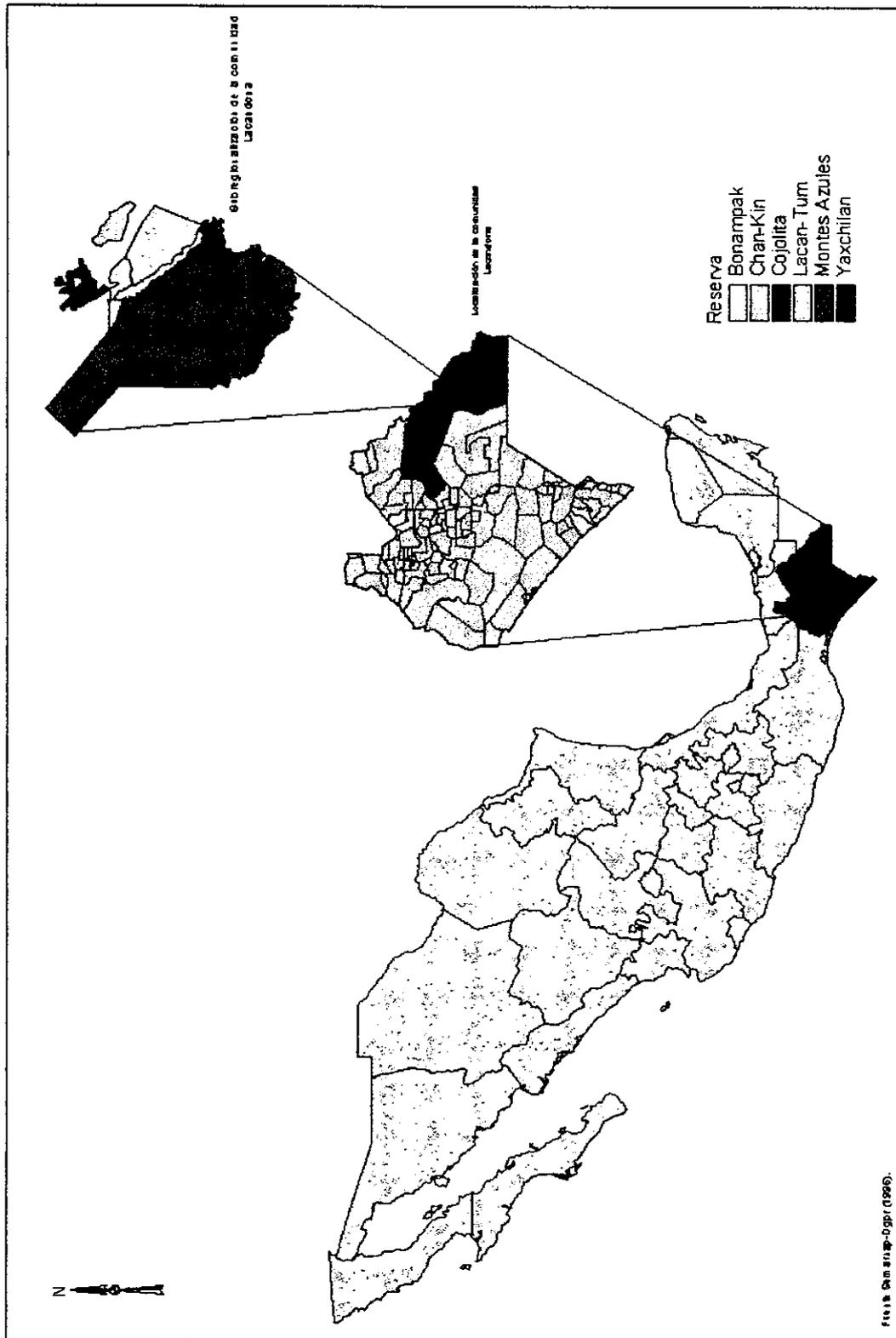


Figura 1. Ubicación de la Selva Lacandona en el estado de Chiapas, de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules, y de la Estación Biológica Chajul.

Clima

El clima predominante es el cálido-húmedo (García 1988), que se caracteriza por presentar una temperatura media anual superior a los 22°C y una temperatura en el mes más frío de al menos de 18°C. Las condiciones climáticas están fuertemente determinadas por los vientos alisios que dominan el área durante el verano y el otoño, y por los contralisos y las masas de aire polar ("nortes") que prevalecen de noviembre a enero y parte de la primavera.

En general las lluvias son abundantes, subtipo f(m). La precipitación media anual es de 3,800 mm y la del mes más seco es de 20 mm.

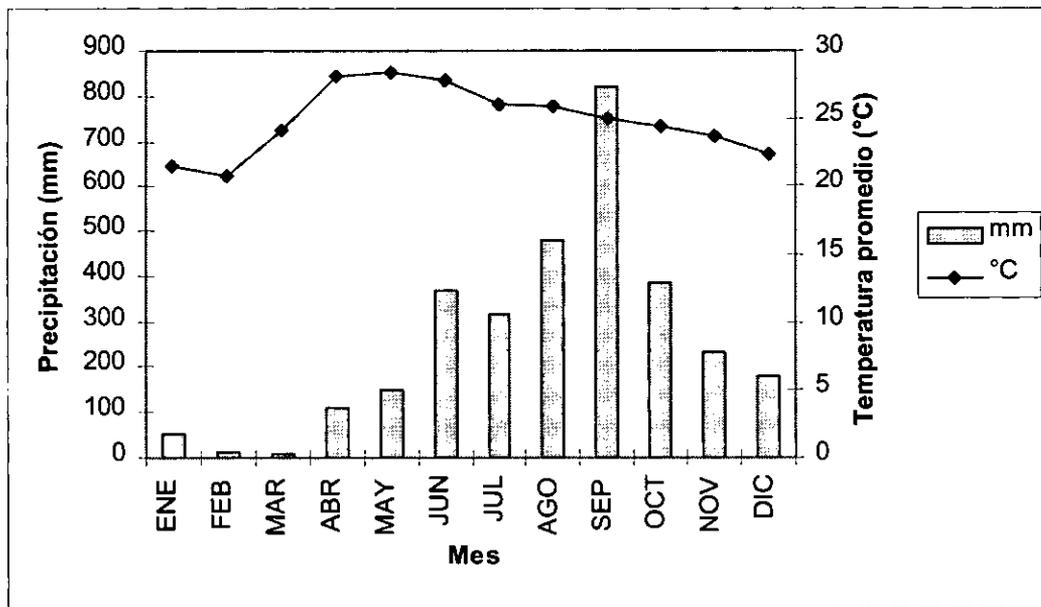


Figura. 2. Climograma de la Estación Chajul. Los datos son valores promedio de 1990-1995 (R. Frías, datos no publicados.).

Vegetación

Se reconocen doce tipos de vegetación según Miranda y Hernández-X (1963). Se ha registrado más de 500 plantas vasculares (Rzedowski 1983), y en el más reciente estudio florístico sobre la Lacandona se incluyen un total de 3400 especies de plantas vasculares

(Martínez *et al.* 1994).

De los tipos de vegetación presentes en la reserva, la selva alta perennifolia cubre la mayor parte de la reserva y de la estación Chujul, y se distribuye de los 100 a 900 m. en relieves con suelos abruptos y someros. Los árboles alcanzan los 60 m con dominancia de las siguientes especies: *Terminalia amazonica*, *Lonchocarpus* sp, *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata*, *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Manilkara sapota*, *Gautteria anomala*, *Vatairea lundelli*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Quararibea funebris*, *Bernouilla flammea*, *Sterculia apelata*, *Castilla elastica*, *Alchornea latifolia*, *Cymbopetalum penduliflorum* y *Licania platypus*. En las zonas de claros recientes y de perturbación destacan *Schizolobium parahybum* y *Cecropia peltata*.

Las *Moraceae* y las *Leguminosae* son las familias más predominantes, ya que con frecuencia algunos de sus miembros alcanzan una abundancia notable, al grado que en algunas zonas producen asociaciones vegetales denominadas por especies de estas familias, como la selva de ramón (*Brosimum alicastrum*) o de plumillo (*Schizolobium parahybum*).

La mayoría de los troncos de los árboles que tienen diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) de entre 50 y 100 cm. En Chajul, el número de troncos con un d.a.p. mayor a los 2.5 cm es de 170 en 1000 m² (R. Dirzo, com. pers.)

Los árboles en general son bastante rectos y con copas que pueden alcanzar de 40 a más de 50 m de altura, aunque hay excepciones que pueden llegar hasta más de 50 m (Dirzo 1991). Las numerosas copas de los árboles forman un dosel al que le siguen en orden descendente varios estratos hasta llegar al piso de la selva.

La luz es el recurso limitante, pues conforme atraviesa los diferentes estratos del dosel, va disminuyendo su disponibilidad, debido a estas condiciones de luz, en la selva

prospera una enorme variedad y cantidad de plantas leñosas, no leñosas, epífitas, hemiepífitas, y lianas. La selva en el sitio de estudio es un bosque muy denso y alto, conformado por un gran número de especies arbóreas, sin que ninguna de estas tenga una dominancia definitiva, excepto en algunas asociaciones locales de distribución restringida.

La fauna juega un papel muy importante en la estructura y composición de la selva (Dirzo y Miranda 1991). La Lacandona es el último refugio para animales en peligro de extinción y endémicos (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Según Mendoza (1997), el porcentaje de especies presentes en la Selva Lacandona, comparado a nivel nacional, en el caso de varios grupos, excede el 10%, lo que reafirma la importancia de este ecosistema como uno de los principales componentes que confieren a México la categoría de país megadiverso.

SISTEMA DE ESTUDIO

SISTEMA DE ESTUDIO

Especies de estudio

Las especies para el estudio fueron seleccionadas con base en el criterio de que pertenecieran a familias taxonómicas que tuvieran representantes de las dos historias de vida, pioneras y tolerantes (de crecimiento rápido y lento, respectivamente), y que a su vez tuvieran la misma forma de vida (árboles, arbolillos). Las familias que ofrecían estas posibilidades y que se seleccionaron fueron las Moraceae, Leguminosae y Rubiaceae, y a la vez sus especies pionera y tolerante fueron, respectivamente: *Castilla elastica* y *Brosimum alicastrum*; *Schizolobium parahybum* y *Lonchocarpus guatemalensis*; y *Psychotria* sp. y *Psychotria chiapensis*.

La descripción general de las especies que enseguida presento está basada en Ibarra-Manríquez (1985) y Pennington y Sarukhán (1968), con excepción de *Psychotria* sp. ya que hasta el momento, no se ha descrito formalmente. No obstante, para los fines de este estudio, se tiene la seguridad de que la historia de vida que presenta es pionera, ya que solamente se le encuentra regenerando en claros (S. Sinaca, R. Dirzo, R. Frías, com. pers.).

Familia Moraceae

Castilla elastica Cerv. Es una especie pionera, característica de claros y áreas perturbadas, comúnmente empleada por la cantidad de látex que secreta, lo que le confiere el nombre común de “hule”. Es un árbol monopódico de hasta 25 m de altura y un d.a.p. de 60 cm. El tronco derecho, con ramas muy separadas entre sí, su corteza es lisa a ligeramente fisurada con abundantes lenticelas dispuestas longitudinalmente. La copa es abierta y piramidal. Las hojas son simples con abundantes pelos y un cierto grado de esclerofilia. El follaje presenta daño por larvas de lepidópteros y ortópteros. Los árboles pierden sus hojas entre enero y

mayo, excepto en zonas húmedas; florecen de mayo a junio y fructifican en julio. Su distribución es desde el norte de Puebla a Veracruz, sur de Tamaulipas, San Luis Potosí, hasta Yucatán. Por el Pacífico, desde Nayarit hasta Chiapas.

Brosimum alicastrum Sw. Es una especie tolerante, abundante, que recibe el nombre común de “ramón”, utilizada localmente tanto por su madera como por su follaje que sirve de forraje. Es un árbol de hasta 40 m de altura y d.a.p. hasta de 1.5 m. El tronco es derecho con contrafuertes grandes y bien formados. La corteza es lisa o frecuentemente escamosa, con abundante exudado blanco. La copa es redonda y uniforme. Las hojas son simples, con un acumen pronunciado. El color del envés suele diferir al del haz. Utilizadas localmente como forraje para ganado, las hojas jóvenes son atacadas por agallas. Las agallas son persistentes y son generadas por rupturas en la lámina foliar e infección por patógenos. Cuando las agallas maduran las láminas de las hojas quedan perforadas, a veces considerablemente (R. Dirzo, com. pers.). Además de las agallas ocasionalmente el follaje es atacado por larvas de lepidópteros (R. Dirzo, com. pers.). Generalmente es una especie perennifolia; los árboles florecen principalmente de diciembre a febrero, y los frutos maduran de marzo a mayo. Su distribución en el Golfo de México va desde Tamaulipas hasta Quintana Roo y Yucatán; y por el Pacífico desde el centro de Sinaloa hasta Chiapas.

Familia Rubiaceae

La descripción de *Psychotria* sp. aún no está formalmente realizada, por lo que los datos aquí presentados se derivan de observaciones personales, y de datos proporcionados por R. Dirzo, S. Sinaca y R. Frías. Lo más importante para fines de este trabajo es que, esta es una especie demandante de luz. Típicamente se le observa regenerando en claros, bordes u orillas de caminos, mientras que no se observan plántulas o individuos juveniles en la selva

madura. Los individuos despliegan un hábito característico de las especies pioneras, entre las que destacan su rápido crecimiento. Los árboles de esta especie son pequeños, de 3-7 m de altura y 10-15 cm de d.a.p.

El tronco es recto con corteza lisa y con lenticelas claras. Las hojas son simples, ovaladas, de color claro en las juveniles y obscuro en las adultas. El follaje frecuentemente es consumido por larvas de lepidópteros, con mayor frecuencia en época de lluvias. El daño es causado principalmente en el follaje juvenil y llega a ser considerable. Las plantas producen hojas todo el año, caedizas, en caso de daño. Su distribución no está descrita.

Psychotria chiapensis Standl; por su parte, es un arbolillo típico de sotobosque, tolerante a la sombra a lo largo de su ciclo de vida. Con frecuencia alcanza densidades muy altas a nivel. Su distribución es claramente agregada. Mide de 3-7 m de altura y su d.a.p. es de 10-25 cm, con tronco cilíndrico recto, corteza lisa, parda, con lenticelas poco evidentes. La copa es redondeada, densa; las hojas son simples y opuestas. El follaje es consumido por larvas de lepidópteros y coleópteros adultos (R. Dirzo, com. pers.). Produce hojas de marzo a abril; florece de mayo a junio y fructifica de diciembre a enero. Se distribuye en el Golfo de México, desde San Luis Potosí, Puebla, Veracruz hasta Tabasco, y por el Pacífico se encuentra en Oaxaca y Chiapas; además se le encuentra desde Belice a Panamá.

Familia Leguminosae

Schizolobium parahybum (Vell.) Blake; es una especie demandante de luz, que se distribuye en los claros de la región Lacandona, llegando incluso a formar manchones que reciben el nombre de bosques de “plumillo”, su nombre común. Es una especie restringida a zonas de precipitaciones mayores a 2800 mm anuales. Mide 35 m de altura y tiene un d.a.p. de hasta de 1 m. La corteza es lisa y muy finamente fisurada, con abundantes

lenticelas distribuidas horizontalmente. Las hojas son compuestas, bipinnadas y son consumidas por varias especies de larvas de lepidópteros. El árbol es caducifolio en la época de secas (marzo a mayo), al mismo tiempo que florecen. Se distribuyen desde el sur de la sierra de Naolinco, en el norte de Oaxaca, centro de Veracruz, hasta Chiapas y Tabasco.

Lonchocarpus guatemalensis Benth; por su parte, es una especie tolerante a la sombra que recibe el nombre común de “palo de gusano”. La madera es usualmente usada en la construcción y carpintería local. De la corteza se extrae rotenona, un alcaloide muy usado para la fabricación de insecticidas; es también utilizada como barbasco para pesca. Árbol de 15-25 (-35) m de altura y un d.a.p. de 40-70 (-100) cm. El tronco es recto y cilíndrico, con contrafuertes insinuados. La corteza es lisa y parda y en ocasiones con cicatrices. La copa es irregular abierta. Las hojas son compuestas, dispuestas en espiral. Usualmente es comida por larvas de lepidópteros y por coleópteros, y en menor medida por hemípteros (R. Dirzo, com. pers.). Es caducifolio antes de la floración y sus hojas jóvenes son más pálidas que las maduras. La floración ocurre de marzo a mayo y su fructificación de julio a septiembre. Se distribuye en el Golfo de México desde Veracruz a Campeche y Quintana Roo, y por el Pacífico desde Sinaloa hasta Chiapas; además, se encuentra desde Belice a Panamá.

EFFECTOS DE LA DEFOLIACIÓN SOBRE EL CRECIMIENTO VEGETAL

EFFECTOS DE LA DEFOLIACIÓN SOBRE EL CRECIMIENTO VEGETAL

Introducción

El crecimiento es el incremento en biomasa, talla o tamaño de un individuo, el cual casi siempre está asociado con un incremento en la complejidad de la organización del individuo. No importa cuán grande o pequeño un individuo pueda ser, el crecimiento implica elongación o división celular, el cual es irreversible (Salisbury 1992). El crecimiento es parte del metabolismo activo de las especies, tal como lo son la defensa, el mantenimiento, el almacenamiento y la reproducción. Todos estos componentes del metabolismo y desarrollo de los individuos están regidos por la efectividad con la cual los recursos del ambiente son capturados por los organismos y por cómo son adquiridos los materiales y la energía a través de la fotosíntesis. El crecimiento está determinado por el genotipo y sus interacciones con el ambiente. La tasa de crecimiento es producto de la tasa a la cual los recursos son capturados y de la eficiencia de su conversión a tejido. Existen generalizaciones de la tasa de crecimiento de las especies de acuerdo a sus hábitats particulares o a sus afinidades taxonómicas y ecológicas. De acuerdo con la clasificación de Grime (1979) las tasas máximas de crecimiento en plantas están asociadas con la cantidad de recursos disponibles en el ambiente.

El crecimiento implica proliferación de tejidos, el cual es sensible a la disponibilidad de recursos, por ello el crecimiento no es uniforme, sino periódico. En las selvas tropicales, donde las variaciones ambientales son por lo general homogéneas, no existen ritmos tan marcados como en las zonas templadas (Coley y Aide 1991; Coley y Barone 1996), pero sí una marcada diferencia en la disponibilidad de recursos, la cual ha

fijado adaptaciones tanto por procesos evolutivos, como ecológicos, y dio como resultado las diferentes historias de vida de los organismos.

Muchas son las formas de interpretar el crecimiento. Generalmente, en términos fisiológicos, se utilizan las tasas relativas de crecimiento (TRC) y la tasa neta de asimilación (TNA). La cuantificación de estas dos formas necesita medidas destructivas de peso seco, por lo que no son empleadas en estudios de campo, en los que se requiere tener diferencias de crecimiento de los individuos a diferentes tiempos. Alternativamente, se pueden tomar medidas del crecimiento que no se basan en el peso, pero que describen el despliegue de biomasa de manera ecológicamente relevante. Tales medidas incluyen el incremento en altura y diámetro troncal.

