



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTUDIO DE LA INTERACCION PLANTA-HERBIVORO EN
EL BOSQUE MESOFILO DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA
EL CIELO, TAMAULIPAS, MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

GERARDO SANCHEZ RAMOS

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODOLFO DIRZO MINJAREZ



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

A/OBT./DOCTORADO

2/10/01

Jefe de la División de Estudios de Posgrado
Facultad de Ciencias
Presente

Por este conducto le comunicamos que el (la) M. C. GERARDO SANCHEZ RAMOS

alumno (a) del Doctorado en Ciencias (Biología), ha terminado el proyecto de investigación, el cual presentará como tesis doctoral con el siguiente título:

ESTUDIO DE LA INTERACCION PLANTA-HERBIVORO EN EL BOSQUE MESOFILO DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA EL CIELO, TAMAULIPAS, MEXICO

Por lo anterior, consideramos que el alumno (a) puede empezar a realizar los trámites pertinentes para presentar su examen de grado.

Agradeciendo de antemano la atención a la presente, aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

Atentamente
México, D.F.,

[Handwritten signature of Rodolfo Dirzo Minjarez]

DR. RODOLFO DIRZO MINJAREZ

EL COMITE TUTORIAL

[Handwritten signature of Francisco Espinosa Garcia]

DR. FRANCISCO ESPINOSA GARCIA

[Handwritten signature of Alfonso N. Garcia Albrete]

DR. ALFONSO N. GARCIA ALBRETE

Nota: Anotar nombre completo y grado académico.

POR LO ANTERIOR, EL COMITE ACADEMICO DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CONSIDERA QUE EL (LA) ALUMNO (A) PUEDE CONTINUAR CON LOS TRAMITES PARA PRESENTAR SU EXAMEN DE GRADO Ciudad Universitaria, D.F., a 17 de SEPT. de 2001
EL JEFE DE LA DIVISION
DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA

P. a. Virginia Apán Batule

AGRADECIMIENTOS

El autor desea hacer patente su reconocimiento y agradecimiento a las diversas personas que participaron con su asesoría, ideas, ayuda, comentarios y amistad. Quisiera en primer término agradecer a mi comité tutorial: Al Dr. **Rodolfo Dirzo Minjarez**, por su paciencia, amistad, interés y dedicación en mi formación académica, teniendo siempre un comentario favorable para cualquier empresa académica que le he planteado. Al Dr. **Francisco J. Espinosa-García** por todos sus consejos, asesoría, amistad y apoyo demostrado a lo largo del estudio, y al Dr. **Alfonso N. García Aldrete** por sus atinados comentarios y sugerencias durante mi preparación doctoral.

En segundo término formando parte del jurado de defensa de la tesis, quisiera agradecer al Dr. **Zenón Cano Santana** de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por sus valiosos comentarios al manuscrito, paciencia y asesoría académica brindada. Al Dr. **Eduardo Morales Guillaumin** del Instituto de Ecología de la UNAM por sus comentarios finales al manuscrito.

También quiero agradecer a los Drs. **Luis G. Hernández Sandoval** y **Humberto Suzán Azpiri** de la Universidad Autónoma de Querétaro por sus atinados comentarios, por su apoyo incondicional y amistad, así como por las revisiones a los capítulos de la tesis.

El presente estudio no hubiera sido posible sin la ayuda de campo de un gran número de personas: Por los análisis de herbivoría en campo (Ely, Rachi, Sandro, Jacinto, Jetzy, Vicky, Juan Córdova, el grupo del Tercer Curso sobre Entomología Tropical y el primer grupo del Primer Curso sobre Ecología de Campo). Por el análisis florístico y revisión de material botánico (Dr. Luis Hernández, MC Arturo Mora y Biól. Jorge Mora).

Por considerarme con sus comentarios y sugerencias a la Dra. Phillis D. Coley y el Dr. Robert Marquis. También agradezco los comentarios y ayuda de mis amigos: Dr. Sherman A. Phillips Jr., MC Pedro Reyes-Castillo. Al Dr. Gonzalo Halffter Salas le agradezco su invitación a participar como becario del MAB-UNESCO.

En el Instituto de Ecología de la UNAM agradezco profundamente la ayuda desinteresada prestada todo el tiempo por el Biól. Raúl Iván Martínez B. También agradezco al Biól. Raúl Alcalá, al MC Gerardo Suzán Azpiri. Al Dr. Agustín Quiroz le agradezco su ayuda por los análisis químicos de los fenoles.

Por su ayuda y amistad agradezco también a todos esos buenos amigos que hicimos Ely y yo en el D.F., gracias a todos.

Deseo agradecer a las siguientes instituciones por su apoyo: CONACYT por la beca otorgada No. 86203 y el proyecto de investigación intitulado: "*Patrones de herbivoría en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México*" No. 3684. Al programa MAB-UNESCO por la beca otorgada intitulado: Award to Young Scientist. Al programa PROMEP (SEP) por la beca para la obtención del grado otorgada a través de la Universidad Autónoma de Tamaulipas.

Deseo agradecer también en forma especial al Consejo Tamaulipeco de Ciencia y Tecnología (COTACyT) y en especial a su director MC Juan R. Treviño Higuera, por todo el apoyo otorgado siempre para culminar esta etapa académica de mi vida.

Agradezco de igual manera a mis compañeros y amigos del Instituto de Ecología de la Universidad Autónoma de Tamaulipas, así como al personal de la Dirección de Investigación Científica de la UAT.

El permiso de colecta tanto para material botánico como entomológico fue el No. A00.70(2)04400 de la SEMARNAT.

Esta tesis fue realizada en la Estación Biológica Rancho del Cielo de la Universidad de Texas en Brownsville. Agradezco la oportunidad de haber trabajado ahí, en especial al MC Larry Lof.

DEDICATORIA

Esta tesis la dedico de manera muy especial a mi hija Ana Gaby, quien es fuente permanente de mi motivación y superación.

A mis padres Aquilina y Moisés.

A mi hermano Moisés.

A mi compañera Ely.