Un desafío ambiental para la capacidad de crecimiento de las plantas es la defoliación. La defoliación es la remoción de material fisiológicamente activo por parte de los herbívoros. Aunque existen estudios que demuestran que la defoliación puede ser benéfica (McNaughton 1979; Paige y Whitham 1987), la mayoría de los estudios demuestran que la herbivoría puede tener un efecto negativo en la adecuación de las plantas, reduciendo el crecimiento vegetativo de los mismos (Coley 1983, Dirzo 1984, Marquis 1984, Nuñez-Farfán y Dirzo 1991).

El crecimiento de las especies está limitado por la disponibilidad de recursos en el ambiente. De este modo las plantas localizadas en ambientes pobres en recursos, poseen tasas de crecimiento y fotosintéticas bajas y una baja capacidad para almacenar los recursos, aún en condiciones ideales (Whitham *et al.* 1991). Se sugiere que en estas especies el costo de producir y mantener tejido vegetativo es muy alto, por lo cual deben tener adaptaciones para reducir la pérdida de tejido por herbivoría, invirtiendo gran parte de sus recursos a la defensa (Coley 1985). Por otro lado, las especies de rápido crecimiento

prosperan en ambientes ricos en recursos y, experimentan altas tasas de crecimiento y fotosintéticas y tienen una gran capacidad de remplazar el tejido vegetativo. Estas especies invierten la mayor parte de sus recursos al crecimiento, por lo que se sugiere que la asignación a la defensa es bajo (Coley 1985).

Las especies tropicales con diferentes historias de vida tienen diferentes tasas de crecimiento relacionadas a la disponibilidad de recursos. Así, las especies pioneras, que se encuentran en ambientes ricos en recursos, tendrán altas tasas intrínsecas de crecimiento, mientras que las especies tolerantes tendrían bajas tasas intrínsecas de crecimiento. Estas características estarían íntimamente relacionadas a la inversión en defensas, las especies rápidas estarían seleccionadas para hacer inversiones bajas en las defensas, dada su capacidad de remplazar tejido. Lo contrario se esperaría en las especies tolerantes que exhiben un crecimiento lento (Coley *et al.* 1985). En este capítulo se busca determinar si, bajo condiciones homogéneas de recursos, especies con diferente historia de vida y por lo tanto de capacidad de crecimiento contrastante (*i.e.*, rápido y lento) son afectadas de manera diferencial por la defoliación. Específicamente intento poner a prueba la predicción derivada de la teoría de disponibilidad de recursos (Coley *et al.* 1985) de que en las especies de crecimiento rápido, con baja inversión en la defensa, y con una mayor capacidad para remplazar el tejido vegetativo (hojas), el impacto de la herbivoría (defoliación experimental controlada) sobre el crecimiento sería menor que en las especies tolerantes y de lento crecimiento. La dificultad inherente a un estudio de comparación interespecífica (*i.e.* especies tolerantes *vs.* especies pioneras), donde el arrastre filogenético puede ser el determinante de la respuesta, se intenta aliviar mediante la comparación de especies en pares (lenta *vs.* rápida) dentro de una misma familia taxonómica. Con el fin de analizar la posible consistencia de resultados, se analizan tres pares de especies,

pertenecientes a tres de las familias más importantes en el sitio de estudio, y en las selvas neotropicales en general.

Método

Se localizaron en su ambiente natural 35 individuos de menos de 1m de altura de cada una de las especies seleccionadas. Estas plantas fueron marcadas, extraídas y puestas en bolsas de plástico con suelo del sitio de extracción para ser transportados a la Estación Biológica Chajul en la que permanecieron en aclimatación en bolsas de plástico de diciembre de 1995 a febrero de 1996.

Simultáneamente a la aclimatación de las plantas se localizó un claro natural, que funcionó como jardín común albergando el diseño experimental. El claro se localiza a aproximadamente a 100 m al sur de las instalaciones de la estación. El tipo de suelo que presenta el jardín común es de tipo aluvial. El claro fue chapeado en un área de 16x16m (256 m²), subdividido en una cuadrícula de 1 m² dando un total de 225 puntos, considerando un metro alrededor del cuadro principal para disminuir el efecto de borde. Las plantas experimentales fueron transplantadas al claro (en febrero de 1996), colocándolas de manera aleatoria en los puntos de la cuadrícula (Fig. 3).

La introducción de las plantas se hizo en marzo de 1996 para la moráceas y leguminosas y en mayo de 1996 para las rubiáceas.

Posterior a la introducción de las especies en el jardín común, se procedió a aplicar los tratamientos consistentes en i) defoliación al 50% y ii) testigo. Para el primer caso, a todas las hojas se les cortó con tijera el 50% del área, dependiendo de las características de



Figura 3. Preparación del Jardín común, en la Estación Biológica Chajul, para la introducción de las plantas experimentales (foto N. Barajas, diciembre 1995).

las hojas el corte fue transversal excepto en *Schizolobium parahybum* el cual se realizó longitudinalmente. Posterior a la defoliación las plantas fueron asperjadas con insecticida para evitar que el daño natural alterase el tratamiento de defoliación deseado. A las plantas testigo se les mantuvieron sus hojas intactas y se asperjaron con insecticida al mismo tiempo que a las defoliadas se les asperjó el insecticida (Fig. 4).

La defoliación fue aplicada periódicamente, según el calendario que se muestra en la Tabla 5. El insecticida seleccionado fue Folidol (Bayer) (a las concentraciones sugeridas por la marca), ya que al ser un insecticida de contacto su composición química no afecta el metabolismo de las plantas (Frías 1997). El insecticida fue asperjado de acuerdo a la cantidad de lluvia, de la forma que en los meses de lluvias intensas la aspersión fue cada 15 días, mientras que en épocas de secas fue cada cuatro semanas. El volumen asperjado de insecticida en las plantas defoliadas fue el mismo que el aplicado a las plantas testigo.

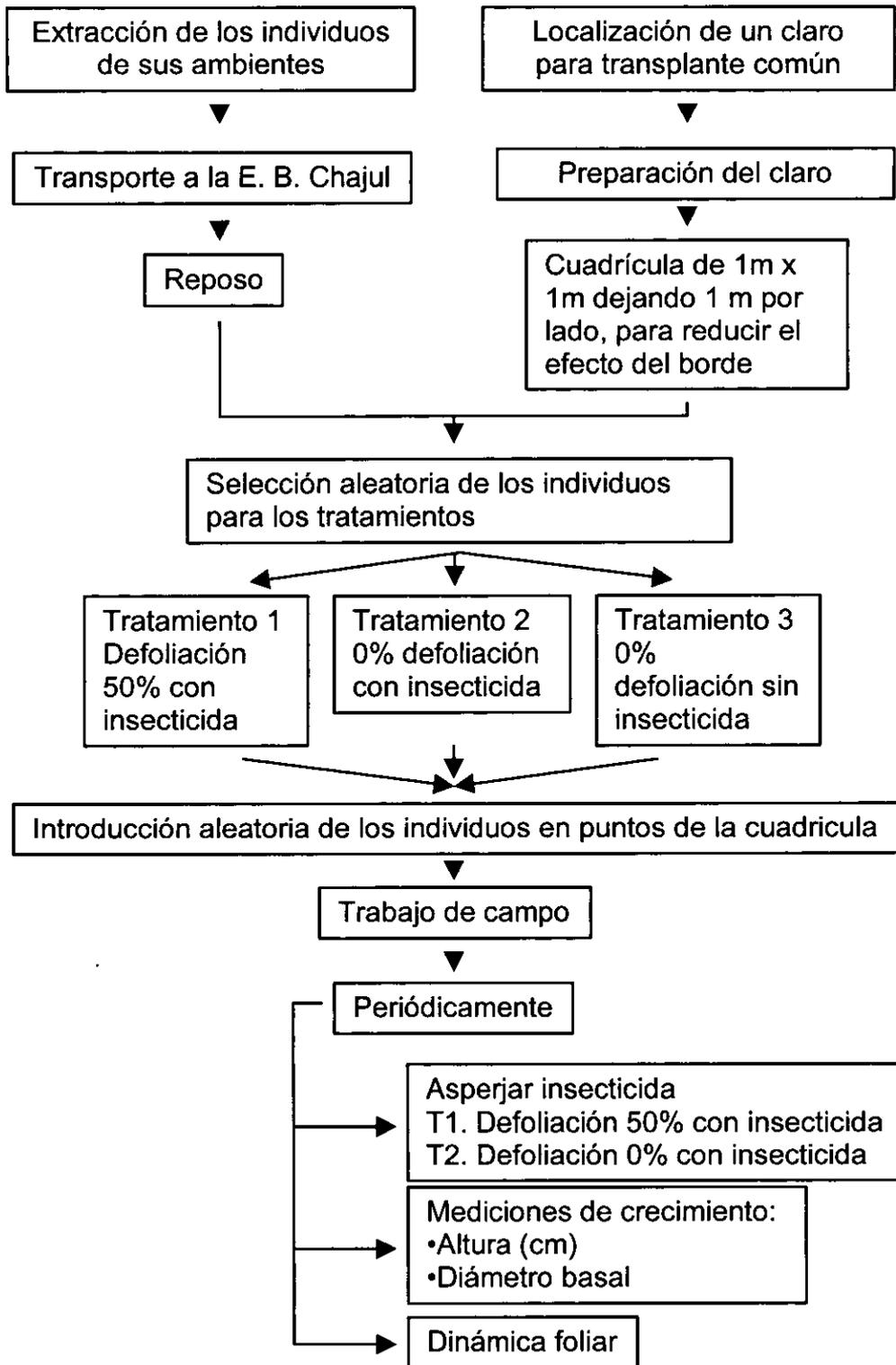


Figura 4. Diagrama del plan de trabajo empleado en el proyecto.

Tabla 5. Fechas de aplicación de la defoliación experimental y colecta de datos en el campo. Los símbolos de las especies se usaran en los capítulos sucesivos.

Especie	Abril 1996	Mayo	Junio	Julio 1	Julio 2	Agosto	Septiembre	Diciembre	Febrero 1997	Marzo
<i>Castilla elastica</i> (CAEL)	1	13	18	1	16	27	21	11	5	22
	0	42	78	91	106	148	172	253	309	354
<i>Brosimum alicastrum</i> (BRAL)	1	14	18	1	16	27	21	16	6	22
	0	43	78	91	106	148	172	258	310	354
<i>Schizolobium parahybum</i> (SCPA)	2	15	19	2	17	28	22	15	7	22
	0	43	78	91	106	148	172	256	310	353
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> (LOGU)	2	16	19	2	17	29	23	13	9	22
	0	44	78	91	106	148	172	253	311	352
<i>Psychotria</i> sp. (PSSP)			20	3	18	29	20	12	10	25
			0	13	28	70	94	174	233	276
<i>Psychotria chiapensis</i> (PSCH)			20	3	18	29	21	12	11	23
			0	13	28	70	91	174	234	274

Clave de las celdas

Fecha	Número de días desde la última medición.
Número de días acumulados	

Los datos que se tomaron como atributos del crecimiento fueron altura (del suelo al meristemo apical más alto) y diámetro basal del tronco (siempre medido al nivel del suelo). Las mediciones se hicieron a lo largo de un año (ver Tabla 5). Los datos obtenidos fueron analizados de dos formas para cada una de las especies, la primera como crecimiento en los atributos seleccionados (altura y diámetro), y la segunda forma como el incremento (medida final / medida inicial) en altura y diámetro. Para el primer caso los datos se analizaron mediante un análisis de varianza con medidas repetidas, utilizando el módulo GLM (que permite evaluar modelos lineales) del programa SAS (SAS Institute, ver. 6.03), y para el segundo caso se utilizó el mismo tipo de análisis pero sin la opción de medidas repetidas.

Resultados

Análisis general. Como era de esperarse, el factor tiempo resultó altamente significativo, para todas las especies del estudio (Tabla 6). Así mismo no se encontró un efecto significativo de la interacción tiempo x tratamiento en ninguna de las especies (Tabla 7).

Tabla 6. Análisis de varianza con medidas repetidas (Manova), según la prueba estadística de Wilk's Lambda para el efecto del tiempo en las especies del estudio.

Especie	Valor	F	Df	P
<i>Castilla elastica</i>	0.018	48.5	15	0.0001
<i>Brosimum alicastrum</i> *				
<i>Psychotria</i> sp.	0.019	26.67	15	0.0001
<i>Psychotria chiapensis</i>	0.010	18.02	15	0.0179
<i>Schizolobium parahybum</i>	0.004	114.23	15	0.0001
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	0.004	86.69	15	0.0001

* para *Brosimum alicastrum* no fue posible esta evaluación debido al número de datos.

Tabla 7. Análisis de varianza con medidas repetidas (Manova), según la prueba estadística de Wilk's Lambda para el efecto del tiempo x tratamiento en las especies del estudio.

Especie	Valor	F	Gf	P
<i>Castilla elastica</i>	0.26	1.5	15	0.28
<i>Brosimum alicastrum</i> *				
<i>Psychotria</i> sp.	0.17	2.45	15	0.1
<i>Psychotria chiapensis</i>	0.11	1.55	15	0.4
<i>Schizolobium parahybum</i>	0.32	0.97	15	0.54
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	0.08	4.37	15	0.03

* para *Brosimum alicastrum* no fue posible esta evaluación debido al número de datos.

Para el análisis de los incrementos, para todas las especies excepto *Brosimum alicastrum* en ambos atributos y *Schizolobium parahybum* en diámetros, un se manifestaron diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 8).

Tabla 8. Prueba de Scheffe para el incremento en altura y diámetro para cada una de las especies. Donde D= diferencias significativas entre tratamientos ($P=0.05$) y ND= no diferencias entre tratamientos.

Especie	Incremento en Altura	Incremento en Diámetro
<i>Castilla elastica</i>	ND	ND
<i>Brosimum alicastrum</i>	D	D
<i>Psychotria</i> sp.	ND	ND
<i>Psychotria chiapensis</i>	ND	ND
<i>Schizolobium parahybum</i>	ND	D
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	ND	ND

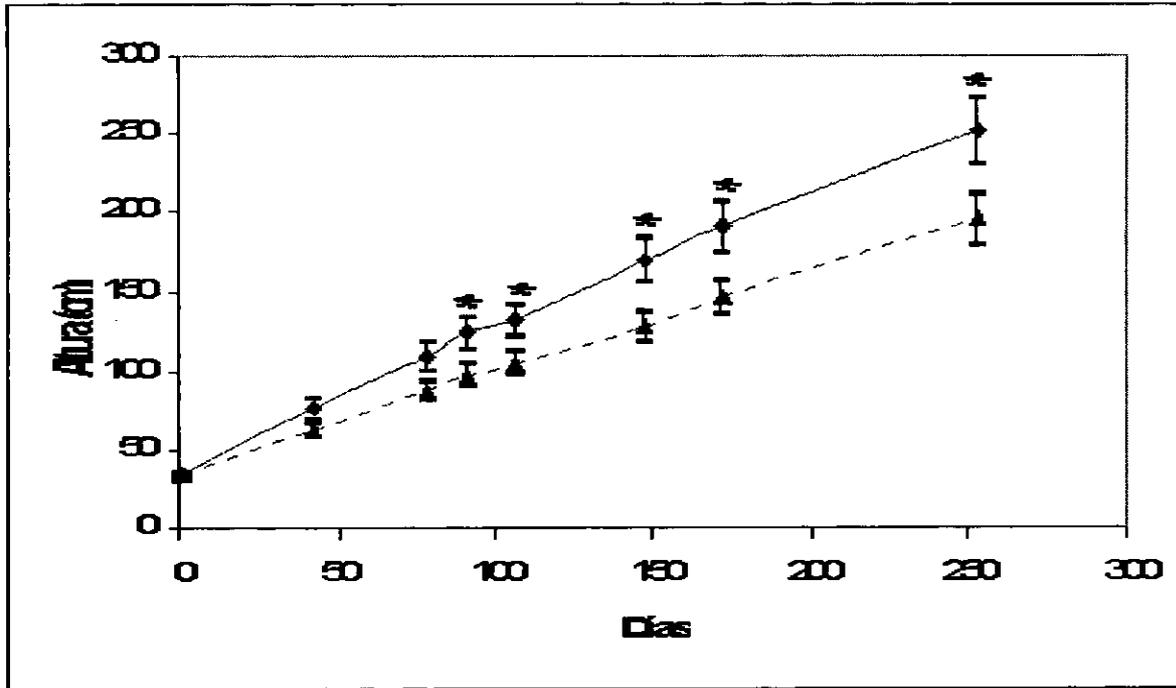
Crecimiento de las dos especies de Moráceas. El crecimiento en altura de la especie pionera, *Castilla elastica*, fue de más del doble, que el de la especie tolerante, *Brosimum alicastrum* (Fig. 5 a y b). Este resultado coincide con el esperado según la historia de vida

de las especies. El crecimiento (medido como altura). de *C. elastica* muestra que los individuos no defoliados crecieron más que los individuos defoliados, siendo las diferencias entre estos significativamente diferentes a partir de los 91 días de muestreo ($P=0.037$), aunque las plantas de ambos tratamientos iniciaron con una altura promedio estadísticamente indistinguible ($P=0.96$) (Fig. 5 a). Para el último registro, a los 253 días, las plantas no defoliadas resultaron ser un 35% más altas que las defoliadas (*i.e.*, 252 vs. 165.5 cm).

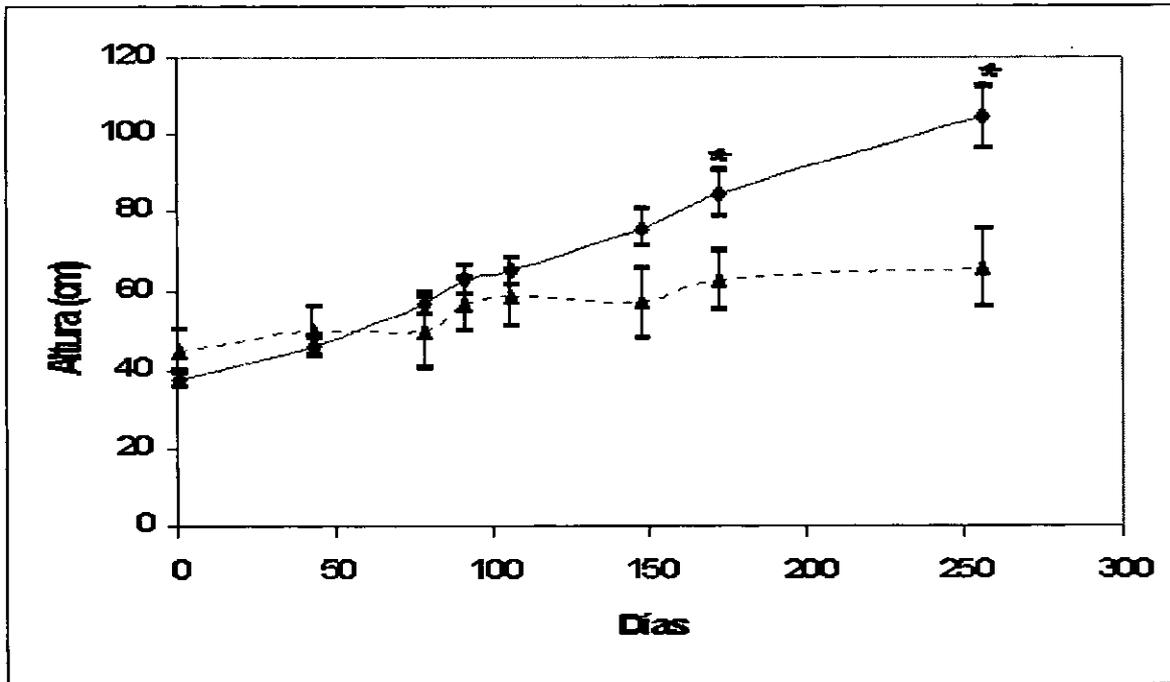
En la especie tolerante *Brosimum alicastrum*, los individuos también comenzaron con alturas comparables ($P=0.24$), y de igual forma, conforme pasaba el tiempo, las plantas no defoliadas alcanzaron una mayor altura que las defoliadas (Fig. 5 b), mostrando diferencias significativas hasta el séptimo muestreo (172 días). La variación en el crecimiento entre los individuos fue mayor en los individuos no defoliados.

El crecimiento en diámetro basal resultó afectado significativamente en ambas especies (Fig. 6 a y b). Tanto los individuos de la historia de vida pionera, como los de la tolerante inicialmente tenían diámetros comparables ($P=0.36$ y $P=0.77$, respectivamente). La especie pionera *C. elastica*, mostró diferencias a partir de los 78 días de aplicarse el tratamiento de defoliación, y los efectos se mantuvieron hasta el final del experimento, en el que las plantas no defoliadas alcanzaron en promedio un diámetro de 6.16 cm mayor que las plantas defoliadas ($P=0.03$).

El diámetro en la especie tolerante, también se vio afectado por el tratamiento, y las diferencias comenzaron a ser significativas a partir de los 148 días (Fig. 6 b), siendo mayor en los individuos testigo. Para el final del estudio, a los 256 días, la diferencia en diámetro en *B. alicastrum*, era notoria entre los dos tratamientos: 1.29 cm en promedio para los testigos y 0.84 cm para los defoliados ($P=0.0005$).

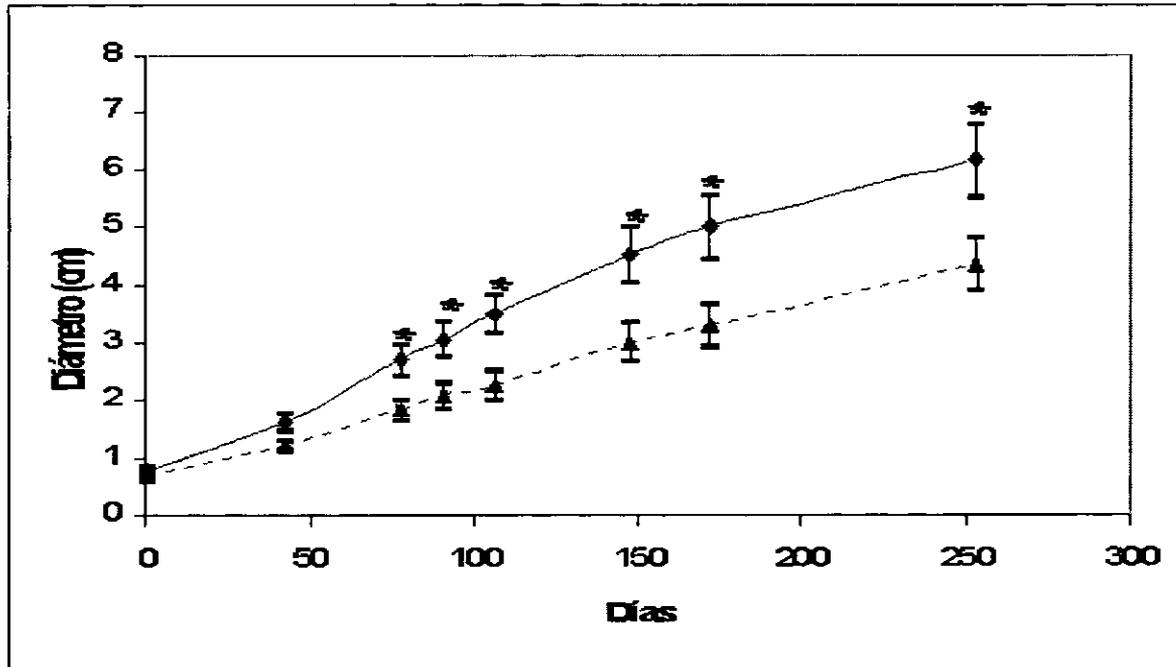


(a)

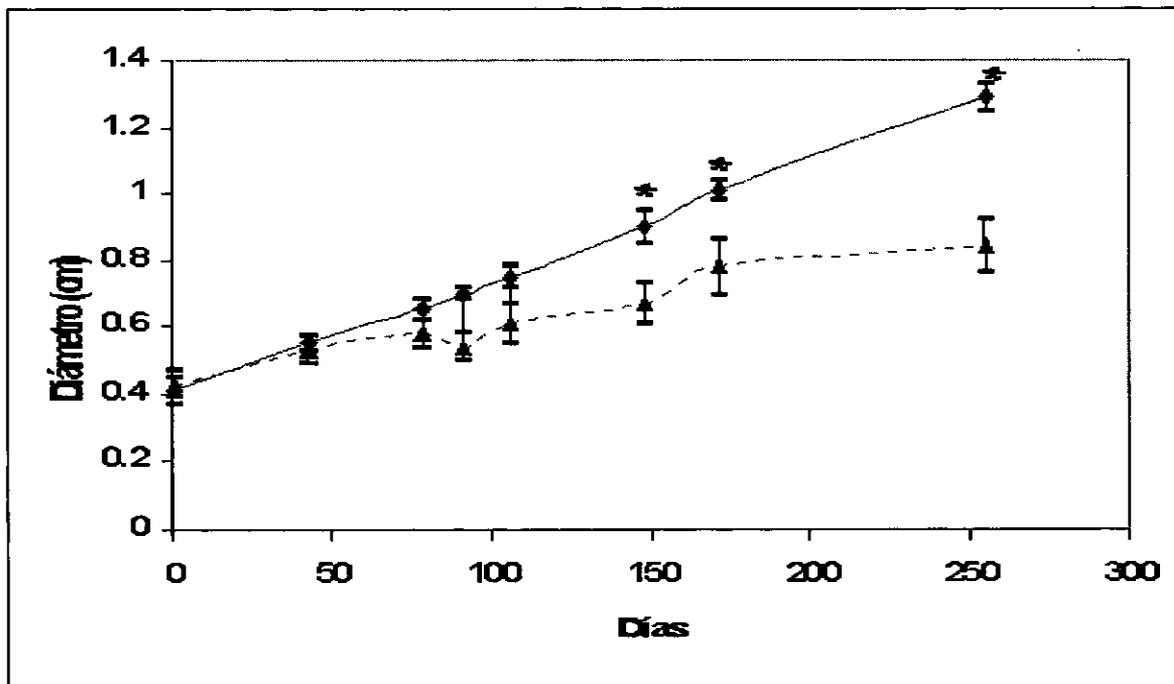


(b)

Figura 5. Crecimiento en altura en las dos especies de Moráceas, *Castilla elastica* (a) y *Brosimum alicastrum* (b), bajo los dos tratamientos de defoliación (◆ testigo, ▲ 50% defoliación). medio ($\pm EE$) (* $P < 0.05$) (GLM SAS Institute, ver. 6.03).



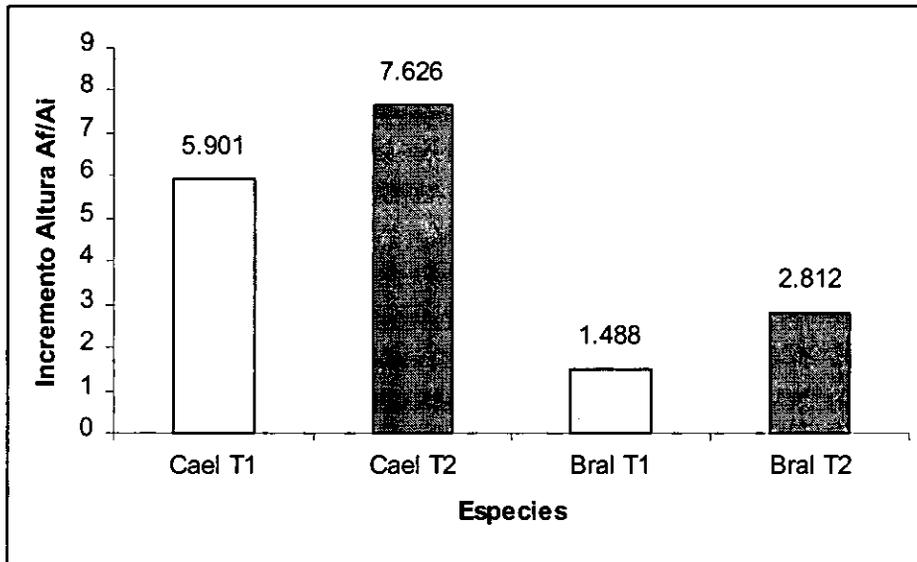
(a)



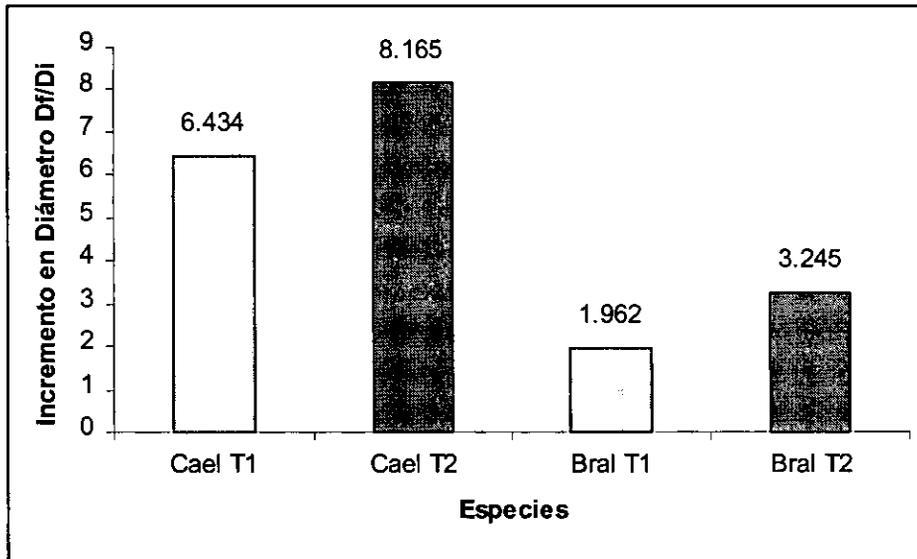
(b)

Figura 6. Crecimiento en diámetro en las dos especies de Moráceas, *Castilla elastica* (a) y *Brosimum alicastrum* (b), bajo los dos tratamientos de defoliación (◆ testigo, ▲ 50% defoliación). medio (\pm EE) (* $P < 0.05$) (GLM SAS Institute, ver. 6.03).

El incremento en los dos atributos (altura y diámetro) fue significativo para la especie tolerante (Fig. 7a), mientras que para la especie pionera (Fig. 7b) no. El incremento fue mayor en los individuos no defoliados y de igual forma en la especie con historia de vida pionera.



(a)



(b)

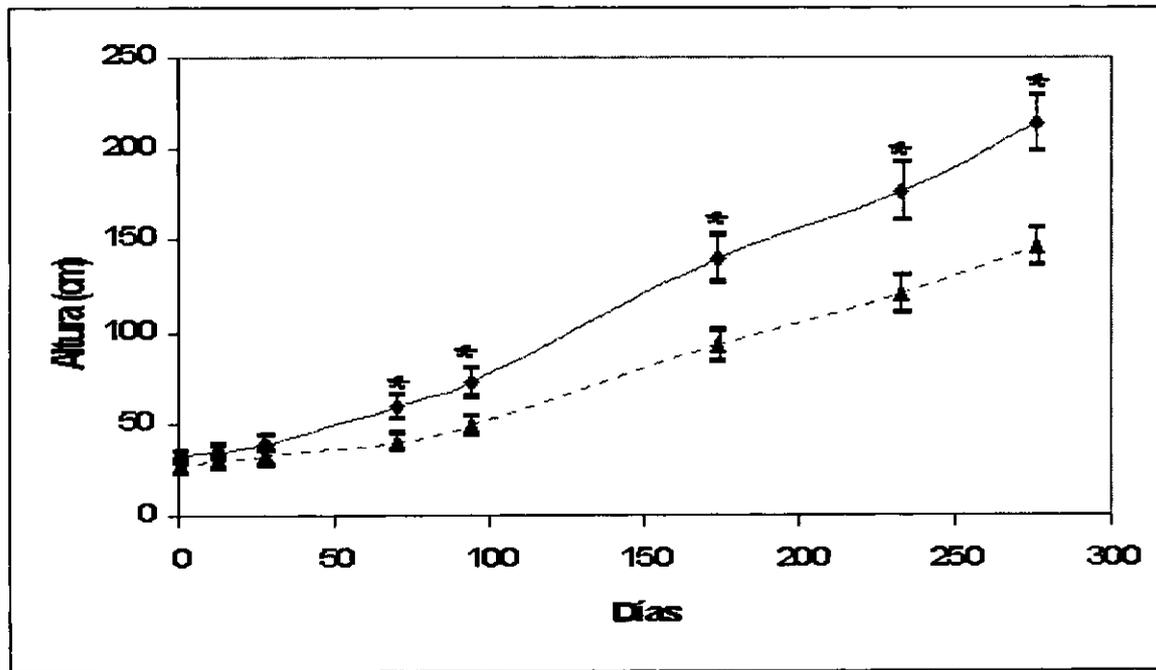
Figura 7. Gráficas de incrementos en altura (a) y diámetro (b), en las especies de la familia Moraceae, CAEL (*Castilla elastica*) y BRAL (*Brosimum alicastrum*). T1 corresponde al tratamiento de defoliación y T2 al tratamiento al testigo.

Crecimiento de las dos especies de Rubiáceas. El crecimiento en altura de la especie pionera, *Psychotria* sp., no fue mayor que el de su contraparte tolerante *Psychotria chiapensis* (Fig. 8 a y b). La especie pionera, *Psychotria* sp., que inicia con alturas comparables ($P=0.31$), mostró un incremento de altura mayor en los individuos testigo, a partir de los 70 días ($P=0.02$), el cual se mantuvo durante todo el estudio (Fig. 8 a), alcanzando alturas finales de 146.16 y 213.16 cm (plantas defoliadas y control, respectivamente.).

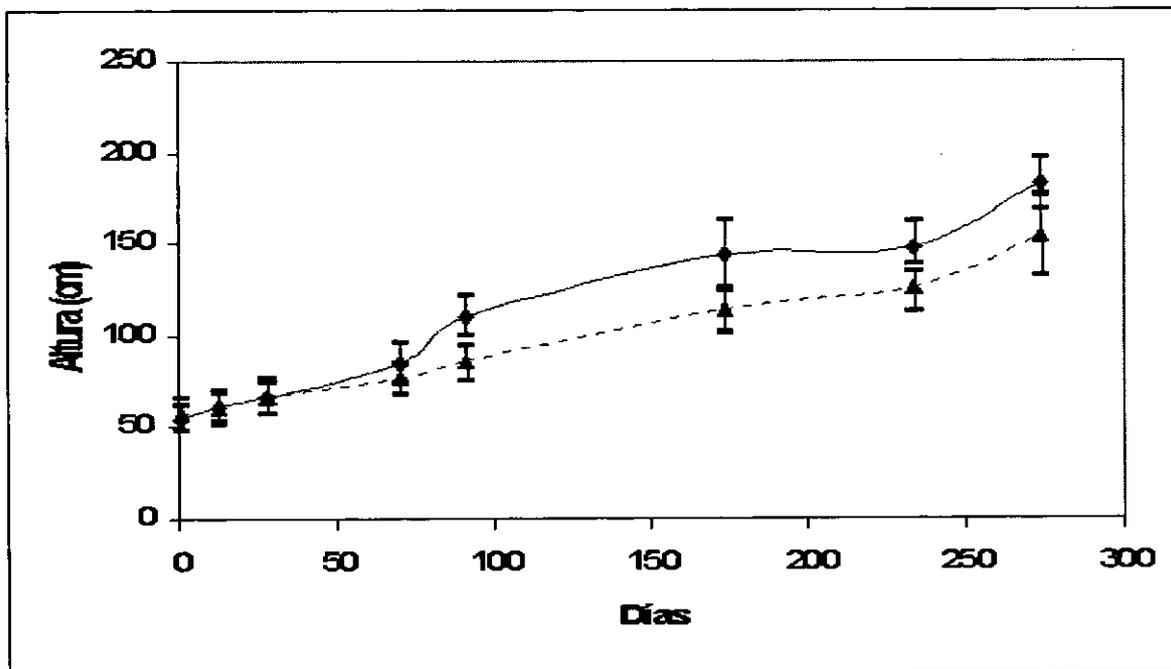
En contraste, la especie tolerante, *Psychotria chiapensis*, que inició ambos tratamientos con una altura promedio estadísticamente indistinguible ($P=0.83$), no manifiesta ningún efecto causado por la defoliación, en los 276 días que tuvo de duración el estudio aunque la curva de respuestas de las plantas defoliadas siempre está abajo a partir de los 28 días (Fig. 8 b).

Por otra parte, el crecimiento en diámetro basal para la especie pionera *Psychotria* sp., mostró un diferencias significativas entre tratamientos a partir de los 28 días ($P=0.02$), siendo mayor en los individuos no defoliados (Fig. 9a). Al igual que en el caso de la altura, el diámetro basal de la especie tolerante *Psychotria chiapensis*, no resultó afectado por la defoliación (Fig. 8b).

En el caso de los incrementos en altura (Fig. 10a) y diámetro (Fig. 10b) ninguna de las especies manifiesta diferencias significativas entre tratamientos.