ÍNDICE GENERAL

	Página
Resumen	1
Abstract	4
Presentación	7
Capítulo I. Introducción General	9
1.1. La herbivoría	
1.2. Planteamiento teórico	
1.3. El ecosistema de estudio	
1.3.1. Estudios prospectivos	
1.3.2. Los agentes de daño foliar	
1.4. Objetivos	
1.5. Hipótesis	
Capítulo II. El bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías como escenario para el estudio de la herbivoría	20
2.1. Introducción	
2.1.1. El bosque mesófilo	
2.1.2. La regeneración natural en el BMM	
2.2. El sitio de estudio	25
2.2.1. Características generales	
2.2.2. Florística y fisionomía	
2.2.3. Fauna	
2.2. Metodología	29
2.3.1. Caracterización de la vegetación	
2.3.2. Diversidad florística ecológica	
2.3.3. Caracterización de los hábitats	
2.1 Resultados y discusión	32
2.4.1. Comparación florístico-estructural entre hábitats	
2.4.2. Diversidad florística y similitud entre hábitats	
2.4.3. Comparación de las especies más importantes en los dos hábitats	
2.4.4. Caracterización del ambiente físico de los dos hábitats	
2.4.5. Separación de especies por historia de vida	
2.4.6. Relación entre la diversidad florística y la precipitación	
2.2 Conclusiones	47

Capítulo III. Patrones emergentes de la herbivoría en el follaje de un bosque mesófilo	56
3.1 Introducción	
3.1.1. La herbivoría	
3.2 El sitio de estudio	58
3.3 Metodología	60
3.3.1. Folívoros	
3.3.2. Niveles de herbivoría en las especies más representativas	
3.3.3. Atributos físicos de las hojas y magnitud de la herbivoría	
3.3.4. Análisis estadísticos	
3.4 Resultados	63
3.4.1. Folívoros del estrato arbóreo	
3.4.2. Estrato arbustivo	
3.4.3. Estrato herbáceo	
3.5 Análisis de la herbivoría en especies seleccionadas	68
3.5.1. Análisis global de la herbivoría	
3.5.2. Atributos físicos de las plantas y su magnitud de la herbivoría	
3.5.3. La apariencia y la herbivoría	
3.6 Discusión	76
3.6.1. Estacionalidad	
3.6.2. Formas de crecimiento	
Capítulo IV. Tasas de herbivoría y características foliares: Evaluación de la hipótesis de la disponibilidad de recursos con especies selectas del bosque mesófilo	91
4.1 Introducción	
4.1.2. Variación de la herbivoría	
4.2 El sitio de estudio	92
4.3 Metodología	94
4.3.2. Las especies seleccionadas	
4.3.3. Tasas de herbivoría	
4.3.4. Análisis estadístico para medición de tasas	
4.3.5. Tasas de crecimiento	
4.3.6. Características físicas del follaje	
4.3.7. Análisis estadísticos de las características foliares	

4.4	Resultados	98
4.4.1.	Las tasas de herbivoría por historia de vida y estación	
4.4.2.	Herbivoría acumulada	
4.4.3.	Tasas de crecimiento	
4.4.4.	Características físicas del follaje	
4.4.5.	Correlación de la herbivoría con las características foliares	111
4.5	Discusión	
4.5.1.	Herbivoría	
4.5.2.	Tasa de crecimiento	
4.5.3.	Atributos foliares	
4.5.4.	Dureza foliar	
4.5.5.	Pubescencia foliar	
4.5.6.	Contenido de agua foliar	
Capítulo V. Estrategia química defensiva de especies selectas del bosque mesófilo		120
5.1	Introducción	
5.1.1.	Los componentes secundarios	
5.1.2.	Compuestos fenólicos: un mecanismo antiherbívoro	
5.1.3.	Concentración fenólica por edad de las hojas	
5.2	Metodología	125
5.2.1.	Herbivoría	
5.2.2.	Fenoles totales	
5.2.3.	Análisis estadístico	
5.3	Resultados	127
5.3.1.	Herbivoría	
5.3.2.	Fenoles totales	
5.4	Discusión	135
5.4.1.	Tasa de herbivoría en hábitats contrastantes	
5.4.2.	Concentración fenólica	
Capítulo VI. Especificidad y herbivoría de Lepidoptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Sobretiro de publicación <i>Acta Zool. Mex.</i> (1999) 78: 103-118		

7.1. Introducción

7.1.2. Estudio florístico

7.1.3. Herbívoros y daño foliar

7.1.4. Tasas de herbivoría

7.1.5. Atributos foliares

7.1.6. Concentración fenólica

7.1.7. Identidad de herbívoros, su generalismo y especificidad

RESUMEN

Para abordar el estudio de la interacción planta-herbívoro primeramente se analizó la composición, estructura y diversidad florística del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas, considerando dos tipos de hábitats: el bosque maduro y los claros de regeneración natural. Fueron seleccionados 10 transectos que totalizaron 1,000m² dentro de cada hábitat. En cada transecto se seleccionaron todos los individuos cuyo diámetro a la altura del pecho (DAP) fuera ≥ 1.0 cm. El bosque maduro presentó 42 especies (30 árboles, ocho arbustos y cuatro lianas), representados por 540 individuos. En tanto que los claros tuvieron 35 especies (24 árboles, ocho arbustos y tres lianas) y representados por 1,014 individuos. El cociente individuo/especie del bosque maduro fue 2.3 veces menor que en los claros, lo cual argumenta una mayor diversidad florística que los claros. La diversidad florística (índice de Shannon-Wiener) para los claros fue de $H' = 0.845$ y para el bosque maduro de $H' = 0.801$, esta diferencia no fue significativa (Hutchenson; $P = 0.20$). La similitud florística (índice de Sørensen) expresó que el 67% de las especies se comparten en ambos hábitats. Para determinar cuáles son los principales consumidores de follaje, se llevó a cabo un análisis a nivel de la comunidad, considerando muestras de follaje provenientes de los estratos: arbóreo, arbustivo y herbáceo en las dos épocas del año: lluviosa y seca. Para definir en principio, los agentes responsables del daño foliar (con base en las cicatrices foliares), se analizó visualmente el tipo de daño causado por insectos, patógenos y vertebrados, así como por sus interacciones. Adicionalmente, se analizó en las dos épocas el nivel de daño foliar en 46 especies representativas del bosque mesófilo provenientes de ambos tipos de hábitats. Estas especies quedaron integradas por 27 árboles, nueve arbustos, dos lianas y ocho hierbas. A las 46 especies se les analizaron los parámetros foliares de dureza, pubescencia y agua, así como su relación con el daño foliar. De todo el daño foliar encontrado en 15,684 hojas, el principal fue el causado por los insectos (53.0%) y por la asociación de insecto-patógenos (33.1%). La época lluviosa fue la de mayor impacto en el daño foliar (83.3%), en tanto que en la seca la frecuencia fue de 65.9%. El daño por herbívoros vertebrados fue marginal, apenas el 0.5%. La herbivoría promedio para las 46 especies fue de 5.96%. El consumo foliar realizada por los insectos fue tres veces más intenso en la época lluviosa ($8.97 \pm 3.16\%$), respecto a la época seca ($2.94 \pm 1.54\%$) y estadísticamente significativa ($P < 0.0001$). Los tres atributos físicos cuantificados (dureza, pubescencia y agua foliar) presentaron alta variabilidad entre épocas y la mayor discrepancia se observó entre épocas: lluviosa vs. la seca. El contenido de agua foliar fue 12.7% mayor en la lluviosa que en la seca y la densidad de