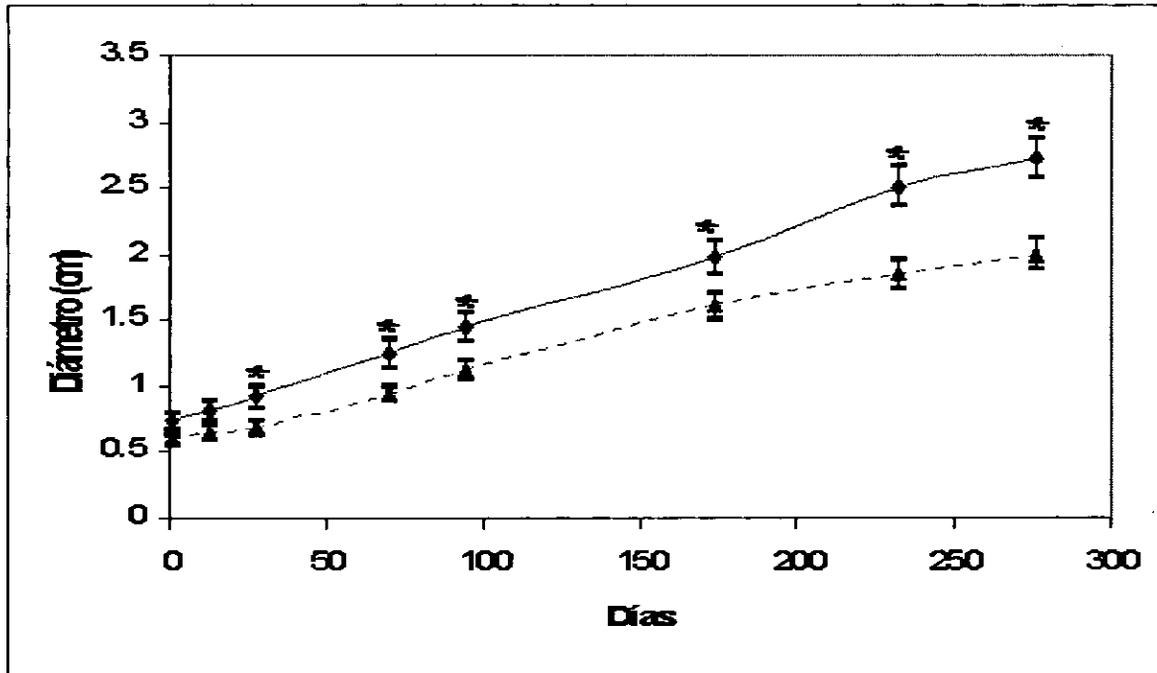


(a)

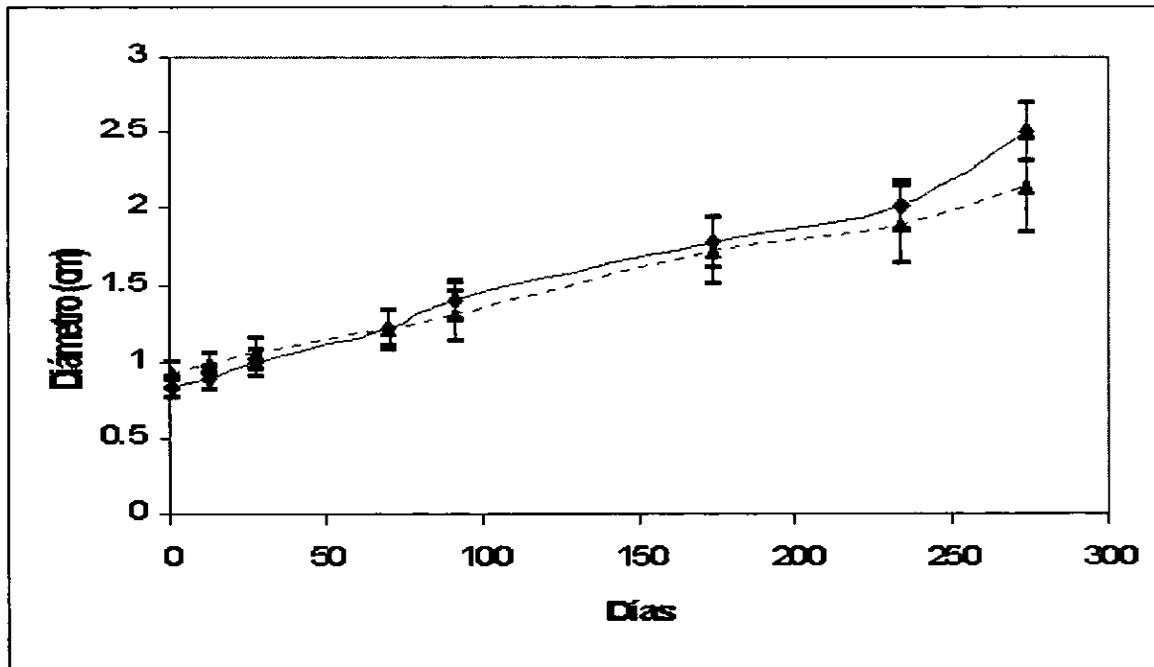


(b)

Figura 8. Crecimiento en altura en las dos especies de Rubiáceas, *Psychotria sp.* (a) y *Psychotria chiapensis* (b), bajo los dos tratamientos de defoliación (♦ testigo, ▲ 50% defoliación). Los datos corresponden al promedio (\pm EE) (* $P < 0.0$) (GLM SAS Institute, ver. 6.0.3).

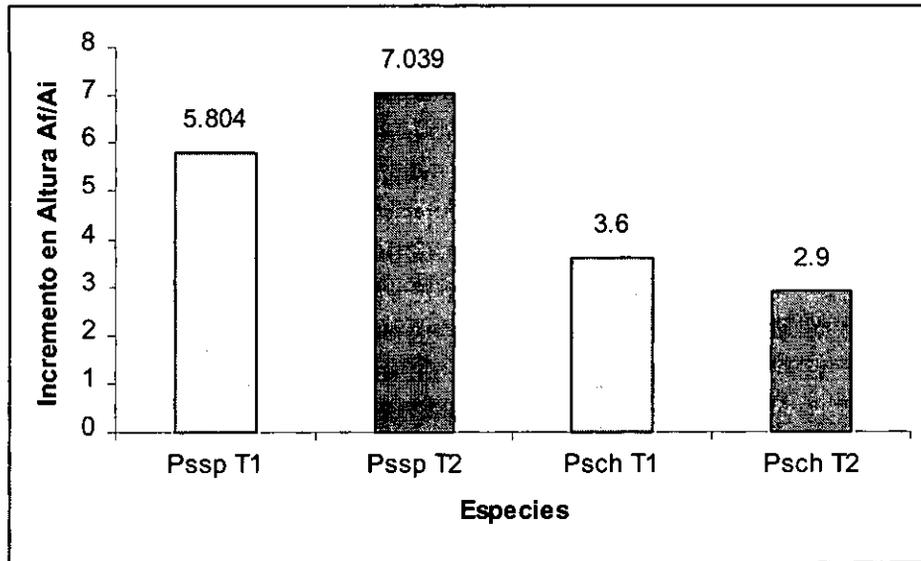


(a)

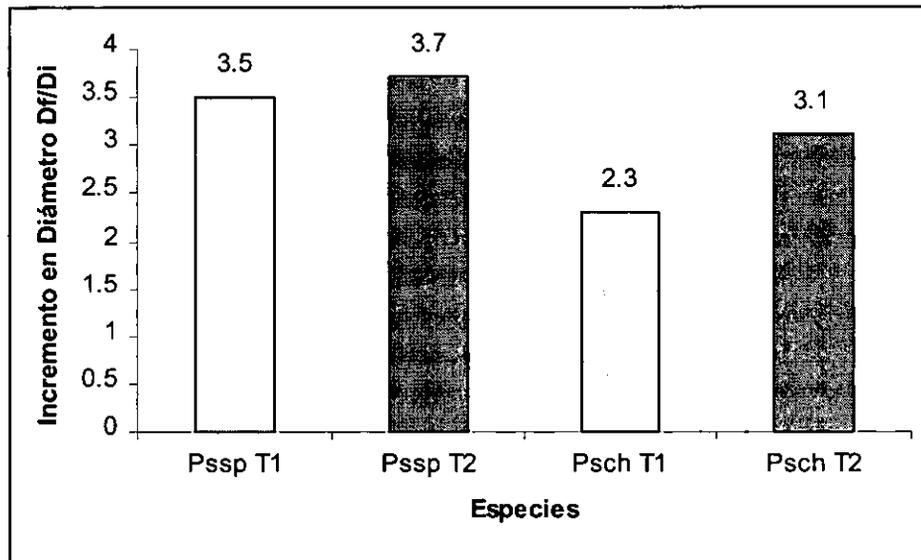


(b)

Figura 9. Crecimiento en diámetro en las dos especies de Rubiáceas, *Psychotria sp.* (a), y *Psychotria chiapensis* (b), bajo los dos tratamientos de defoliación (◆ testigo, ▲ 50% defoliación). Los datos corresponden al promedio (\pm EE) (* $P < 0.05$) (GLM SAS Institute, ver. 6.0.3).



(a)



(b)

Figura 10. Gráficas de incrementos en altura (a) y diámetro (b), en las especies de la familia Rubiaceae, Pssp (*Psychotria* sp.) y Psch (*Psychotria chiapensis*). T1 corresponde al tratamiento de defoliación y T2 al testigo.

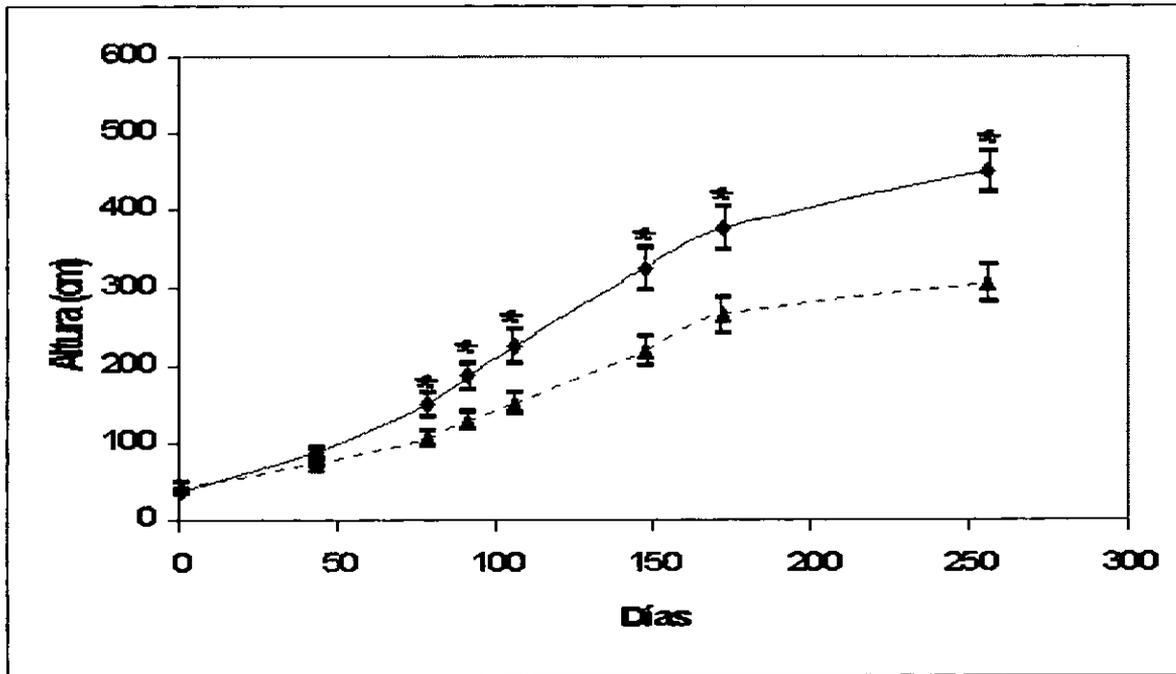
Crecimiento de las dos especies de Leguminosas. El crecimiento en altura de la especie pionera, *Schizolobium parahybum*, fue considerablemente mayor que el de su contraparte tolerante, *L. guatemalensis* (Fig. 11 a y b). En *S. parahybum*, las plantas de los dos

tratamientos iniciaron con una altura promedio estadísticamente indistinguible ($P=0.37$), las plantas no defoliadas desplegaron una mayor altura que las defoliadas, a lo largo de casi todo el período de estudio (Fig. 11 a). En el último registro, a los 256 días, las plantas testigo fueron en promedio 1.5 veces más altas que las defoliadas (*i.e.*, 450 vs. 300 cm, respectivamente). En contraste, en la especie tolerante *L. guatemalensis*, que inició en ambos tratamientos con plantas que tenían una altura comparable ($P=0.47$), el efecto de la defoliación no se manifestó en diferencias en altura en ninguno de los registros a lo largo de los 253 días de estudio (Fig. 11 b).

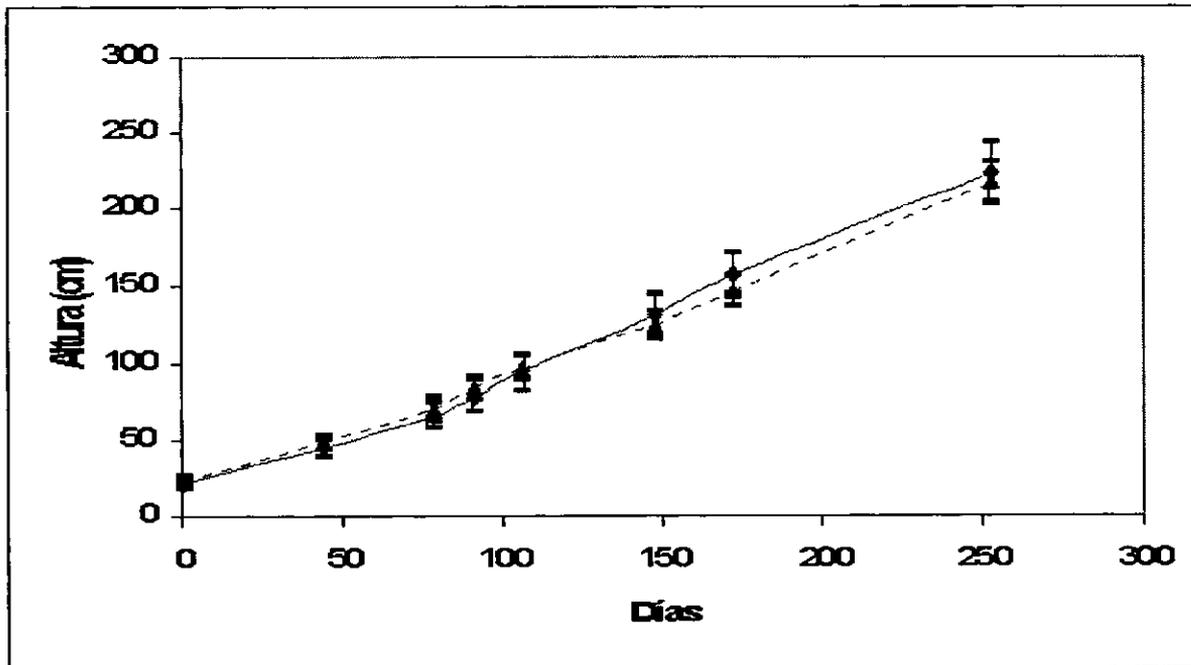
Por otra parte, el crecimiento en diámetro basal resultó significativamente afectado en las plantas defoliadas en la especie pionera *S. parahybum* (Fig. 12 a). Aunque las plantas de ambos tratamientos iniciaron con un diámetro similar ($P=0.24$), las diferencias se manifestaron a partir de los 43 días, y se mantuvieron marcadas hasta el final, en que las plantas testigo tuvieron un diámetro promedio de 6.4 cm, casi 1.5 veces mayor que las plantas defoliadas (4.5 cm) ($P=0.002$).

El diámetro de la especie tolerante, *L. guatemalensis* al igual que en el caso de la altura no resultó afectado por la defoliación (Fig. 12 b).

Los incrementos en altura (Fig. 13a) no fueron significativamente diferentes entre tratamientos, para ninguna de las especies, mientras que el incremento en diámetro (13b) para la especie pionera sí manifestó diferencias entre tratamientos, siendo el incremento mayor en los individuos no defoliados.

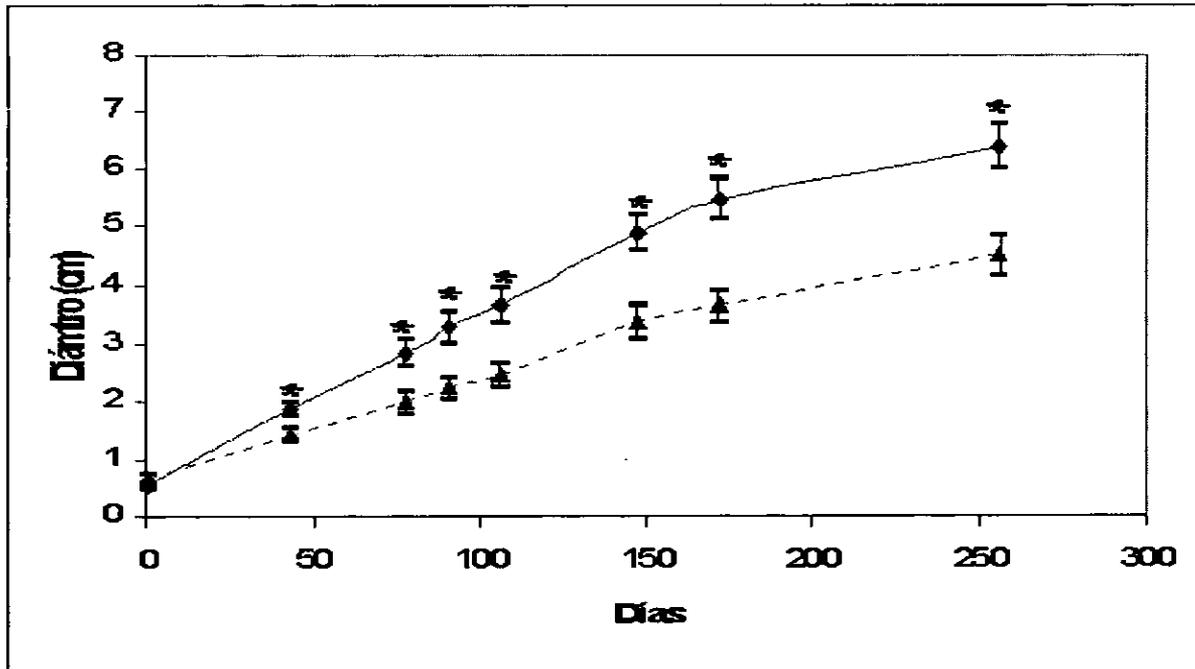


(a)

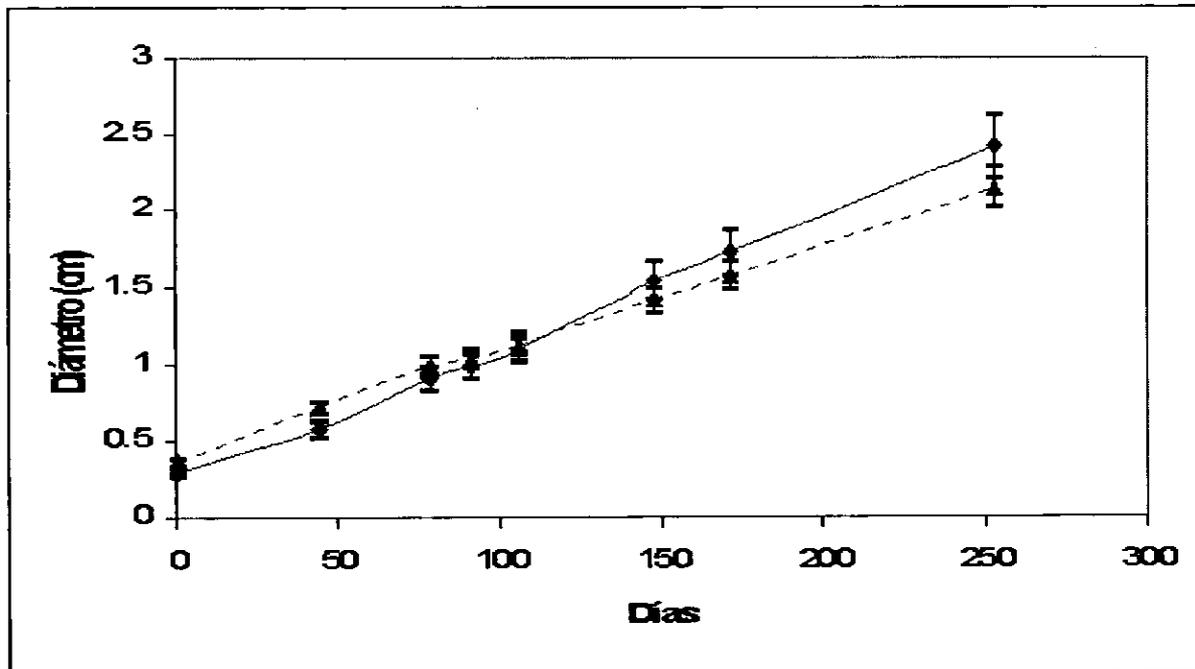


(b)

Figura 11. Crecimiento en altura en las dos especies de las leguminosas, *Schizolobium parahybum* (a) y *Lonchocarpus guatemalensis* (b), bajo los dos tratamientos de defoliación (◆ testigo, ▲ 50% defoliación). Los datos corresponden al promedio ($\pm EE$) (* $P < 0.05$) (GLM SAS Institute, ver. 6.0.3).

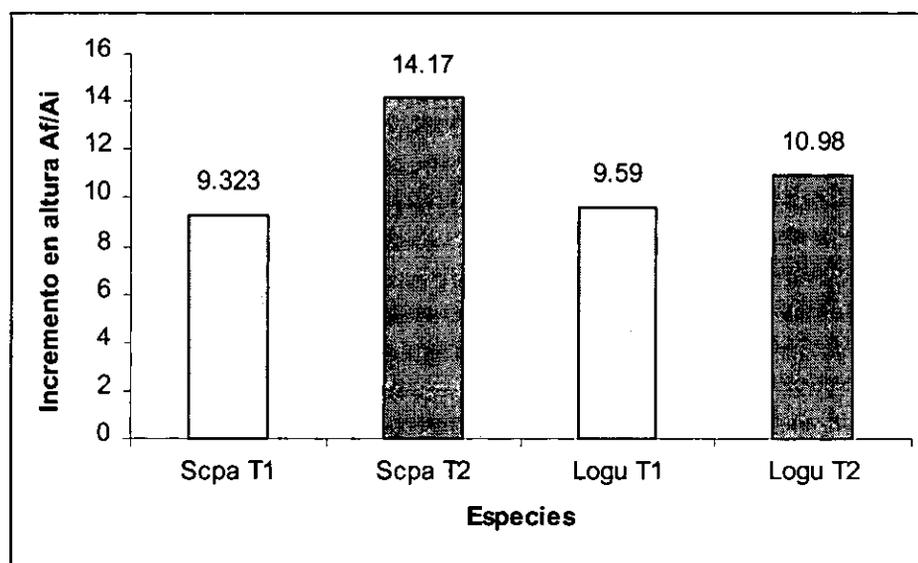


(a)

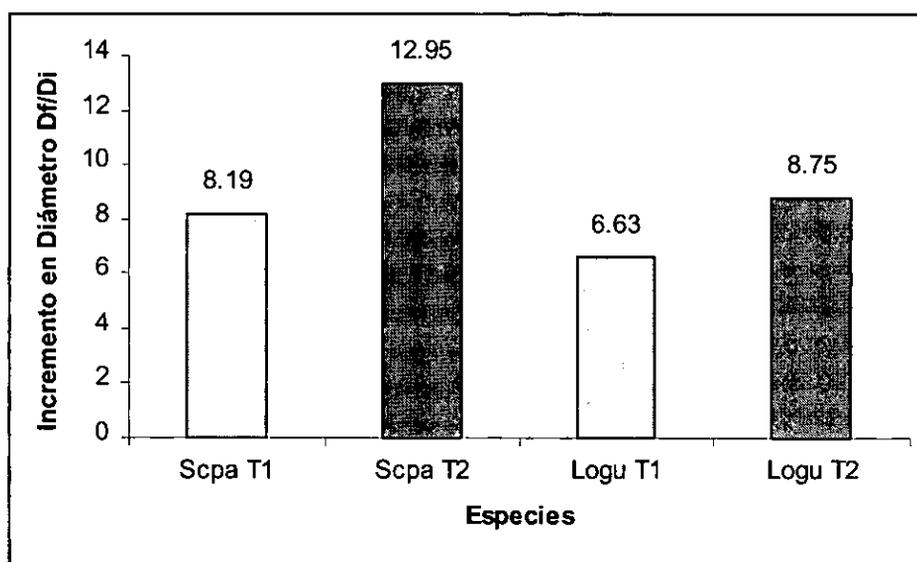


(b)

Figura 12. Crecimiento en diámetro en las dos especies de las leguminosas, *Schizolobium parahybum* (a). y *Lonchocarpus guatemalensis* (b), bajo los dos tratamientos de defoliación (◆ testigo, ▲ 50% defoliación). Los datos corresponden al promedio (\pm EE) (* $P < 0.05$) (SAS Institute, ver. 6.0.3).



(a)



(b)

Figura 13. Gráficas de incrementos en altura (a) y diámetro (b), en las especies de la familia *Leguminosae*, SCPA (*Schizolobium parahybum*) y LOGU (*Lonchocarpus guatemalensis*). T1 corresponde al tratamiento de defoliación y T2 al testigo.

Discusión

Los resultados de este experimento demuestran que, en general, como se esperaba, las especies pioneras desplegaron una mayor tasa de crecimiento relativo que las tolerantes. Considerando a las plantas testigo, la especie pionera de las Moraceae incrementó su altura por aproximadamente un factor de 9. En contraste, la especie tolerante apenas logró un incremento proporcional de 2.6 veces la altura inicial. Los resultados fueron similares para el par de especies de Rubiaceae, aunque las diferencias no fueron tan marcadas; un incremento proporcional del 1.45 en la especie pionera y 1.15 en la tolerante. En contraste en las especies de Leguminosae el incremento proporcional fue comparable, y apenas ligeramente superior en la especie pionera (1.5 vs. 1.02).

En el caso del crecimiento en diámetro los resultados fueron similares, aunque más marcados y persistentes en las especies.

Estos resultados confirman que la elección de las parejas de especies en las tres familias, con base en su historia de vida, permitió confirmar la hipótesis en cuanto a que reflejan tasas de crecimiento intrínseco contrastantes en condiciones de un jardín común. No parece haber estudios de especies pioneras y tolerantes bajo condiciones homogéneas en un ambiente natural. No obstante, algunos estudios bajo condiciones de exclusiones / Popma y Bongers 1988), y en condiciones no controladas de claros naturales (Coley 1983), ofrecen resultados similares que denotan la magnitud del contraste de crecimiento entre especies pioneras y tolerantes.

Además de lo satisfactorio de los contrastes en el crecimiento, existe evidencia de que la inversión en defensas entre las especies de crecimiento lento y rápido también contrastan en la dirección esperada. Por una parte, en el estudio de la magnitud de la

herbivoría natural en condiciones de campo en el sitio de estudio, las especies de rápido crecimiento de las tres familias mostraron niveles de daño significativamente mayores que sus contrapartes de crecimiento (R. Dirzo y R. Frías, datos no publicados). Además un estudio de la dureza del follaje (medido como la cantidad de peso requerida para romper la lámina foliar) en las seis especies estudiadas, demostró que dicho atributo es significativamente mayor en las tres especies de lento crecimiento, en comparación con sus contrapartes de rápido crecimiento (R. Dirzo, datos no publicados). Tal característica del follaje ha sido reportada como un buen indicador de la defensa mecánica y/o química en otras especies tropicales (Coley 1982, 1983) y templadas (Coley y Barone 1996).

Los contrastes en crecimiento, y potencialmente, en defensa, ofrecen los ingredientes necesarios para poner a prueba la hipótesis planteada para este estudio. Según mi predicción, las consecuencias negativas del daño por herbívoros (defoliación controlada en este caso), deberían reflejarse de manera más pronunciada en el caso de las especies de lento crecimiento. Hipotéticamente, la mayor inversión en defensa, y la menor capacidad de recambio de tejido asociada al lento crecimiento de las especies tolerantes, debería reflejarse en un mayor impacto sobre su crecimiento si hubiese herbívoros capaces de brincar la barrera defensiva fijadas por procesos evolutivos. En las Rubiaceae el crecimiento final en altura de las plantas defoliadas respecto a las testigo fue de un 69% en la especie pionera, mientras que en la especie fue de un 83%. En las Leguminosae el crecimiento relativo final en las plantas defoliadas respecto a las testigo fue 67% en la especie de rápido crecimiento, mientras que el valor correspondiente en la especie de lento crecimiento fue 98%, indicando un efecto negativo mínimo. Los resultados, fueron similares en el caso de crecimiento en diámetro basal. La excepción a este patrón fue la pareja de especies de Moraceae, en las que el efecto del crecimiento en diámetro fue similar

en las dos especies (63 y 65% en la especie lenta y rápida, respectivamente), y el crecimiento en altura fue más afectado en la especie tolerante (55%) que en la especie pionera (78%). No obstante, aún en las especies de esta familia, el efecto negativo sobre el crecimiento en altura se manifestó, significativamente, desde los 91 días en la especie de rápido crecimiento, y sólo hasta los 172 días en la especie de crecimiento lento. En suma, los resultados de este estudio proveen una evidencia marcada de que el crecimiento resultó ser más afectado en las especies que despliegan un mayor crecimiento intrínseco, y que teóricamente tendrían mayor capacidad de remplazo de tejido consumido por herbívoros (Coley 1985, Herms y Mattson 1992). Estos resultados son inesperados conforme a lo que predice la teoría de disponibilidad de recursos. La consistencia de los datos encontrados demanda estudios subsecuentes que permitan ofrecer explicaciones para ello. En principio, no es descartable que los resultados encontrados tengan una manifestación temporal restringida a un periodo como el del estudio, o a una etapa del ciclo de vida de las plantas correspondientes a individuos infantiles-juveniles como los utilizados en esta tesis.

Las variaciones ontogenéticas en la respuesta al ataque por herbívoros y la asignación a la defensa en plantas han sido encontradas en algunas especies de zonas templadas (Rersley y Whitham 1989). Independientemente de este posible efecto temporal, sería de valor analizar si en las condiciones experimentales de este estudio las plantas no hacen una inversión de recursos hacia la defensa según lo esperado teóricamente, y si ello determina los efectos sobre el crecimiento encontrado en esta investigación. Otra posible línea de investigación es la referente a las capacidades compensatorias de las plantas ante la defoliación. Es posible que las plantas de lento crecimiento desplegaran una capacidad de sobrecompensación fotosintética en respuesta a la herbivoría, tal como se ha encontrado en varias especies (Whitham *et al.*, 1991). Un análisis de la respuesta fotosintética

subsecuente a la defoliación, en plantas de lento y rápido crecimiento podría elucidar esta avenida del trabajo.

Finalmente, un resultado consistente de este trabajo es que la defoliación en general tuvo un efecto negativo sobre el crecimiento para todas las especies de este estudio, independientemente de la variación en la magnitud de este efecto entre especies. Estos hallazgos son comparables a los encontrados en otras especies tropicales (Coley 1983, Dirzo 1984, Núñez-Farfán y Dirzo 1991), y demuestran que la herbivoría a niveles cercanos al 50% de defoliación pueden afectar significativamente el crecimiento de las plantas tropicales y constituye un desafío ecológico para el desempeño de los mismos en su ambiente natural. En la medida que haya una variación intraespecífica en los niveles de daño, y tal variación tenga un componente genético, es de esperar que la herbivoría constituya un factor selectivo conducente a respuestas adaptativas en las plantas, como las defensas, mecánicas, químicas o fenológicas.

El realismo de este experimento, sobretodo por haberse desarrollado en condiciones naturales y la aplicación controlada de la defoliación que se logra en este estudio, en conjunto con las respuestas encontradas ofrecen rutas avenidas de investigación en la interacción planta-animal en sistemas tropicales, que merecen la pena continuarse.

EFFECTOS DE LA DEFOLIACIÓN EN LA DEMOGRAFÍA FOLIAR

EFFECTOS DE LA DEFOLIACIÓN EN LA DEMOGRAFÍA FOLIAR

Introducción

Los árboles, como la mayor parte de las plantas superiores y muchos invertebrados, tienen una construcción modular, compuesta de una serie de unidades de estructura o módulos (Harper 1986). Los módulos nacen y mueren, y es por ello que el crecimiento es un proceso que se puede analizar desde el punto de vista de su demografía. Este enfoque ha dado una nueva corriente en el estudio de las poblaciones de plantas, en el cual se considera a una planta como una metapoblación de partes repetidas llamadas módulos (Harper 1977, Jones y Harper 1987).

Para muchos sistemas planta-herbívoro, la mejor forma de estudiar a la planta es como una población de partes (Dirzo 1984) a la que se le pueden cuantificar todos los atributos poblacionales (estructura de edades, tasas de natalidad y mortalidad, etc.), y cuya dinámica se puede conocer de esta manera. La dinámica de las partes de la planta es resultado de las actividades metabólicas, fisiológicas y funcionales de los módulos que determinan la natalidad, mortalidad y longevidad de los mismos (Hartnett y Bazzaz 1983), determinadas tanto genéticamente como ambientalmente.

Las interacciones entre las plantas y los insectos herbívoros son muy estrechas, ya que tanto el consumidor como la planta dependen del follaje para sobrevivir. Es por este motivo que las interacciones planta-animal, en la que el consumidor tiene un ámbito de forrajeo a la escala de módulo están muy ligadas a la dinámica de las partes de la planta.

Cada hoja tiene cierta longevidad, que se ve afectada por las interacciones de las plantas con su medio físico y biótico. Entre los factores que más han relacionado con la caída de hojas (abscisión), se encuentran: (a) la capacidad asimiliativa (tasa fotosintética),

(b) el mantenimiento de la homeostasis (Addicot 1973), (c) el daño por herbívoros (Janzen 1976, Faeth 1981), (d) la composición química, y (e) las restricciones impuestas por el ambiente (Janzen 1976, Kikuzawa 1991, 1995).

Se sabe que las hojas pueden vivir desde algunos días hasta varios años (Coley y Barone 1996), y que tal variación a su vez se correlaciona con la historia de vida de las plantas y con su capacidad de crecimiento. Así, se espera que las plantas pioneras, con altas tasas de crecimiento y baja inversión en defensas tengan hojas con una longevidad foliar corta, y que plantas tolerantes tengan hojas muy longevas.

De acuerdo a estas correlaciones, contempladas en la teoría de disponibilidad de recursos (Coley *et al.* 1985), sería esperable que la dinámica de remplazo de hojas se afecte más marcadamente por la herbivoría en plantas de lento crecimiento, adaptadas a despegar una mayor resistencia al ataque por herbívoros. Las especies de rápido crecimiento, efectúan, experimentan una menor inversión en defensa y tienen mayor capacidad de remplazo de tejido dañado para compensar más activamente los efectos de la herbivoría.

En este capítulo pongo a prueba la predicción de que la dinámica foliar será afectada negativamente por efecto de la herbivoría (los parámetros demográficos a investigar de manera específica, son; la ganancia neta de hojas; la tasa de incremento de la población; y las tasas de natalidad y mortalidad foliar).

Específicamente, intento poner a prueba la predicción, derivada de la teoría de disponibilidad de recursos, de que la capacidad de reemplazar el tejido vegetativo (hojas) será menor en las especies pioneras que en las tolerantes. Así mismo, pretendo evaluar si el costo inherente de las hojas y su longevidad se ve afectada por condiciones de defoliación experimental.

Método

Para conocer la demografía foliar de las plantas control y experimentales usadas en el capítulo anterior, se les midieron el número de hojas, nacidas y muertas, en las fechas señaladas en la Tabla 5. En cada censo se registró y se marcó, cada una de las hojas nacidas entre el día de la toma de datos y el censo anterior. Estos datos fueron registrados en esquemas individuales, en los que se detalla la posición de la hoja.

A partir de los esquemas de cada uno de los individuos de las especies del estudio, se siguió periódicamente a cada una de las hojas lo que nos permitió conocer con certeza en algunos casos el periodo de tiempo en el que nacieron o murieron éstas hojas.

La dinámica foliar fue seguida diariamente marcando las hojas individualmente, y anotando su posición dentro de la copa. Los datos registrados específicamente fueron los siguientes: (a) número de hojas por planta, (b) número de hojas nuevas, (c) número de hojas muertas. A partir de estos datos, se calcularon los siguientes parámetros: (a) cambio neto (CN), (b) tasa de incremento (TI), (c) porcentaje de natalidad (PN), y (d) porcentaje de mortalidad (PM). Estos parámetros se calcularon mediante las siguientes ecuaciones:

$$\text{CN} = \text{Número de hojas al final de experimento} - \text{número de hojas al inicio del experimento}$$

$$\text{TI} = \frac{\text{Número de hojas vivas al final del período por planta}}{\text{Número de hojas vivas al inicio del período por planta}}$$

$$\text{PN} = \frac{\text{Número de hojas nacidas en todo el período por planta}}{\text{Número total de hojas en todo el período por planta}}$$

$$\text{PM} = \frac{\text{Número de hojas muertas en todo el período por planta}}{\text{Número total de hojas en todo el período por planta}}$$

La longevidad foliar se calculó a partir del número de días transcurridos entre cada medición. Con base en los días transcurridos se calculó un promedio de producción foliar, y se estimó la edad de las hojas nacidas entre cada censo.

El conocer la diferencia de días entre los nacimientos de las hojas permitió a su vez, relacionar la tasa de natalidad con la tasa de mortalidad. Este procedimiento fue periódicamente comprobado calculando la producción foliar dependiendo el período para evitar al máximo un error en los datos. Las hojas de las que se tenía clara certeza del día de su nacimiento fueron las que utilizamos como indicadores, para la cuantificación del número de días transcurridos desde su nacimiento hasta el día de su muerte.

Se construyeron pruebas de χ^2 para comprobar la hipótesis de no asociación entre la defoliación y la producción foliar; esto fue para corroborar si el número de hojas al inicio y al final del experimento era diferente entre los tratamientos de defoliación y no defoliación.

La sobrevivencia, fue interpretada como el curso temporal del número de individuos sobrevivientes de la primera cohorte, a través del tiempo.

Resultados.

Dinámica de las poblaciones de hojas para la familia Moraceae. Los parámetros de tabla de vida y dinámica foliar para la especie pionera esta familia, *Castilla elastica* (Tabla 9 a), muestran que los individuos no defoliados tuvieron un incremento notable en el número de hojas en comparación con los individuos no defoliados (3033 vs. 2212 respectivamente). Dicha tendencia es consistente con el incremento poblacional, que fue mayor para las plantas testigo (42.18 vs. 30.72).

Tabla 9. Parámetros de la tabla de vida y dinámica foliar para las plantas de la familia Moraceae sujetos a dos tratamientos de defoliación.

a) *Castilla elastica*

Atributos	Tratamiento 1 (T1) Defoliado	Tratamiento 2 (T2) No defoliado
No. Hojas iniciales (a)	72	70
No. Hojas final(b)	2212	3033
Cambio neto (b-a)	2140	2963
Tasa de incremento (b/a)	30.72	43.32
Σ hojas nacidas	2858	4240
Σ hojas muertas	782	1277
Longevidad foliar (días)	85.22	75.42
Número total de hojas producidas	2775	4310
Porcentaje de mortalidad	25.87	29.86
Porcentaje de natalidad	97.40	98.37

b) *Brosimum alicastrum*

Atributos	Tratamiento 1 (T1) Defoliado	Tratamiento 2 (T2) No defoliado
No. Hojas iniciales (a)	34	46
No. Hojas final(b)	223	299
Cambio neto (b-a)	189	253
Tasa de incremento (b/a)	6.5	6.5
Σ hojas nacidas	264	356
Σ hojas muertas	75	103
Longevidad foliar (días)	+354	+354
Número total de hojas producidas	298	402
Porcentaje de mortalidad	25.16	25.62
Porcentaje de natalidad	88.59	88.55

(b)

El número de hojas nacidas fue mayor en las plantas testigo (4240 vs. 2858), pero en este tratamiento ocurrieron más muertes (1277 vs. 782), lo cual se refleja en que los porcentajes de natalidad y mortalidad son parecidos. si hubo una asociación entre la defoliación y la producción foliar ($\chi^2 = 4.1$; $P < 0.05$; Tabla 10a)

Para la especie tolerante, *Brosimum alicastrum*, los parámetros de dinámica foliar y tabla de vida (Tabla 9b) denotan que los números iniciales de hojas, para el tratamiento de defoliación y para los testigo (34 vs. 46) mantienen la misma diferencia que los números de hojas al final del experimento (223 vs. 302). Esto se ve claramente en las tasas de incremento, que para ambos parámetros fue de 6.5.