pubescencia fue 6.5 mayor en las lluvias y la dureza fue mayor en la época seca (0.84g) que la lluviosa. La herbivoría y los tres parámetros foliares se correlacionaron con un 50% de la varianza. En adición fueron analizadas seis especies de alta representatividad en el ecosistema, con historia de vida diferente: tres pioneras (*Liquidambar styraciflua*, *Cercis canadensis* y *Perymenium ovalifolium* y tres tolerantes a la sombra (*Quercus germana*, *Clethra pringlei* y *Podocarpus reichei*), sobre estas especies se llevó a cabo un análisis de tasa diaria de herbivoría de largo plazo, considerando tres estaciones del año: inicio de lluvias, final de lluvias y seca. En estas estaciones se evaluó también la tasa de crecimiento, la dureza, la pubescencia y el agua foliar de cada una. En las seis especies estudiadas se observó un claro patrón de variación temporal, en el sentido de que la herbivoría es alta en el inicio de la época de lluvias, intermedia hacia el final de la misma época y baja en la época de sequía. En general, este patrón es más marcado entre las especies pioneras que en las tolerantes. Durante la estación seca hubo una reducción considerable respecto al inicio de la lluviosa. Para la especie pionera *L. styraciflua* esta reducción fue cinco veces más pequeña (0.13% día⁻¹), para otra pionera (*C. canadensis*) fue 3.4 veces menor (0.13% día⁻¹). Para el resto de las especies (*P. ovalifolium*, *P. reichei* y *Q. germana*) dicha reducción se manifestó en dos veces con 0.17% día⁻¹, 0.09% día⁻¹ y 0.1% día⁻¹, respectivamente. Las diferencias entre las estaciones, las historias de vida y las especies fueron significativas ($P < 0.0001$). El promedio anual de herbivoría acumulada para las seis especies fue de 10.8% para inicio de lluvias, 15.5% al final de las lluvias y 6.1% para la época seca. El incremento en altura para las especies pioneras fue 4.9 veces mayor que las especies de crecimiento lento o tolerantes. Las especies pioneras tuvieron un promedio anual de crecimiento en altura de 1.19 m, el cual fue significativamente más alto ($P < 0.0001$) que el registrado para las especies tolerantes (0.24 m; 4.9 veces mayor). Los atributos foliares contra la herbivoría se correlacionaron por el 61% de la varianza y para cada parámetro fue: agua ($r^2 = 0.0004$), dureza ($r^2 = 0.53$) y pubescencia ($r^2 = 0.0064$). En adición al estudio de estos parámetros, se llevó a cabo un análisis químico sobre el contenido de fenoles foliares de estas especies durante la época lluviosa y relación con la herbivoría en hojas jóvenes y maduras del bosque maduro y claros. La concentración fenólica promedio de las seis especies fue de 103.28 mg/g peso seco. Las especies tolerantes tuvieron 1.9 veces mayor cantidad de fenoles (136.32 mg/g) que las pioneras (70.24 mg/g) y esta diferencia fue significativa ($P < 0.0001$). Los resultados de dos regresiones mostraron que sólo el 12% que la varianza en la herbivoría es atribuible a la concentración de fenoles para las especies pioneras. Sin embargo, para la especies

tolerantes esta relación se explica por más del 70%. Finalmente, fueron evaluados los herbívoros asociados a las seis especies estudiadas dentro del bosque mesófilo de montaña. Del total del follaje analizado el 81.8% correspondió a lepidópteros. Esto señaló al Orden Lepidoptera como el grupo predominante en el consumo de follaje de estas especies. Posterior a esto, y con la finalidad de establecer el grado de generalismo y/o especificidad de los lepidópteros con las especies vegetales se llevó a cabo dos experimentos: uno de campo y otro de laboratorio. Estos experimentos consistieron en excluir las larvas asociadas a cada hospedero *in situ* y tratar de localizarlas en campo sobre otro hospedero y en el laboratorio, ofrecer follaje los lepidópteros (previamente recluidos en jaulas entomológicas) de las especies emparentadas filogenéticamente. Se registraron nueve especies de lepidópteros alimentándose sobre las seis especies vegetales. Los lepidópteros quedaron representados por las siguientes familias: Geometridae, con cinco especies (56%); Noctuidae, con dos especies (22%); y Arctiidae y HesperIIDae con una especie cada una (22%). Tres de las especies vegetales presentaron sólo una especie de lepidóptero asociado: *Q. germana* con un geométrido (no identificado), *P. reichei* con el geométrido *Anisodes gigantula*, y *L. styraciflua* con el noctuido *Hyperia variabilis*. Sobre las tres especies restantes se identificaron dos lepidópteros para cada una: *P. ovalifolium* con *Oleus calavius* (HesperIIDae) e *Hyperia variabilis* (Noctuidae); *C. canadensis* con los geométridos *Microgonia* sp. y *Oxydia* sp. y *C. pringlei* con *Halysota fugiliosa* (Arctiidae) y *Melese russata* (Geometridae). Se observó mayor especificidad para las especies tolerantes que para las pioneras, ya que hubo una sobre-representación de los muy selectivos entre las especies tolerantes, y de los herbívoros más generalistas en las especies pioneras ($\chi^2 = 56.4$; $P < 0.001$). El consumo de follaje promedio de estos herbívoros, también fue mayor en las especies pioneras 9.5% que en las tolerantes 3.4%. Finalmente, la herbivoría por lepidópteros mostró una variación significativa entre especies de plantas, en la que la fuente sobresaliente de la variación es la historia de vida de las plantas. Las plantas pioneras mostraron un nivel de daño 2.8 veces mayor que las plantas tolerantes. Estos hallazgos son compatibles con las expectativas de la teoría de la disponibilidad de recursos, que postula que las plantas adaptadas a vivir en ambientes de alta disponibilidad de recursos tienen tasas de crecimiento altas que demandan una asignación limitada de recursos hacia la defensa, en contraste con las especies tolerantes. Esto es complementario con el estudio sobre las características químicas (fenoles totales) y la ecología de las plantas pioneras y tolerantes encontradas en este bosque mesófilo de montaña.