Relacionando el número de hojas nacidas (356 vs. 264) y de hojas muertas (100 vs. 75) para las plantas testigo y defoliadas (respectivamente) con el número total de hojas producidas, encontré que los porcentajes de natalidad (88.55 vs. 88.59) y mortalidad (25.62 vs. 25.16) para ambos tratamientos son similares. No hubo una asociación entre la defoliación y el número de hojas producidas ($\chi^2 = 1.37 \times 10^{-5}$; $P > 0.05$), ya que los datos de hojas observadas fueron muy similares a los esperados en los dos tratamientos (Tabla 10b).

El número de reclutamientos, muertes e incremento poblacional (ganancia = reclutamientos - muertes) para ambas especies nos ofrece un indicador de cómo cambian las poblaciones de hojas, bajo ambos tratamientos (Fig.14). En la especie pionera, *Castilla elastica*, hay un mayor reclutamiento de hojas que en la especie tolerante, *Brosimum alicastrum*. En *Castilla elastica* las plantas de ambos tratamiento muestran dinámicas similares, esto es en los mismos tiempos de toma de datos que concuerdan con diferentes épocas del año, ambos tratamientos siguen los mismos patrones.

Tabla 10. Tablas de contingencia para evaluar la hipótesis de no asociación entre defoliación y producción foliar, entre individuos defoliados y testigo, entre el tiempo inicial (T0) y final (T7), para las especies de la familia Moraceae. (valores observados/esperados).

(a) *Castilla elastica* ($\chi^2 = 4.1$; $P < 0.05$)

	Defoliado	No defoliado	Σ
T0	72/60.2	70/81.7	142
T7	2212/2223.79	3033/3021.2	5245
Σ	2284	3103	5387

(b) *Brosimum alicastrum* ($\chi^2 = 1.37 \times 10^{-5}$; $P > 0.05$)

	Defoliado	No defoliado	Σ
T0	34/33.98	46/46.01	80
T7	223/223.01	302/301.98	525
Σ	257	348	605

En el número de hojas por individuo, entre los días 91 y 106 ambos tratamientos manifiestan un decremento en el número de hojas, las cuales son repuestas para el censo realizado el día 148, después de este incremento notable de hojas vuelve a haber un decremento en ambos tratamientos, el cual es seguido de nuevo por aumento para el censo del día 253. Estos altibajos en el número de hojas por individuo, son muy similares entre los tratamientos.

La ganancia foliar fue siempre mayor en los individuos no defoliados, y para ambos tratamientos siempre se mantuvo positiva, esto es, hubo siempre mayor número de reclutamientos que de muertes en cada censo.

En el caso de la especie tolerante *Brosimum alicastrum*, el tratamiento de defoliación (Fig. 14 c) y el testigo (Fig. 14 d) no exhibieron un patrón tan claramente definido como su contraparte pionera, pero si de nuevo, analizamos a detalle la dinámica, observamos el mismo patrón, del día 1 al 78, un considerable aumento en el número de hojas, seguido por dos periodos de decremento y de nuevo una recuperación para el día 148, seguida por una disminución, que antecede a un nuevo aumento en el número de

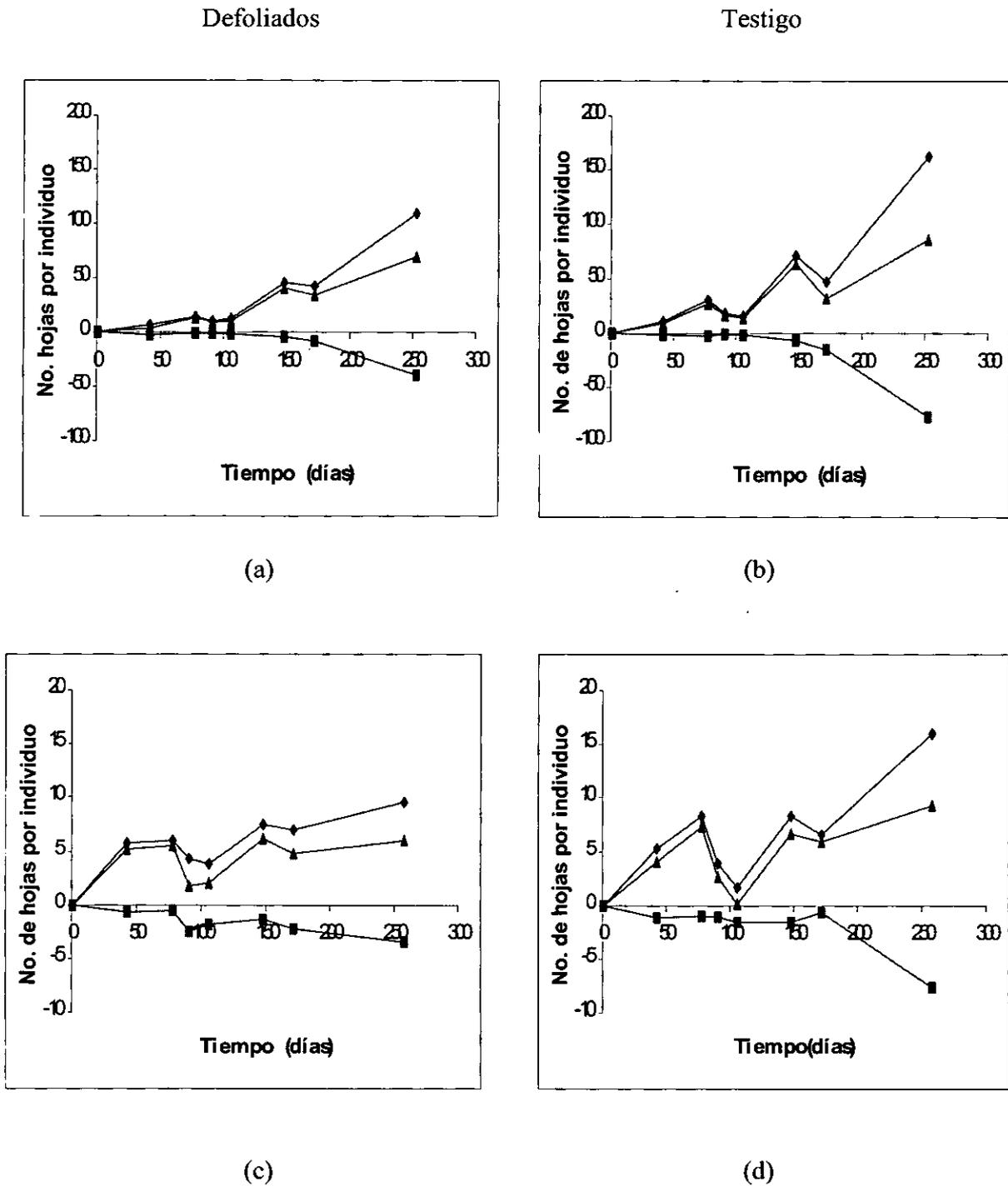


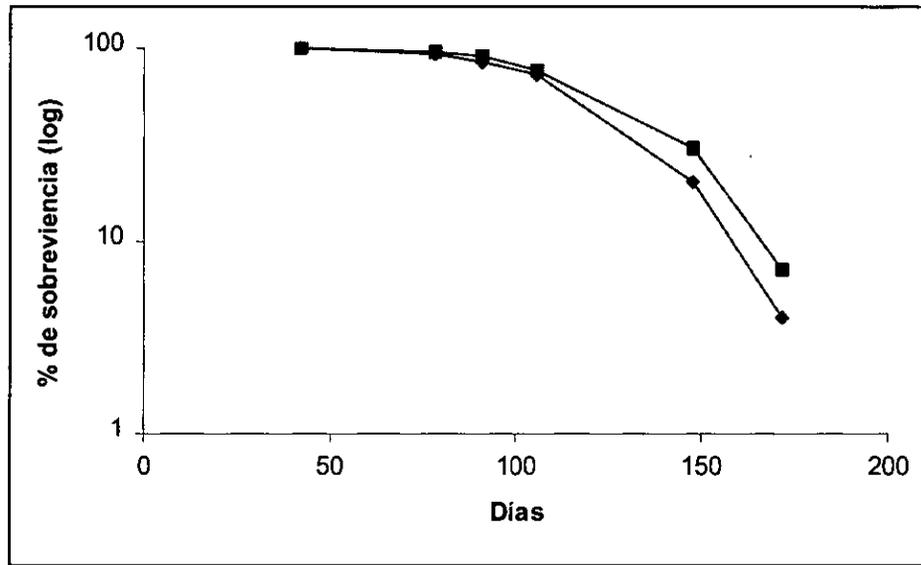
Fig. 14. Curvas de la dinámica temporal de hojas en las dos especies de la familia Moraceae (a) y (b) representan a la especie pionera, *Castilla elastica*; tratamiento de defoliación (a) y testigo (b), (c) y (d) representan a la especie tolerante, *Brosimum alicastrum*; tratamiento de defoliación (c) y testigo (d) (◆ reclutamientos, ■ muertes, ▲ ganancia).

hojas. También al igual que su contraparte pionera la ganancia es mayor en los individuos testigo, y esta es resultado de el equilibrio entre muertes y reclutamientos. los defoliados que en los testigo (118 vs. 57).

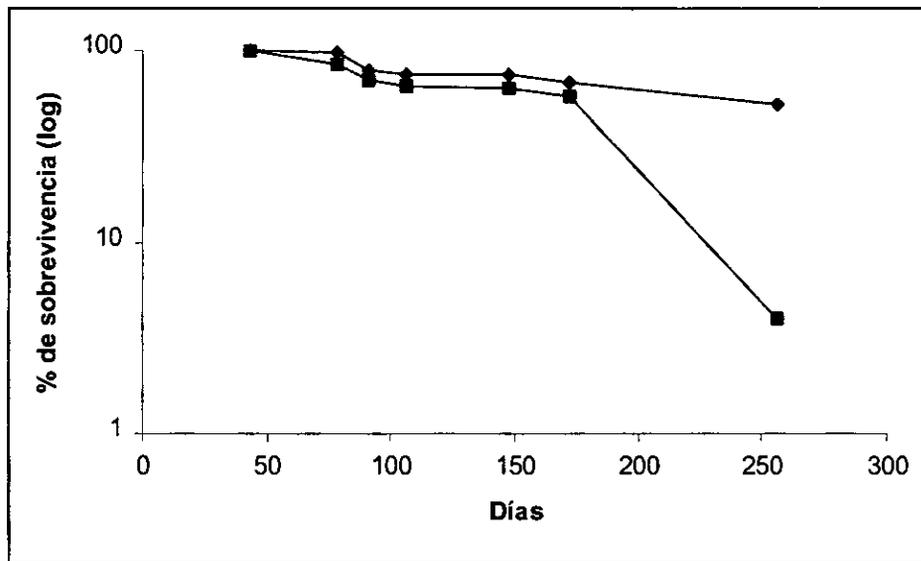
La sobrevivencia de las hojas de las dos especies de la familia Moraceae se muestra en la Figura 15. Las hojas de la especie tolerante sobrevivieron mas que las hojas de la especie pionera, considerando la sobrevivencia entre tratamientos, se observa que en los defoliados, contrariamente a lo sucedido en la especie tolerante.

La longevidad foliar fue significativamente mayor (85.22 vs. 75.42 días) en las plantas testigo que en las plantas defoliadas de *C. elastica* ($t=3.85$; $P<0.001$). En la especie de plantas de crecimiento lento, *B. alicastrum*, la longevidad de las hojas de la cohorte analizada sobrepasó el tiempo de este estudio (354 días) sin mostrar efecto en las plantas de los dos tratamientos.

Dinámica de las poblaciones de hojas para la familia Rubiaceae. Para la especie pionera *Psychotria* sp (Tabla 11 a), observé que el aumento de los números de hojas iniciales (80 vs. 90) y finales (467 vs. 549) para los individuos de ambos tratamientos tuvo un incremento proporcional a los número iniciales (5.83 vs. 6.1). No hubo un efecto significativo del tratamiento sobre el número de hojas producidas (Tabla 12a). La relación entre el número de hojas nacidas y muertas fue similar para los individuos testigos y defoliados (642/183 vs. 529/142). Así mismo los porcentajes de natalidad (87.17 vs. 86.86) y mortalidad (25 vs 23.31) también fueron muy similares entre los individuos no defoliados y los defoliados respectivamente.



(a)



(b)

Fig. 15. Curvas de sobrevivencia de hojas (Cohorte T2) de las plantas de las dos especies de la familia Moraceae (◆ defoliadas, ■ testigo), (a) *Castilla elastica*, (b) *Brosimum alicastrum*.

Tabla 11. Parámetros de la tabla de vida y dinámica foliar para la familia Rubiaceae, sujetos a dos tratamientos de defoliación.

a) *Psychotria* sp

Atributos	Tratamiento 1 (T1) Defoliado	Tratamiento 2 (T2) No defoliado
No. Hojas inicial (a)	80	90
No. Hojas final(b)	467	519
Cambio neto (b-a)	387	459
Tasa de incremento (b/a)	5.83	6.1
Σ hojas nacidas	529	612
Σ hojas muertas	142	183
Longevidad foliar (días)	148.04	151.97
Número total de hojas producidas	609	732
Porcentaje de mortalidad	23.31	25
Porcentaje de natalidad	86.86	87.77

b) *Psychotria chiapensis*.

Atributos	Tratamiento 1 (T1) Defoliado	Tratamiento 2 (T2) No defoliado
No. Hojas inicial (a)	319	173
No. Hojas final(b)	2349	2602
Cambio neto (b-a)	2030	2429
Tasa de incremento (b/a)	7.36	15.04
Σ hojas nacidas	2350	2703
Σ hojas muertas	320	274
Longevidad foliar (días)	212.41	192.82
Número total de hojas producidas	2669	2876
Porcentaje de mortalidad	11.98	9.5
Porcentaje de natalidad	88.04	93.98

En el caso de la especie tolerante, *Psychotria chiapensis*, al analizar los números iniciales y finales de hojas, encontramos que el incremento (relación de número inicial entre número inicial de hojas) mostró un incremento proporcional al número inicial que fue considerablemente mayor en las plantas testigo que en las defoliadas (15.04 vs 7.36, respectivamente).

Se encontraron diferencias significativas en la producción foliar entre tratamientos ($\chi^2=52.94$; $P<0.001$) (Tabla 12 b). Nacieron más hojas (2703 vs.2350) y murieron menos (274 vs. 320) en los individuos no defoliados. Los porcentajes de natalidad y mortalidad fueron mayor y menor, respectivamente, en las plantas testigo.

Tabla 12. Tablas de contingencia para evaluar la hipótesis de no asociación entre defoliación y producción foliar, entre individuos defoliados y testigo, entre el tiempo inicial (T0) y final (T7), para las especies de la familia Rubiaceae. (valores observados/esperados).

(a) *Psychotria sp.* ($\chi^2 =0.059$; $P>0.05$)

	Defoliado	No defoliado	Σ
T0	80/78.4	90/91.59	170
T7	467/468.59	549/547.4	1016
Σ	547	639	1186

(b) *Psychotria chiapensis* ($\chi^2 =54.94$; $P<0.001$)

	Defoliado	No defoliado	Σ
T0	319/241.16	173/250.83	492
T7	2349/2426.16	2602/2524.16	4951
Σ	2668	2775	5443

La longevidad promedio en las plantas testigo y defoliadas de ambas especies no difirió significativamente ($t=0.36$, $P>0.36$ en *Psychotria sp.*, y $t= 0.937$, $P>0.2$ en *Psychotria chiapensis*).

La dinámica foliar medida en términos de ganancia neta fue mayor en los individuos no defoliados fue mayor en los individuos no defoliados de ambas especies de esta familia. En los individuos defoliados de la especie pionera *Psychotria* sp. el cambio neto siempre fue positivo (Fig. 16 a) mientras que en las plantas testigo (Fig. 16b), en el cuarto censo (70 días), hubo un mayor número de muertes que de reclutamientos, por lo que la ganancia neta fue negativa. A pesar de que en dicho periodo la ganancia neta para los individuos defoliados fue mayor que cero, globalizando la ganancia neta, ésta fue consistentemente mayor en las plantas testigo que en las defoliadas.

En *Psychotria chiapensis*, los individuos defoliados (Fig. 16c) y no defoliados (Fig. 16d) siempre presentaron una ganancia neta positiva. Por lo general, los individuos no defoliados tuvieron una ganancia neta mayor que los defoliados.

Cabe señalar que durante todos los censos, los individuos de ambos tratamientos en las dos especies siguen exactamente los mismos patrones en cuanto a ganancia a lo largo del estudio. En *Psychotria* sp. (Fig. 16a y b), después del inicio del experimento (día 1), sigue un aumento en el número de hojas por individuo (día 13), seguido de un decremento (día 28), un aumento (día 70), un decremento (día 94) y en los últimos tres censos (del día 174 a 276) ambos tratamientos aumentan sus números de hojas. Este efecto es similar la especie tolerante *Psychotria chiapensis* (Fig. 16c y d), en los dos tratamientos. En el tratamiento de defoliación es consistente el aumento en el número de hojas a lo largo de los 274 días del estudio, de igual forma se manifiesta la ganancia en los individuos testigo, con la excepción de que en el día 234 el número de hojas fue menor que en el censo anterior (día 174).

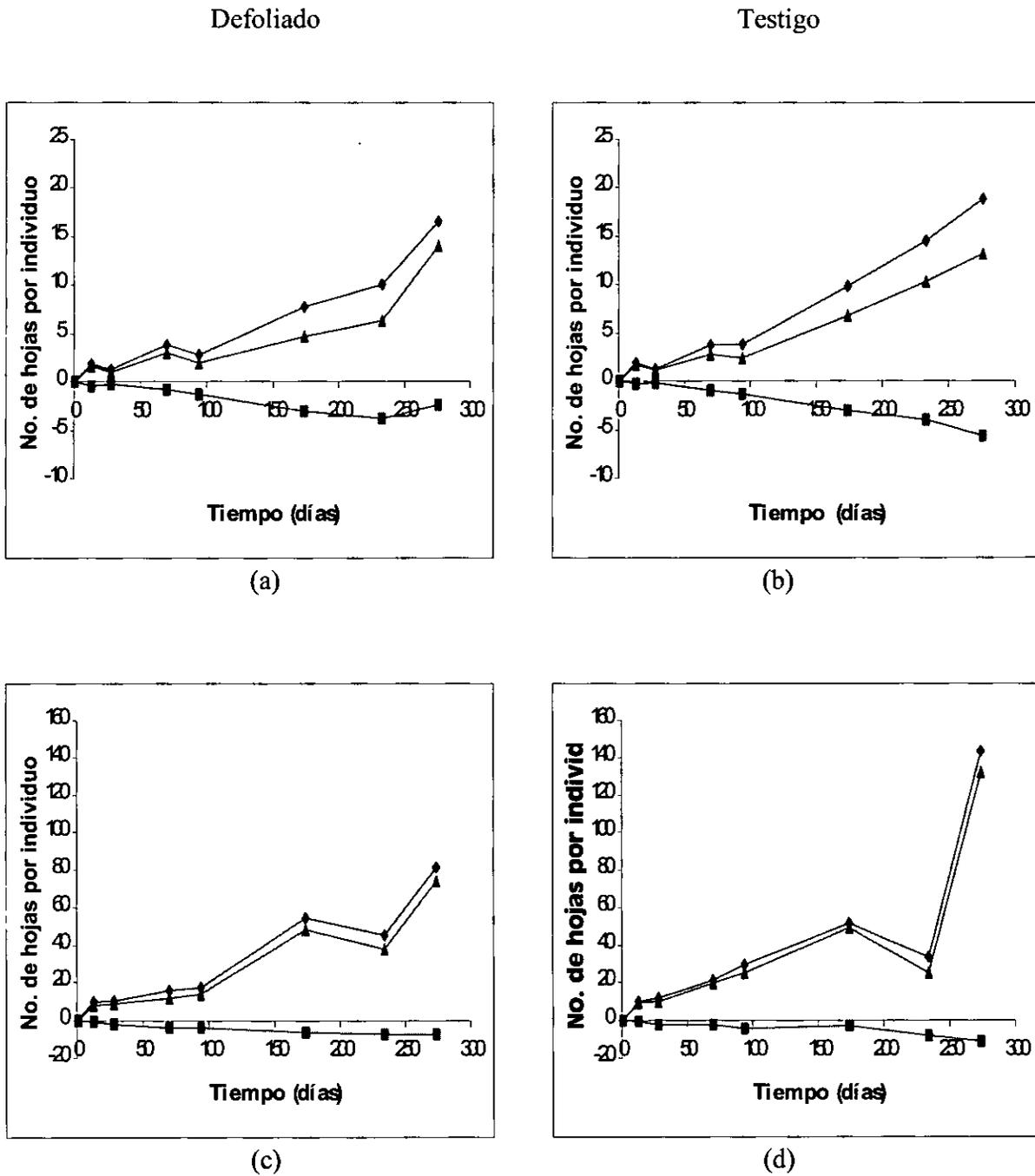


Figura 16. Curvas de la dinámica temporal de hojas en las dos especies de la familia Rubiaceae (a) y (b) representan a la especie pionera, *Psychotria* sp.; tratamiento de defoliación (a) y testigo (b), (c) y (d) representan a la especie tolerante, *Psychotria chiapensis*; tratamiento de defoliación (c) y testigo (d) (◆ reclutamientos, ■ muertes, ▲ ganancia).

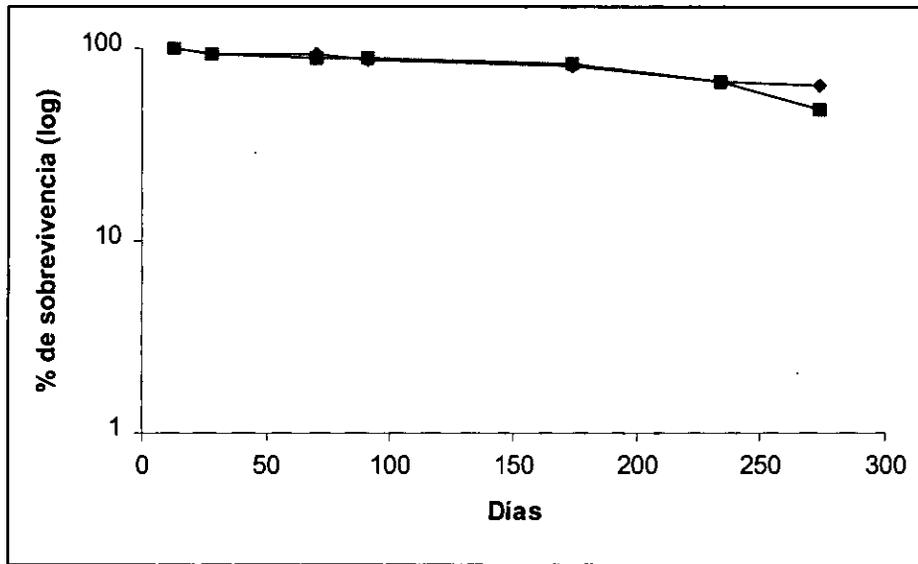
La sobrevivencia mostró un patrón similar en las dos especies (Fig. 17), sin embargo a partir de los 174 días la caída fue mayor en la especie pionera, siendo aún más acentuado este efecto aunque no significativamente diferente en las plantas testigo.

Dinámica poblacional de las hojas de la familia Leguminosae. Para la especie pionera *Schizolobium parahybum* se encontró un incremento en el número de hojas al final del experimento (Tabla 13 a). No obstante, el incremento en el número de hojas fue mayor en las plantas testigo que en las plantas defoliadas (4.5 vs. 2.8).

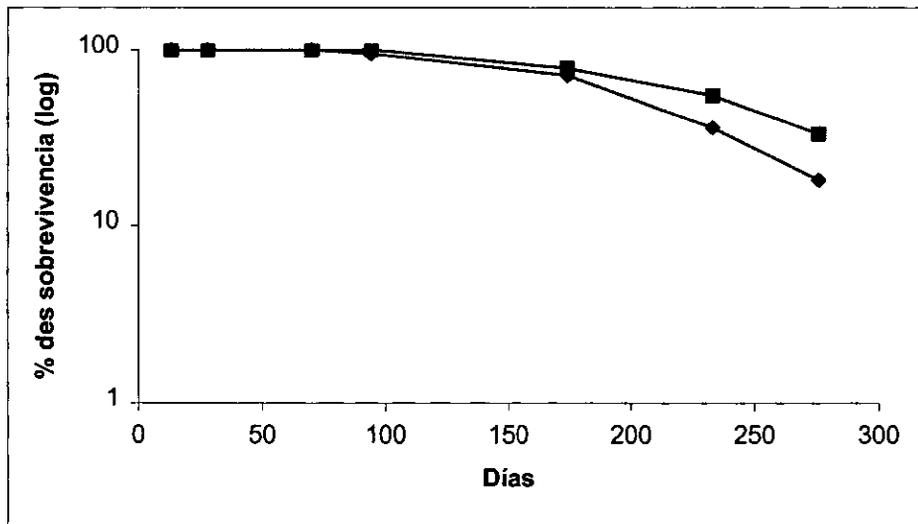
Se encontró una asociación significativa entre la defoliación y la producción foliar (Tabla 13 a) ($\chi^2=7.68$; $P<0.01$). Por otra parte, el número de hojas que murieron en la población testigo a lo largo del estudio fue ligeramente mayor en las plantas defoliadas (167 vs. 179); no obstante, el número de hojas nacidas en el periodo, en la población testigo, fue sustancialmente mayor que en las defoliadas (367 vs.264).

En el caso de la especie tolerante de esta familia, *Lonchocarpus guatemalensis*, se encontró que el incremento poblacional fue mayor en la población testigo (26.1 vs.19.71) (Tabla 13 b).

Asimismo, no hubo una asociación significativa entre el tratamiento de defoliación y la producción foliar (Tabla 14 b). Se encontró que en esta especie murieron más hojas en los individuos defoliados (662 vs. 446) y también en este tratamiento nacieron más (2213 vs. 1776). En contraste, los porcentajes globales de natalidad y mortalidad para ambas poblaciones fueron muy similares. El tiempo de longevidad foliar tampoco resultó estadísticamente diferente entre las plantas testigo y defoliadas de las dos especies de esta familia ($t=1.323$, $P>0.20$ en *Lonchocarpus guatemalensis*).



(a)



(b)

Figura 17. Curvas de sobrevivencia de hojas (Cohorte T2) de las plantas de las dos especies de la familia Rubiaceae (◆ defoliadas, ■ testigo), (a) *Psychotria* sp., (b) *Psychotria chiapensis*.

Tabla 13. Parámetros de la tabla de vida y dinámica foliar para plantas de la familia Leguminosae, sujetos a dos tratamientos de defoliación.

a) *Schizolobium parahybum*

Atributos	Tratamiento 1 (T1) Defoliado	Tratamiento 2 (T2) No defoliado
No. Hojas inicial (a)	55	53
No. Hojas final(b)	152	271
Cambio neto (b-a)	97	221
Tasa de incremento (b/a)	2.76	5.1
Σ hojas nacidas	264	367
Σ hojas muertas	167	179
Longevidad foliar	109.5	114.8
Número total de hojas producidas	319	420
Porcentaje de mortalidad	52.35	42.7
Porcentaje de natalidad	82.75	87.38

b) *Lonchocarpus guatemalensis*

Atributos	Tratamiento 1 (T1) Defoliado	Tratamiento 2 (T2) No defoliado
No. Hojas inicial (a)	83	53
No. Hojas final(b)	1636	1383
Cambio neto (b-a)	1553	1331
Tasa de incremento (b/a)	19.71	26.111
Σ hojas nacidas	2213	1776
Σ hojas muertas	662	446
Longevidad foliar	162.29	148.4
Número total de hojas producidas	2296	1829
Porcentaje de mortalidad	28.8	24.38
Porcentaje de natalidad	96.38	97.1

Mediante un análisis de contingencia, entre el número inicial (T0) y final (T7) de

Tabla 14. Tablas de contingencia para evaluar la hipótesis de no asociación entre defoliación y producción foliar, entre individuos defoliados y testigo, entre el tiempo inicial (T0) y final (T7), para las especies de la familia Leguminosae. (valores observados/esperados).

(a) *Schizolobium parahybum* ($\chi^2=7.68$; $P<0.01$)

	Defoliado	No defoliado	Σ
T0	55/42.1	53/65.89	108
T7	152/164.89	271/263.59	423
Σ	207	324	531

(b) *Lonchocarpus guatemalensis* ($\chi^2=2.43$; $P>0.05$)

	Defoliado	No defoliado	Σ
T0	83/74.09	53/61.9	136
T7	1636/1644.9	1383/1374.09	3019
Σ	1719	1436	3155

El cambio foliar neto de las plantas de esta familia mostró patrones similares entre los tratamientos, ya que siguen los mismos patrones de incremento y decremento del número de hojas por individuo, en el caso *Schizolobium parahybum* del día 1 al 78 ambos tratamientos denotan un incremento en el número de hojas, seguido por un decremento para el día 91, a partir de este momento se notan diferencias entre los tratamientos, ya que mientras en el tratamiento de defoliación (Fig. 18a) fluctúa el número de hojas (aumento, decremento, aumento) en los censos posteriores, el tratamiento control (Fig. 18b) muestra dos nuevos incrementos en los días 106 y 148, seguido finalmente por una disminución para el día 172. Estos incrementos se mantuvieron positivos en todos los censos de los individuos testigo, mientras que en el tratamiento de defoliación el censo a los 106 días muestra que la ganancia es negativa (murieron más hojas de las que nacieron).

Fue consistente que en ambas especies el número de hojas en pie fue, en todos los registros, mayor en las plantas testigo que en las defoliadas.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

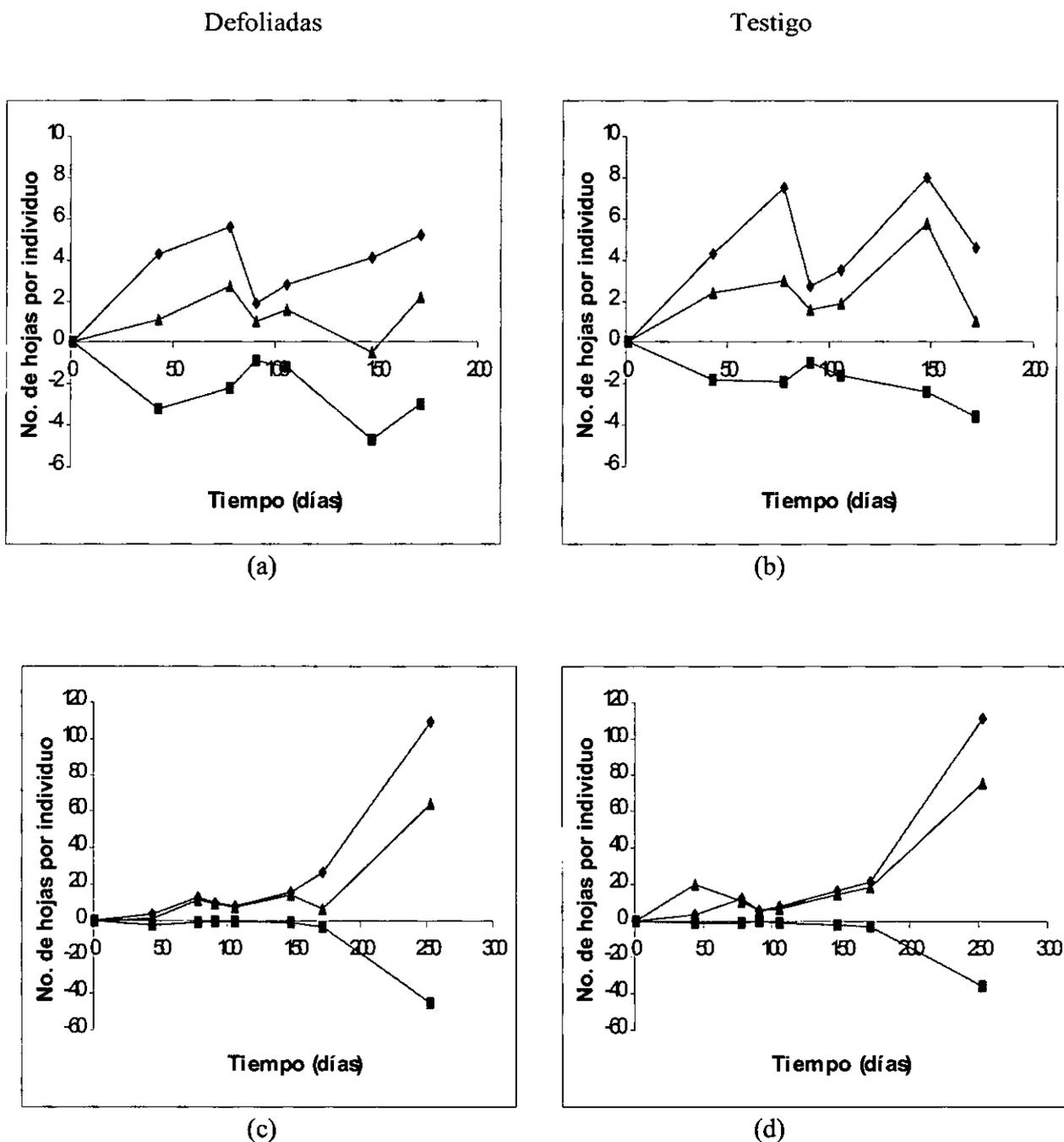


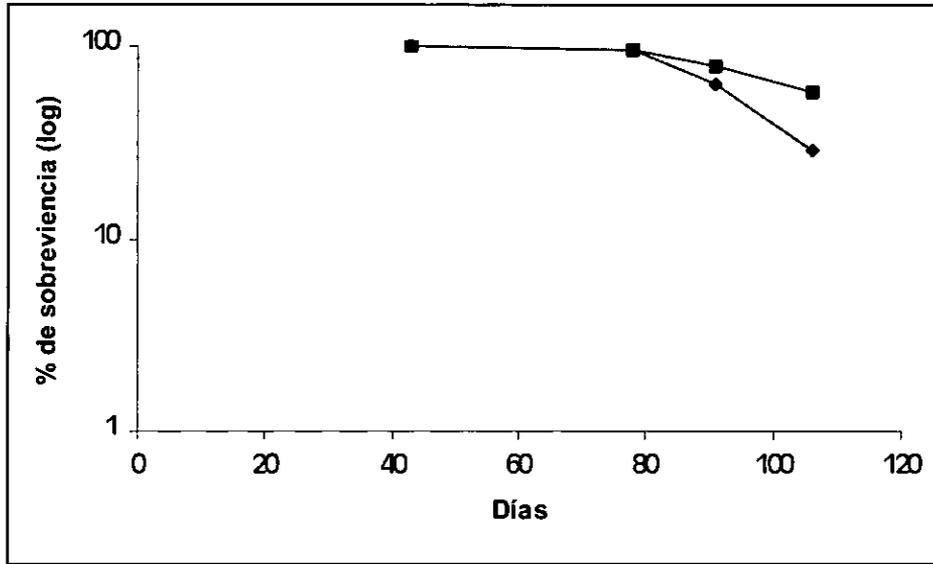
Figura 18. Curvas de la dinámica temporal de hojas en las dos especies de la familia Leguminosae (a) y (b) representan a la especie pionera, *Schizolobium parahybum.*; tratamiento de defoliación (a) y testigo (b), (c) y (d) representan a la especie tolerante, *Lonchocarpus guatemalensis*; tratamiento de defoliación (c) y testigo (d) (◆ reclutamientos, ■ muertes, ▲ ganancia).

Para la especie tolerante, *Lonchocarpus guatemalensis*, la ganancia neta para ambos tratamientos fue similar, ya que en los individuos defoliados (Fig. 18c) hubo un mayor reclutamiento de hojas (1312 vs. 1113), pero a la vez una mayor mortalidad (542 vs. 359, lo que equilibro las curvas a las que se obtuvieron en los individuos no defoliados (Fig. 18d). El cambio neto siempre se mantuvo positivo y en ambos tratamientos se observó la misma tendencia en las curvas.

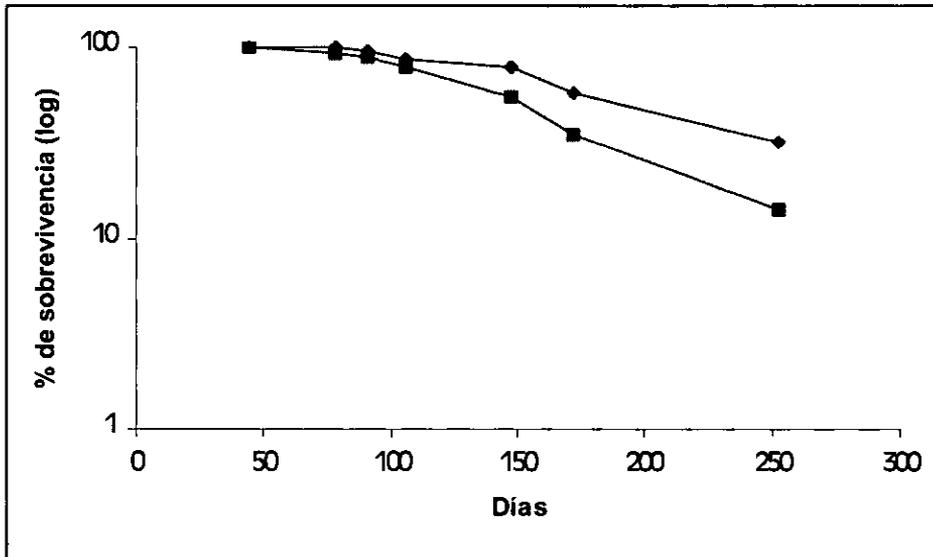
La curva de sobrevivencia para ambas especies muestran patrones contrario, esto es que en la especie pionera, *Schizolobium parahybum* (Fig. 19 a) se muestra que las hojas que más sobreviven son las testigo (aunque si bien esta diferencia no es estadísticamente significativa), mientras que en la especie tolerante, *Lonchocarpus guatemalensis* (Fig. 19b), las hojas que presentaron una mayor sobrevivencia fueron las de los individuos defoliados.