ABSTRACT

This study of plant herbivory began by our analyzing the composition, structure and floral diversity of the deciduous forest in the mountains near Gomez Farias Tamaulipas, in two types of habitats: mature forest and cleared areas left to natural regeneration. Ten transects totaling 1,000 square meters were established within each habitat. All vegetation in each transect was selected for the study in which the diameter at breast height (DBH) was ≥ 1.0 cm. The mature forest contained 42 species (30 trees, 8 shrubs, and 4 vines), representing a total of 540 individuals. The cleared area left to natural regeneration contained 35 species (24 trees, 8 bushes, and 3 vines) and contained a total of 1,014 individual plants. The number of individuals per species from the mature forest was 2.3 times less than that of the cleared area, demonstrating that the mature forest had the greatest floral diversity. The floral diversity (Shannon-Wiener) for the cleared area was of $H' = 0.845$ and for the mature forest was $H' = 0.801$, and this difference was not significant (Hutchenson; $P = 0.20$). The floral similarity (Sørensen index) showed that 67% of the species was shared between the two habitats. To identify the principle consumers of foliage, an analysis at the community level was conducted by taking foliar samples from the following strata: tree, bush and herbs in the rainy and dry periods of the year. To determine the agents responsible for foliar damage (insects, pathogens, and vertebrates), foliar scars were visually inspected. Additionally, foliar damage was analyzed within the two periods for 46 representative species from both types of habitats. These species represented 27 trees, 9 bushes, 2 vines and 8 herbs. Foliar parameters analyzed were toughness, pubescence, and water. These parameters were related to foliar damage. Of the total foliar damage found in 15,684 leaves, the principle cause was that of insects (53.0%); whereas, insect pathogens constituted 33.1% of the damage observed. The major impact on foliar damage occurred during the rainy period (83.3%), whereas, the frequency during the dry period was of 65.9%. Damage by vertebrate herbivores was marginal at only 0.5%. Average herbivory for the 46 species was 5.96%. The amount of foliage damaged by insects was three times greater in the rainy season ($8.97 \pm 3.16\%$) compared to the dry season ($2.94 \pm 1.54\%$), and this finding was statistically significant ($P < 0.0001$). The three physical attributes quantified (toughness, pubescence, and foliar water) were highly variable between the two periods. Foliar water was 12.7% greater in the rainy period than in the dry period, and also the density of pubescence was 6.5 times greater in the rainy period. However, toughness was greater in the dry period (0.84g) than in the rainy period. Herbivory and the three foliar parameters

correlated with 50% of the variance observed. In addition, six species highly represented in the ecosystem with different life histories include three pioneer trees (*Liquidambar styraciflua*, *Cercis canadensis* and *Permyenium ovalifolium*) and three shade tolerant trees (*Quercus germana*, *Clethra pringlei* and *Podocarpus reichei*), were analyzed to determine the long-term daily rate of herbivory, over three time periods (seasons of the year: initiation of rain, end of rain, and end of the dry season). In these seasons or periods, the rate of increase in toughness, pubescence and the foliar was determined for each. A clear pattern of temporal variation was observed in these six species. Herbivory was more pronounced during initiation of the rainy season, intermediate during the end of the rainy season, and minimal during the dry season. In general, this pattern is more marked between the pioneer species compared with the tolerant species. During the dry season there was a considerable reduction with respect to initiation of the rainy season. For the pioneer species *L. styraciflua* this reduction was five times less (0.13% daily⁻¹), and for the other pioneer species (*C. canadensis*) it was 3.4 times less (0.13% daily⁻¹). For the remaining species (*P. ovalifolium*, *P. reichei* and *Q. germana*) the reduction was two times less with 0.17% daily⁻¹, 0.09% daily⁻¹, and 0.1% daily⁻¹, respectively. The differences between these seasons and the life histories and the species were significant ($P < 0.0001$). The average annual herbivory accumulated for the six species was 10.8% for initiation of the rainy season, 15.5% at the end of the rainy season and 6.1% for the dry season. The increase in height for the pioneer species was 4.9 times greater than the slower, tolerant species. The pioneer species had an average annual increase in height of 1.19m which was significantly taller ($P < 0.0001$) than that recorded for the tolerant species (0.24 m; 4.9 times less). The leaf attributes that repelled herbivory correlated with 61% of the variance, and for each parameter was as follows: water ($r^2 = 0.0004$), toughness ($r^2 = 0.53$) and pubescence ($r^2 = 0.0064$). In addition to the study of these parameters, a chemical analysis was conducted on the content of foliar phenols of these species during the rainy season and the relation with herbivory of the young and mature leaves of the mature forest and the clearings. The average phenol concentration of the six species was 103.28 mg/g dry weight. The tolerant species had 1.9 times more phenols (136.32 mg/g) than the pioneer species (70.34 mg/g), and this difference was significant ($P < 0.0001$) Results of the two regressions showed that only 12% of the variance in herbivory is attributable to the concentration of phenols for the pioneer species. However, for the tolerant species this relationship explained more than 70% of the variance. Finally, herbivory of the six species studied within the deciduous forest was evaluated. Of the total leaves analyzed, 81.1% corresponded to

the order Lepidoptera. This finding suggests that members of this order are the predominant consumers of leaves for the six species. Following this, and with the objective of establishing the degree of generalists and/or specialist of Lepidoptera with the vegetation, two experiments were conducted, one in the field and the other in the laboratory. These experiments consisted of excluding the larvae associated with each host *in situ* and trying to locate in the field the other hosts, and in the laboratory, offering leaves to the lepidopterans (previously confined in entomological cages) of phylogenetically related species. Nine species of Lepidoptera were recorded feeding on the six species of vegetation. The most significant families representing the order Lepidoptera were five species of Geometridae (56%), two species of Noctuidae (22%) and one species each of Arctiidae and Hesperidae (22%). Three of the plant species had only one species of Lepidoptera associated with them: *Q. germana* with a geometrid (not identified), *P. reichei* with the geometrid *Anisodes gigantula* and *L. styraciflua* with the noctuid *Hyperia variabilis*. Of the three remaining species, two Lepidoptera were identified for each: *P. ovalifolium* with *Oleus calavius* (Hesperidae) and *Hyperia variabilis* (Noctuidae); *C. canadensis* with the geometrids *Microgonia* sp. and *Oxydia* sp.; and *C. pringlei* with *Halysota fugiliosa* (Arctiidae) and *Melese russata* (Geometridae). More specificity was observed for the tolerant plant species than for the pioneer species, and the herbivores were more generalist with the pioneer species than with the tolerant plant species ($\chi^2 = 56.4$; $P < 0.0001$). The average amount of leaves consumed by these herbivores also was more for the pioneer species (9.5%) than for the tolerant species (3.4%). Finally, lepidopteran herbivores showed a significant variation between plant species, which is obviously a result in the life history of these plant species. The pioneer species demonstrated a level of damage 2.8 times greater than the tolerant species. These findings are compatible with the expectations of the theory of resource availability and plant antiherbivore defense, which basically states that plants adapt to live in an environment that makes efficient use of the resources for maximum growth when only limited resources are needed for defense, a situation that does not exist with the tolerant species. This finding is supported by the other study herein regarding the chemical characteristics (total phenols) and the ecology of the pioneer and tolerant plants found in this cloud forest.