Discusión

Las especies elegidas para este estudio (ver capítulo anterior), contienen los ingredientes necesarios para poner a prueba predicciones de la teoría de disponibilidad de recursos (TDR), debido a que se encontró, que la capacidad de crecimiento individual es mayor en las plantas pioneras, y a que existe evidencia colateral que sugiere que potencialmente hay mayor asignación a la defensa en plantas tolerantes. En este estudio analicé en qué medida varios parámetros de la demografía de hojas son afectados por la defoliación experimental. Solamente existen algunos estudios aislados que hayan aplicado un enfoque similar, intentando describir el impacto de la herbivoría a nivel de poblaciones de módulos (hojas) de plantas individuales (Harnett y Bazzaz 1983, Dirzo 1984). Estos estudios y el presente, confirman la factibilidad de aplicación de este enfoque analítico.



(a)



(b)

Fig. 19. . Curvas de sobrevivencia de hojas (Cohorte T2) de las plantas de las dos especies de la familia Leguminosae (◆ defoliadas, ■ testigo), (a) *Schizolobium parahybum*, (b) *Lonchocarpus guatemalensis*.

Un primer aspecto destacable del presente estudio es que diversos parámetros demográficos, tales como, la tasa de incremento en la producción foliar, la tasa de natalidad y mortalidad de hojas, así como la sobrevivencia de hojas resultaron negativamente afectadas por la defoliación al 50%. Dirzo (1984) encontró que en las plantas de varias especies de sotobosque de la selva de Los Tuxtlas, los niveles de defoliación superiores al 25% generaron resultados comparables a los de este. De acuerdo a nuestras predicciones se esperaba que las plantas defoliadas tuvieran una mayor retención foliar que las testigo, y que esta fuera considerablemente mayor en las especies tolerantes, pero sorprendentemente, esta tendencia sólo fue estadísticamente significativa en una de las especies analizadas *Castilla elastica*, la cual es una especie pionera. Estos resultados sobre longevidad foliar son inesperados, ya que podría esperarse que ante la pérdida de tejido fotosintético las plantas removieran nutrientes de las hojas dañadas y éstas entraran en fase de abscisión (Dirzo 1984). Aunque no existen estudios comparables con los cuales confrontar estos resultados el presente estudio, Filip *et al.* (1995), encontraron que en varias especies de selva tropical estacional, existen algunos pulsos de abscisión foliar asociados a niveles altos de herbivoría. Evidentemente la falta de un efecto negativo sobre esta variable en las especies del estudio merece ser estudiada a más detalle.

Por otra parte, la expectativa de que los parámetros demográficos de las hojas resultaran afectados más notablemente en las especies de lento crecimiento en virtud de que tienen mayor inversión a la defensa y menos a la capacidad de crecimiento y recambio de tejido (Coley *et al.* 1985, Herms y Mattson 1992). Encontré que en el caso de las dos especies de Rubiaceae algunos de los datos son consistentes con las expectativas planteadas en las hipótesis (retención foliar entre historias de vida contrastantes). Fuera de esta, en las especies de las otras dos familias analizadas, los cuatro parámetros referidos, junto con el

cambio proporcional en las hojas producidas analizado por tablas de contingencia los resultados mostraron que el efecto de la defoliación al 50% fue más pronunciado en las especies de rápido que en las de lento crecimiento

La predominancia del mayor impacto negativo sobre los parámetros demográficos en las especies de rápido crecimiento demanda estudios subsecuentes que ayuden a explicar lo encontrado. Por una parte sería necesario descartar si los resultados obtenidos son solamente una manifestación a corto plazo de las consecuencias de la herbivoría. Así mismo, es de interés analizar si los efectos detectados se restringen al fenostado de las plantas utilizadas en este estudio (*i. e.*, infantiles - juveniles). Por otra parte, es posible que otros parámetros demográficos manifiesten las consecuencias negativas esperables en plantas de crecimiento lento. Un parámetro crucial de la demografía, en general, es la fecundidad, (m_x) a partir del cual se deriva otro parámetro fundamental, el valor reproductivo (V_x). A nivel de módulos es difícil desarrollar un equivalente demográfico de la fecundidad. No obstante, Hartnett y Bazzaz (1983) analizaron la capacidad fotosintética de las hojas individuales de edades juveniles y la consideraron como un estimador de la fecundidad. El producto de la fecundidad y la sobrevivencia les permitió calcular el valor reproductivo de las hojas. Lo relevante de esto es que tal análisis les permitió elucidar que los herbívoros de esta planta (áfidos chupadores de floema) consumen preferentemente las hojas de mayor valor reproductivo y tendrían, a largo plazo, un gran impacto negativo sobre el desempeño de la planta. En suma, el estudio del efecto de la herbivoría sobre poblaciones de hojas puede requerir de análisis sutiles que permitan describir mejor el papel de la herbivoría haciendo énfasis en el valor de los órganos vegetales, particularmente en el valor metabólico de las hojas. En el caso de las plantas estudiadas es este trabajo sería de gran interés analizar la capacidad fotosintética de hojas de los individuos experimentales y

verificar si hay efectos más sutiles o si existen capacidad fotosintéticas compensatorias diferenciales que expliquen los resultados encontrados (Whitham *et al.* 1991).

Claramente los resultados de este estudio ofrecen numerosas avenidas de investigación que conduzcan a entender mejor el impacto de la herbivoría en plantas tropicales.

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN GENERAL

De los resultados obtenidos en esta tesis se puede confirmar que las plantas con historia de vida pionera mostraron tasas de crecimiento significativamente mayores (medidas como altura y diámetro basal) y de producción foliar que las especies tolerantes a la sombra. Lo anterior se relaciona con la sugerida adaptación a desplegar el crecimiento potencial máximo dependiendo de la disponibilidad de recursos. Esto comprueba que la selección de las especies con base a sus características de historia de vida fue correcta. La existencia de especies con tasas de crecimiento coadaptadas a la disponibilidad de recursos en su ambiente típico constituye la premisa básica para poner a prueba cualquier aspecto de la teoría de disponibilidad de recursos (Coley *et al.* 1985).

Las premisas de la teoría de disponibilidad de recursos han sido evaluadas en numerosas especies bajo condiciones naturales (Coley 1983, 1985, 1988), en este trabajo se trato de incluir otros aspectos ambientales que pudieran probar los supuestos de la teoría de disponibilidad de recursos, y al mismo tiempo no hacer comparaciones independientes de muchas especies con diferentes historias de vida, sino hacer la comparación de las historias de vida de manera pareada, esto es incluir una familia taxonómica una especie con historia de vida pionera y otra tolerante, para excluir que las respuestas obtenidos se deban a diferencias en la filogenia de las plantas.

Fue evidente que bajo condiciones de alta disponibilidad de recursos el supuesto de que bajo condiciones de herbivoría, las plantas con bajas tasas de crecimiento intrínseco se verían más afectadas que las plantas con altas tasas de crecimiento, lo cual no se cumplió en este estudio, ya que existe una clara diferencia entre los individuos defoliados y no

defoliados de todas las especies con historia de vida pionera, más no así en las especies tolerantes.

Estos resultados me permiten intuir que las plantas tolerantes muestran una mayor plasticidad fenotípica ya que en condiciones de abundancia de recursos (luz principalmente) pudieron sobrepasar los efectos de la defoliación. Así mismo se sugiere que el efecto de la herbivoría tal vez se vea reflejado en otros atributos, tales como las tasas fotosintéticas o el balance carbono/nitrógeno.

Es por ello que este estudio resulta pionero en el campo de las interacciones planta-animal de ambientes tropicales y brinda nuevas preguntas que deben ser estudiadas en la ecología tropical.

LITERATURA CITADA

LITERATURA CITADA

- Addicott, F.T. 1973. Abscission. University of California Press, Berkeley, Cal. E.U. 245 pp.
- Bazzaz, A., N. Chiariello, P. Coley y L. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience* 37:58-67
- Bentley, B.L. 1979. Longevity of individual leaves in a tropical rain forest understory. *Annals of Botany* 43:119-121.
- Bryant, J. P. 1987. Feltleaf willow-snowshoe hare interactions: plant carbon/nutrient balance and foodplain succession. *Ecology* 68:1319.
- Bryant, J. P., F.S. Chapin, P. B. Reichardt, y T. P. Clausen. 1985. Adaptation to resource availability as a determinant of chemical defense strategies in woody plants. En: *Chemically Mediated interactions between plants and other organisms*. Eds. Driver, G.A., T. Swain, y E.E. Conn. Plenum press, Nueva York, E.U. 219 pp.
- Caldwell, M.M., Richards, J.H., Johnson D.A., Nowak, R.S. y Dzurec, R.S. 1981. Coping with herbivory: photosintetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia* 50:14-24.
- Cancino, C.J., D.J. Díaz, S.A. Flamenco, O.V.H. Hernández, M.F. Jaramillo, T.S. Lara, L.J.M. Mauricio, R. De la Maza, J. De la Maza, N.P. Muench, S.A. Muñoz y S.R. Pérez Gil. 1990. Propuesta de plan de manejo para la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules. Selva Lacandona, Chiapas. México. Gobierno del Estado, Coordinación de Programas Especiales, Equipo Técnico Planificador. Chiapas, México.

- Clark, D.B y D. A. Clark. 1992. Herbivores, herbivory , and plant phenology: patterns and consequences in tropical rain forest cycad. En: Plant animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperated regions. Eds. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, y W.W. Benson. Wiley and Sons, Nueva York, EU. Pp.209-225.
- Cody, M.L: 1974. Optimization in Ecology. Science 183:1156-1164
- Coley, P.D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. En: The ecology of tropical forests. Seasonal rhythms and long term changes. Eds. E. G. J. Leigh, A. Stanley, D. Raid, y M. Donald. Windsor, Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Coley, P.D. 1983. Intraespecific variation in herbivory on two tropical tree species. Ecology 64: 426-433
- Coley. P.D. 1983. Herbovory and defensive characteristics of tree species in low land tropical forest. Ecol. Monogr. 53:209-233
- Coley, P.D., J.P. Bryant, y F.S. Chapin. 1985. Resource availaility and plant anti-herbivore defense. Science 230:895-899
- Coley, P.D. 1986. Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. Oecologia 70:238-41.
- Coley. P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti herbivore defense. Oecologia 74:531-536
- Coley, P.D. y T.M. Aide. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forest. En: Plant animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperated regions. Eds. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Feernandes, y W.W. Benson. Wiley and sons, Nueva York,. EU. Pp.25-49

- Coley, P.D. y J. A. Barone,. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-35
- De la Maza, J., y R. De la Maza,. 1991. El "Monte Alto", esbozo de una región. En *Lacandonia, El último refugio*. Sierra Madre-UNAM. México. Pp.21-35.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. En: *Perspectives on plant population ecology*. Eds. R.Dirzo y J, Sarukhán.. Sundertand, MA: EU. Pp.141-165
- Dirzo, R. 1985. Metabolitos secundarios en plantas :¿Atributos Panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia* 36:137-145
- Dirzo, R. 1986. *Insectos y Plantas: Protagonistas de una Historia de Vida*. Serie "Imágenes de la naturaleza". SEP-UNAM. México.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre las interacciones planta-herbívoro en los Tuxtlas, Veracruz. *Revista de Biología Tropical* 34:119-131
- Dirzo, R. 1991. La vegetación, exuberancia milenaria. En: *Lacandonia, El último refugio*. Sierra Madre-UNAM. México. Pp.52-74
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16:240-245
- Ehrlich, P.R. y P.H. Raven,. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608
- Faeth, S.H., E.F. Connor y D. Simberloff. 1981. Early leaf abscission a neglected source of mortality for folivores. *American Naturalist* 117:409-415
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. En: *Recent advances in*

- phytochemistry, vol.10: Interactions between plant and insects. Eds. J.W. Wallace y R.L. Mansell. Plenum Press, Nueva York, E.U. Pp.1-40
- Fernandes, G.W., y P.W. Price. 1991. Comparison of tropical and temperate galling species richness: the role of environmental harshness and plant nutrient status. En: Plant animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperated regions. Eds. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Feernandes, y W.W. Benson. Wiley and Sons, Nueva York, EU. Pp.91-115.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Mass 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: 78-86
- Frías, R.A. 1997. Ecología del mutualismo defensivo de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) por hormigas del género *Azteca* en la Selva de Los Tuxtlas. Tesis de Biología. Facultad de Ciencias, México.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Offset, México.
- Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. Atlas de las áreas naturales protegidas de Mexico. Comisión para el uso y conocimiento de la biodiversidad e Instituto nacional de Ecología, México.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation process. Wiley and Sons, Nueva York, E.U.
- Harbone, H.B. 1994. Nitrogen Compounds. En *Phytochemical methods. A guide to modern techniques of plant analysis*. Chapman y Hall. Nueva York, EU. Pp.176-221
- Harper, J.L. 1977. Population biology in plants. Academic Press, Reino Unido, Londres.

- Harper, J.L. 1989. The value of a leaf. *Oecologia* 80:53-58
- Harper, J. L. 1969. The role of predatio in vegetational diversity . In Diversity an stability in Ecological sysytems. Brookhaven Symp. in Biol. 22:48-62
- Hartnett, D.C. y F.,A. Bazzaz. 1983. Leaf demography and plant-insect interactions:Goldenrods y phloem feeding aphids. *American Naturalist* 24:137-142
- Herms, D.A. y W.J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: To grow or to deffend. *The Quarterly Review of Biology* 67:283-313
- Honkanen, T., E. Haukaijoja y J. Soumela. 1994. Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies. *Functional Ecology* 8:631-639
- Howe, H.F. y L. Westley,. 1988. Ecological relationships of plants and animals. Oxford Univeristy Press, Nueva York, EU. 273pp
- Ibarra Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Ver. Mexico. Tesis de Biología, Facultad de Ciencias, México.
- Janzen, D. 1976. Reduction of *Mocuna andreana* (*leguminosae*) seedling fitness by artificial seed damage. *Ecology* 57:826-828
- Jonasson, S. 1989. Implications of leaf longevity, leaf nutrient reabsorption and traslocation for the resource economy of five evergreen plan species. *Oikos* 56:121-131
- Jones, M. Y y F. R. S. Harper. 1987. The influence of neighbours on the growth of trees. The demography of *Betula pendula*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 232:1-18
- Kearsley, M.J., y T. Whitham. 198. Developmental changes in resistance to herbivory:

- implications for individuals and populations. *Ecology*, 70: 422-434
- Kikuzawa, K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138:1250-1263
- Kikuzawa, K. 1995. The basis for variation in leaf longevity plants. *Vegetatio* 121:89-100
- Lehtilä, K. 1996. Optimal distribution of herbivory and localized compensatory responses within a plant. *Vegetatio* 127:99-109
- Marquis, R. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226:537-539.
- Marquis. 1991. Evolution of resistance in plants to herbivores. *Evolutionary Trends in Plants* 5: 23-27
- Marquis, R.J. 1996. Plant architecture, sectoriality and plant tolerance to herbivores. *Vegetatio* 127:85-97
- Martínez, E. C.H. Ramos, y F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la sociedad Botánica Mexicana* 54:99-177
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de árboles tropicales y regeneración natural de la selvas. En: *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Eds. A. Gómez-Pompa y A. Del Amo R. Alhambra Mexicana, México. Pp.191-239.
- Maschinski, J. y T.J. Witham 1989. The continuum plant response to herbivory: The influence of plant association, nutrient availability, and timing. *Am.Nat.* 134:1-19
- McKey, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. En: *Herbivores*. Eds. Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen. Academic Press, Nueva York, E.U. Pp.55-133.

- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113. 691-703
- McNaughton, S.J. 1983. Physiological and ecological implications of herbivory. En: *Encyclopedia of plant physiology. Physiological plant ecology III*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania. Pp.657-677.
- McNaughton, S. J. 1986. On plants and herbivores. *American Naturalist* 128:765-770
- Meave del Castillo, J.A. 1987. Longevidad de las hojas de tres especies de árboles perennifolios de selva tropical húmeda. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, México.
- Mendoza, R.E. 1997. Análisis de la deforestación de la Selva Lacandona: Patrones de magnitud y consecuencias. Tesis de Biología. Facultad de Ciencias, México.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 28:29-179
- Núñez-Farfán, J. y R. Dirzo. 1991. Effects of defoliation on the sampling of gap colonizing neotropical tree. *Journal of Vegetation Science* 2:459-464
- Orians, G. H. y D. Janzen. 1974. Why are embryos so tasty ? *American Naturalist* 108:581-592
- Paige, K. N., y T.G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129:407-416
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Inst. Nat. de Invest. Forestales, México

413pp.

Popma, L. y F. Bongers. 1988. The effects of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*, 75:625-632

Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. Mcpheron, J.N. Tompson y A.E. Weis. 1980. Interactions among tree tropical levels. Influence in plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:45-65

Reich, P.B., C.Uhl, M.B. Walters y D.S. Ellsworth. 1991. Leaf lifespan as determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86:16-24

Rhoades, D.F. y R. C. Cates. 1976. A general theory of plant anti-herbivore chemistry. En *Recent advances in phytochemistry*, vol.10: interactions between plant and insects. Eds. J.W. Wallace and R.L. Mansell. Plenum Press, Nueva York, E.U. Pp.168-213

Rhoades, D.F. y R.C. Cates. 1979. Toward a general theory of plants antiherbivore chemistry. En: *Recent advances in phytochemistry, biochemical interactions between plants and insects*. V 10. Ed. Walace, J. Plenium, Nueva York, E.U.

Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen,. Eds. 1979. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press. Nueva York, E.U.

Rzedowski, J. 1983. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.

Schupp.E.W., H.F. Howe, C.K. Augspurger y D.J. Levey. 1989. Spetial feature-Treefall gaps and forest dynamics. *Ecology* 70(3) 562-564

Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: A review of ideas. *Quart. Rev. Ecol.* 51:3-47

Tamayo, J.L. 1990. *Geografía moderna de México*. Trillas, México.

Tuomi, J., P. Niemelä, M. Rousi, S. Sirén y T. Vuorissalo. 1988. Induced accumulation of phenols in Mountain Birch: branch response to defoliation?. *American Naturalist* 134:602-698

Waterman, T. y S. Mole. 1989. Extrinsic factors influencing production of secondary metabolites En: *Insect-plant interactions*. Ed. E.A. Bernays. CRC Press, Florida. E.U

Waterman, T. y S. Mole. 1994. *Analysis of phenolic plants metabolites*. Blakwell Scientific Publications. Oxford.

Whitham, T.G., J. Maschinski, K.C. Larson y K.N. Paige. 1991. Plant responses to herbivory: the continuum for negative to positive and underlying physiological mechanisms. En: *Plant animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperated regions*. Eds. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, y W.W. Benson. Wiley and Sons, Nueva York, E.U.. 227-255.

Wilson, E. 1989. Treats to biodiversity. *Scientific American* 261:108-116

Williams, A.G. y T.G. Whitham. 1986. Premature leaf abscission: an induced plant defence against gall aphids. *Ecology* 67:1619-1627

Williams, K., C.B. Field y H.A. Mooney. 1989. Relations among laef construction cost, leaf longevity, and lighth environment in rain forest plants on the genus *Piper*. *American Naturalist* 133:198-211

Zar, H.J. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Nueva York, E.U.