PRESENTACIÓN

La organización de la presente tesis se basa en siete capítulos independientes, los cuales incluyen: una introducción general, cinco capítulos que describen el trabajo metodológico empleado y los resultados obtenidos, así como una discusión general.

En el primero se presenta el marco teórico y los fundamentos que soportan el estudio de la interfase planta-herbívoro.

El segundo describe la composición, diversidad y estructura florística del sitio de estudio, considerando los dos tipos de hábitats representativos (bosque maduro y fases de regeneración natural *sensu* claros). Esto proporciona la información básica necesaria sobre las principales especies que conforman al bosque mesófilo de montaña (BMM), y las posibles diferencias entre hábitats. En este segundo capítulo, se presenta la esencia del estudio florístico-ecológico necesario de las especies, para llevar a cabo los estudios de herbivoría. Las especies representativas se definieron con base en atributos tales como el valor de importancia, las formas de crecimiento de las especies, y su historia de vida.

En el tercer capítulo se analizan los patrones generales de herbivoría del BMM (considerando la totalidad de las especies obtenidas en el anterior capítulo), estratos de la vegetación (arbóreo, arbustivo y herbáceo), las épocas del año (lluviosa y seca), la historia de vida (pioneras y tolerantes), las formas biológicas de crecimiento (árboles, arbustos, lianas y hierbas), y las características físicas del follaje. Este análisis a nivel comunitario se basa en mediciones instantáneas de la herbivoría sobre 46 especies representativas del BMM.

En el cuarto capítulo se analizan las tasas de herbivoría (mediciones a largo plazo) con un juego de seis especies selectas: tres pioneras de rápido crecimiento (*Cercis canadensis*, *Perymenium ovalifolium* y *Liquidambar styraciflua*), y tres tolerantes de crecimiento lento (*Quercus germana*, *Clethra pringlei* y *Podocarpus reichei*) definidas a partir del censo del segundo capítulo. Estas especies son características y de alto valor de importancia ecológica para el BMM. Se analizan las características físicas, como posibles atributos defensivos así como su variación espacial y temporal.

En el quinto capítulo se analizan ciertas características químicas foliares (concentración de fenoles totales) para las seis especies, su variación con la edad de las hojas (jóvenes y maduras) y los hábitats estudiados (bosque maduro y fases

sucesionales de regeneración natural). Se analiza, además, la relación entre dichas características y la herbivoría de las especies.

El sexto capítulo (publicación en la revista *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 1999, 78:103-118) aborda un estudio sobre la especificidad y herbivoría de insectos lepidópteros en las especies selectas estudiadas en los capítulos cuatro y cinco. Estableciendo un marco comparativo entre las especies de crecimiento rápido (pioneras) y las de crecimiento lento (tolerantes), así como su relación con la preferencia de los herbívoros sobre las historia de vida de las plantas.

Finalmente, el séptimo capítulo presenta una discusión general que integra lo más relevante de los resultados obtenidos en el presente estudio.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 La herbivoría

El fenómeno de la herbivoría ha sido estudiado profundamente por diversos autores durante varias décadas, y ha sido reconocido como un tema de especial interés para el entendimiento de las interrelaciones bióticas (Harper 1969, Rockwood 1973, Wolda y Foster 1978, Windle y Franz 1979, Rausher y Feeny 1980, Crawley 1983, Dirzo 1984, Coley *et al.* 1985, Dirzo y Miranda 1991, entre muchos más). Las revistas internacionales más prestigiadas que enfocan temas sobre ecología (*Ecology, Oikos, Journal of Ecology*, entre otras) reconocen el tema como de especial interés y han destinado incluso, volúmenes enteros sobre este tópico (*e.g.*, *Ecology* 76 (4), 1995).

La herbivoría en las comunidades naturales, reduce el crecimiento y la reproducción de las plantas que son consumidas, influyendo en aspectos tan determinantes como son la competencia y la composición de la comunidad (Crawley 1983, Dirzo 1987). Por su impacto negativo sobre la adecuación de las plantas, los herbívoros han sido considerados como importantes agentes selectivos en la evolución de las plantas (Ehrlich y Raven 1964, Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976, Marquis 1984).

Diversas teorías han sido desarrolladas para tratar de entender la respuesta de la planta ante el fenómeno de la herbivoría (Fenny 1976, Rhoades y Cates 1976, Rhoades 1979, McKey 1979, Coley *et al.* 1985, principalmente). Dichas teorías han sido y son actualmente confrontadas de manera experimental por observaciones de campo, contribuyendo a su evaluación, y en su caso, a su fundamentación.

Aunque el tema ha sido profundamente abordado, existen lagunas considerables en su conocimiento. Una de ellas es que la mayoría de estos estudios han sido enfocados principalmente hacia los trópicos húmedos y algunas zonas templadas, y muy pocos han sido orientados hacia otros tipos de ecosistemas, como son los ecosistemas tropicales de montaña, específicamente los bosques mesófilos de montaña, bosques de niebla o selva nublada (Puig 1993). Otra consideración es que en el pasado, la mayoría de estos estudios fueron orientados desde una perspectiva zoocéntrica (Dirzo 1984). El

presente estudio pretende ser el primer intento conocido hasta el momento para entender el fenómeno de la herbivoría en una comunidad de bosque mesófilo de montaña.

La presente investigación fue dirigida a explorar los patrones de herbivoría en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera *El Cielo* en Tamaulipas (RBC), México. El interés y la particularidad de un estudio como este se basa, entre otras, en las siguientes razones:

1.1.a El bosque mesófilo es un ecosistema crítico para México. Por ejemplo, apenas contribuye con un poco menos del 1%, de la superficie de un país con 2 millones de km² de territorio nacional. Sin embargo, su diversidad florística y el grado de endemismos que contiene son proporcionalmente altos (Dirzo 1992, Rzedowski 1992). A nivel global, este tipo de ecosistema es muy restringido en extensión y poco conocido científicamente.

1.1.b. Este tipo de vegetación, dentro de la RBC, constituye el límite norte de su distribución en el Continente Americano, y es de esperar que la influencia boreal (en términos del efecto latitudinal y climático) de esta localidad le imprima características especiales a diversos procesos ecológicos, tales como las interacciones planta-herbívoro. Debido, entre otras cosas, a la afinidad de sus elementos florísticos con origen tanto tropical como templado).

1.1.c. En general, este tipo de ecosistema es de los menos estudiados (no sólo en México) particularmente, desde el punto de vista de las interacciones tróficas. Específicamente, en México, no se ha generado un solo estudio de interacciones planta-herbívoro.

1.2. Planteamiento teórico

En la actualidad, se cuenta con el conocimiento de que la herbivoría ejerce un considerable impacto negativo sobre las plantas en escalas de tiempo ecológico y evolutivo (Coley *et al.* 1985). Se ha señalado que el nivel de consumo de follaje por herbívoros en las especies silvestres de comunidades naturales es de una magnitud del 10% anual (Coley 1982, Lowman 1983, Dirzo 1987, Núñez-Farfán y Dirzo 1985, Filip *et al.* 1995). También se menciona que los herbívoros ejercen una fuerza selectiva sobre las plantas al incrementar su mortalidad, o al afectar su desempeño, ya que ingieren biomasa que inicialmente pudo haber sido destinada para las funciones metabólicas

básicas del crecimiento y la reproducción (Coley *et al.* 1985).

Sin embargo, la herbivoría no es de la misma magnitud para todas las especies de plantas. Por ejemplo, se señala que los consumos por herbívoros en algunos bosques tropicales varían entre 0.0003 a 0.8% del área foliar consumida por día, dependiendo de la especie de árbol (Mattson 1980, Coley 1983). Las diferencias en los niveles de consumo dentro de una misma comunidad de plantas pueden deberse, a las diferencias genéticas existentes entre las especies (Coley *et al.* 1985), así como a variación impuesta por el ambiente.

Estas diferencias han sido estudiadas desde la perspectiva de la variación en el sistema defensa-ataque, entendiéndose por defensa a las características físico - químicas que las plantas poseen con su diferenciación cuantitativa y por ataque, a la posibilidad que tienen los herbívoros de consumir follaje, dependiendo de las defensas así como del estado nutricional de la planta y su apetibilidad.

El presente estudio es una aproximación para abordar el estudio de la herbivoría, considerando por un lado una de las teorías que se basan en la interpretación del binomio defensa-ataque, y por otro lado, la predicción que para el bosque mesófilo en el presente estudio se formuló basado en las teorías más reconocidas en la actualidad.

Una de las contribuciones que más aceptación ha tenido entre la comunidad científica estudiosa de las interacciones planta-herbívoro es la "Teoría de la disponibilidad de los recursos y la defensa de la planta contra herbívoros", desarrollada por Coley *et al.* (1985). Básicamente, esta teoría intenta interpretar el porqué las especies difieren en sus niveles de resistencia y/o susceptibilidad para con los herbívoros, ya que si las plantas poseen el potencial de defenderse, ¿porqué muchas especies sufren tan altos niveles de herbivoría? Coley *et al.* (1985) sugieren que la selección favorece a las plantas que tienen tasas bajas de crecimiento y altos niveles de defensa en ambientes con más baja disponibilidad de recursos. En cambio, las plantas que poseen tasas de crecimiento más rápidas y bajos niveles defensivos son favorecidas bajo condiciones de alta disponibilidad de recursos.

De acuerdo a numerosas observaciones en ecosistemas tropicales, aquellas especies que han sido definidas como tolerantes a la sombra (propias de las fases maduras del bosque) son las que poseen bajas tasas de crecimiento, fotosíntesis, respiración y recambio de la lámina foliar. De acuerdo a la hipótesis de disponibilidad de recursos, estas especies tolerantes presentarán menor tasa de herbivoría y mayor

inversión en compuestos químicos secundarios defensivos. Por el contrario, las especies definidas como pioneras o heliófilas (propias de las fases de regeneración natural del bosque), presentarán mayores tasas de crecimiento, fotosíntesis, respiración, y recambio de la lámina foliar. Estas especies pioneras, sufrirán mayores niveles de consumo foliar y harán una menor inversión en compuestos químicos secundarios de defensa (Coley et al. 1985).

Como sustento de lo anterior, en algunas selvas tropicales (e.g. Barro Colorado, Panamá, Los Tuxtlas, México) las especies pioneras llegan a ser consumidas varias veces más rápidamente por insectos que las especies tolerantes en el mismo microhábitat (Coley 1983, Dirzo 1987).

1.3. El ecosistema de estudio

El bosque mesófilo de montaña (BMM) de Gómez Farías, Tamaulipas, se encuentra ubicado en la porción noreste del estado. Se concentra dentro de un macizo montañoso de la Sierra Madre Oriental (SMO), delimitado entre los 22° 55' 30" y 23° 25' 50" N, y los 99° 05'50" y 99°26'30" W. Este ecosistema está circunscrito en la Reserva de la Biosfera El Cielo (RBC), área natural protegida integrada al programa MAB-UNESCO desde 1986. Dicha reserva cuenta en total con 144,530.5 ha, y abarca las dos vertientes de la SMO, en lo que se conoce como Sierra de Cucharas o de Guatemala. Su extensión comprende cuatro municipios: Gómez Farías, Jaumave, Llera y Ocampo (Sánchez-Ramos 1994). Este complejo montañoso forma una estructura divergente en la SMO, que consiste de varias colinas orientadas en dirección norte-sur, caracterizadas por sus pendientes pronunciadas, en donde las altitudes pueden variar de 300 a 2,100 m en menos de siete kilómetros (Rzedowski 1992). La altitud del sitio de estudio es de 1,230 m.

El BMM se encuentra en una de las zonas núcleo de la RBC, zonas consideradas y destinadas por decreto a la conservación ecológica y estudios biológicos. La temperatura promedio es de 19.4°C con precipitación entre 2,000 y 2,500 mm, así como la presencia constante de nubes durante todo el año (Puig et al. 1987). Los suelos son básicamente litosoles y rendzinas. La topografía es cárstica, presentando hundimientos de varios metros de diámetro, lo que origina una gran variedad de microhábitats para la zona (Sánchez-Ramos 1994).

En esta región, el BMM alcanza la mayor latitud norte de su distribución en el país, con excepción de algunos manchones de extensión muy reducida localizados

sobre las cañadas de la SMO, al norte del sitio de estudio. La ubicación entre tres provincias bióticas a nivel nacional y entre las regiones biogeográficas neártica y neotropical, a nivel continental, la hacen un excelente laboratorio natural, principalmente para estudios de biogeografía, ecología y biosistemática (Puig *et al.* 1987).

A pesar de su potencial, este ecosistema ha sido pobremente estudiado a la fecha. Específicamente, en estudios sobre la interacción planta-animal, solamente se han abordado desde una óptica zoocéntrica aspectos de plagas forestales y sistemática de insectos. La mayor parte de los estudios se han dirigido hacia la sistemática vegetal y de vertebrados. En el estudio de la herbivoría incluso, a nivel mundial, no se conoce un solo trabajo en este tipo de ecosistema.

1.3.1. Estudios prospectivos. Se consideraron los siguientes aspectos para la obtención de la información básica sobre la herbivoría y las interacciones planta-insecto de manera prospectiva :

Para lograr la interpretación de las interacciones planta-herbívoro, se partió del principio de conocer el estado de la herbivoría, sus agentes causales, así como la magnitud de su impacto. Cabe señalar que esto se hizo a través del gradiente altitudinal abarcando tres tipos de vegetación (bosque tropical subcaducifolio, bosque de mixto de encino y BMM). Finalmente los estudios a detalle fueron llevados a cabo en el BMM de la RBC. Por lo tanto, lo anterior se sustenta en las siguientes fases:

1.3.2. Los agentes de daño foliar. Dentro del BMM probablemente la herbivoría más importante es la efectuada por los insectos, seguida posiblemente por la efectuada por algunos vertebrados del sotobosque ya que, reconociendo tres estratos (arbóreo, sotobosque y herbáceo) se tiene el siguiente conocimiento:

1.3.2.a. No existe la evidencia de folívoros vertebrados arbóreos, excepto algunos herbívoros ocasionales como son cinco especies de ardillas: ardillón (*Spermophilus variegatus*), ardilla voladora (*Galucormys volans*) y las ardillas arborícolas (*Sciurus aureogaster*, *S. deppi*, y *S. alleni*) (Sosa 1987).

1.3.2.b. En el sotobosque, existen dos especies de cérvidos: venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y venado temazate (*Mazama americana*) relativamente abundantes, así como una especie de pecarí considerada frecuente (*Dicotyles tajacu*) (Sosa 1987).

1.3.2.c. Para el estrato herbáceo existen dos especies de conejos (*Sylvilagus brasiliensis* y *S. floridanus*) (Sosa 1987).

Considerando el anterior contingente de herbívoros vertebrados, sería de esperar que los insectos jugaran un papel importante en el consumo de follaje en los tres estratos del BMM, mientras que los vertebrados podrían tener algún impacto sólo en el sotobosque.

1.4. Objetivos

Este proyecto tiene como objetivo central conocer los patrones generales de la interacción planta-herbívoro, en las especies de plantas más representativas de los hábitats más importantes en el bosque mesófilo: bosque maduro y parches de regeneración natural (claros). Para abordar este objetivo, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1.4.a. Determinar las especies más representativas de los dos hábitats predominantes del BMM, con la finalidad de llevar a cabo estudios de herbivoría a mayor detalle.

1.4.b. Determinar la variabilidad en el daño por herbívoros, en función de la variabilidad estacional (época seca y húmeda), de la variabilidad entre hábitats, y de la variabilidad intraespecífica e interespecífica.

1.4.c. Conocer los principales grupos de herbívoros involucrados en el consumo de follaje en las especies más representativas dentro de esta comunidad vegetal.

1.4.d. Conocer los mecanismos de defensa física (*i.e.* dureza y pubescencia foliar) y química (*i.e.* fenoles totales) en función de la variabilidad de las historias de vida de un grupo de plantas representativas selectas.

1.4.e. Determinar si los resultados obtenidos se ajustan a la hipótesis de la disponibilidad de recursos para las plantas (Coley *et al.* 1985), poniendo a prueba esta hipótesis como un marco de referencia teórico que explica la variación interespecífica en la herbivoría.

Para la aproximación hacia tales objetivos, se plantearon las siguientes actividades específicas:

a). Se ubicaron sitios permanentes de muestreo, considerando los dos tipos de hábitats naturales representativos de este ecosistema (el bosque maduro y la etapa de regeneración natural, caracterizadas por claros de la vegetación).

b). Se definieron las especies ecológicamente más importantes, desde la perspectiva de la caracterización y composición florística del bosque mesófilo. Dicha definición (basada en la densidad, la frecuencia y la masividad de las especies),

constituyó la base metodológica para seleccionar las especies representativas, sobre las cuales se orientó el estudio de la herbivoría.

c). Fueron determinadas las formas biológicas de todas las especies vegetales presentes en los tres estratos diferenciales del bosque, y analizándose la herbivoría en las especies de dichos estratos.

d). Se llevó a cabo una selección de las especies de plantas por su historia de vida (pioneras y tolerantes) con el fin de tener un sistema de especies contrastables que permitiese poner a prueba hipótesis ecológico-evolutivas de herbivoría, tales como la interacción planta-herbívoro y teorías de defensa de las plantas.

e). Se caracterizaron los principales grupos de herbívoros, en los tres estratos diferenciales del bosque (arbóreo, arbustivo y herbáceo).

f). Se analizó el nivel de herbivoría (en medición instantánea) durante la época lluviosa (mayo-septiembre), y durante la época seca (octubre-abril) para todas las especies resultantes del censo florístico.

g). Fueron comparadas las técnicas de medición de la herbivoría en campo, en particular, métodos instantáneos (herbivoría en pie) y métodos a largo plazo (tasas de herbivoría).

h). Se determinó mediante pruebas de especificidad, la variabilidad que ocurre entre herbívoros generalistas y específicos en relación a la historia de vida de las plantas (pioneras y tolerantes).

i) Finalmente, mediante análisis químicos foliares se comparó la historia de vida de las plantas y la concentración de fenoles totales en relación con la herbivoría y los hábitats estudiados.

1.5. Hipótesis

Considerando que no existe en la literatura especializada un solo trabajo de herbivoría en un ecosistema como el bosque mesófilo fue necesario definir, en principio, los patrones generales de la herbivoría para esta comunidad florística. Con lo anterior, este trabajo se abordó tomando en cuenta dos aspectos principales. Por un lado, analizar los patrones generales del consumo foliar en las principales especies pioneras y tolerantes, considerando su variación temporal en mediciones instantáneas, así como los atributos físicos-defensivos de la hoja y por otro, llevar a cabo estudios de largo plazo en mediciones de las tasas de herbivoría sobre las especies seleccionadas con distinta

historia de vida, considerando los atributos defensivos físicos y químicos de las plantas.

Las predicciones que se formularon (basadas en la teoría antes mencionada), comparando especies de crecimiento rápido y lento (pioneras vs. tolerantes), fueron:

1.5.a. Que existiera cierta diferencia, en cuanto a la disponibilidad de recursos, entre los hábitats contrastantes en cuanto a su disponibilidad de luz.

1.5.b. Que las especies pioneras resultaran mayormente consumidas, respecto a las tolerantes, en las mediciones instantáneas y de largo plazo (tasas de herbivoría).

1.5.c. Que las especies pioneras mostraran menor concentración de compuestos secundarios defensivos.

1.5.d. Que existieran diferencias en la edad de la hoja y la concentración de los compuestos secundarios defensivos, y que esta diferencia se refleje en la herbivoría analizada.

1.5.e. Que la diferencia en el nivel de herbivoría entre patrones de crecimiento y hábitat característico de las especies se encontrara asociado a la concentración de compuestos secundarios.

LITERATURA CITADA

Coley, P.D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. Págs: 123-132. En: Leigh, E.G., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.). *Ecology of a tropical forest: Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53: 209-233.

Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.

Crawley, M.J. 1983. *Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press, Berkeley, California. 437 pp.

Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. Págs: 141-165. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds.). *Perspectives on Plant Populations Ecology*. Sinauer, Sunderland, Mass.

Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoros en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Rev. Biol. Trop.* 35: 119-131.

- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Págs. 233-287. En: Price W.P., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W. W. Benson (eds.). *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York.
- Dirzo, R. 1992. Diversidad florística y estado de conservación de las Selvas Tropicales de México. Págs: 57-81. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo (eds.). *México ante los retos de la biodiversidad*. CONABIO, México.
- Ehrlich, P.P. y P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Feeny, P.P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Págs: 1-40. En: Wallace, J. y R. L. Mansell (eds.). *Biochemical interactions between plant and insects. Recent advances in Phytochemistry*. Plenum Press, Nueva York.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Maass y J. Sarukhán. 1995. Within -and among- year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees a Mexican tropical deciduos forest. *Biotropica* 27: 78-86.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposium in Biology* 22: 48-62.
- Lowman, M.D. 1983. An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* 16: 264-268.
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.
- McKey, D.D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. Págs: 55-133. En: Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen (eds.). *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Nueva York.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Núñez-Farfán, J. y R. Dirzo. 1985. Herbivoría y sucesión en una selva alta perennifolia. Págs: 313-331. En: Gómez-Pompa, A. y R.S. Del Almo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. INIREB. Alhambra Mexicana, México.
- Puig, H. 1993. *Árboles y arbustos del bosque mesófilo de montaña de la Reserva El Cielo, Tamaulipas, México*. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México. 84 pp.

- Puig, H, R. Bracho y V. Sosa. 1987. El bosque mesófilo de montaña: Composición florística y estructura. Págs: 55-77. En: Puig, H. y B. Rosa (eds.). *El Bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías Tamaulipas*, Instituto de Ecología, A.C., México.
- Rauscher, M.D. y P. Feeny. 1980. Herbivory, plant density and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. *Ecology* 61: 905-917.
- Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. Págs: 4-54. En: Rosenthal G.A. y D.H. Janzen (eds.). *Herbivores their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, Nueva York.
- Rhoades, D.F. y R.G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivory chemistry. Págs: 168-213. En: Wallace, J. y R.L. Mansell (eds.). *Biochemical interactions between plant and insects. Recent advances in Phytochemistry*. Plenum Press, Nueva York.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54: 1363- 1369.
- Rzedowski, J. 1992. El universo vegetal de México. Págs: 110-125. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo (eds.). *México ante los retos de la biodiversidad*. CONABIO, México.
- Sánchez-Ramos, G. 1994. La Reserva de la Biosfera El Cielo: Un patrimonio de la humanidad. *Ducks Unlimited México* 15: 32-36.
- Sosa, J. V. 1987. Generalidades de la región de Gómez Farías. Págs: 15-28. En : Puig, H. y B. Rosa (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías Tamaulipas*, Instituto de Ecología, A.C., México.
- Windle, P.N. y E.H. Franz. 1979. The effects of insect parasitism on plant competition: greenbugs and barley. *Ecology* 60: 521-529.
- Wolda, H. y R. Foster. 1978. *Zunacetha annulata* (Lepidoptera: Diopitidae), an outbreak insect in a neotropical forest. *Geo-Eco-Trop.* 2: 443-454.

CAPÍTULO II

EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DE GÓMEZ FARÍAS COMO ESCENARIO PARA EL ESTUDIO DE LA HERBIVORÍA

CAPITULO II

EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA, GÓMEZ FARÍAS TAMAULIPAS, ESCENARIO PARA EL ESTUDIO DE LA HERBIVORÍA

2.1 INTRODUCCIÓN

2.1.1. El bosque mesófilo. El bosque mesófilo de montaña, BMM (Miranda 1947, Rzedowski y McVaugh 1966, Rzedowski 1978), también conocido como *bosque de neblina* o *selva nublada* (Puig 1993), *bosque deciduo templado* (Rzedowski 1966), *bosque obrófito de altura* (Lauer 1968), o *bosque nuboso* (Gómez 1986) es un ecosistema complejo que mezcla elementos vegetales de afinidades templadas y tropicales, sobre todo en localidades ubicadas hacia el límite de su distribución boreal, como el caso de México. A nivel mundial, la superficie que este ecosistema cubre es apenas una pequeña proporción de la superficie terrestre (0.3% ca. 500,000 km², ver Stadtmüller 1987). En el Continente Americano este ecosistema se encuentra distribuido entre los 23°N y los 25°S (Webster 1995). Los patrones de distribución geográfica de los taxa de bosques nublados neotropicales han tenido gran influencia de la reconexión florística entre América del Sur y América del Norte, a través de un considerable número de migraciones recíprocas de taxa andinos (e.g. *Drimys*) hacia el norte y de taxa cordilleranos (e.g. *Juglans*) hacia el sur. Las fluctuaciones climáticas ocurridas en el Pleistoceno llegaron a afectar en gran medida a los bosques mesófilos o nubosos en cuanto a su posición altitudinal y latitudinal (Webster 1995).

El endemismo que ocurre en estos ecosistemas se puede considerar bajo a nivel genérico, pero alto a nivel específico, lo cual sugiere una especiación rápida y reciente (Webster 1995). Lo anterior se apoya por el hecho de que los BMM son centros de especiación alopátrica y alto endemismo para el género *Magnolia*, para México y Centroamérica, y que estos ecosistemas albergan 17 especies endémicas distribuidas en cinco provincias regionales de Mesoamérica (cf. Vázquez-García 1990, 1995). En cuanto al endemismo de vertebrados se conoce poco, sin embargo se registra en el BMM de Perú en un área que corresponde al 2.8% del territorio peruano, a 17 especies de mamíferos endémicos (70.0%), 29 especies de aves (4.8%) y 42 especies de anuros (7.0%) (UNEP 1991). Es decir, que para la fauna

vertebrada peruana (considerado como uno de los doce países megadiversos, UNEP 1991) el BMM alberga el 14.1% (90 especies) de vertebrados endémicos (Leo 1995). Otras estimaciones a nivel mundial sugieren que este ecosistema alberga el 10% de las especies de aves cuyo ámbito de distribución se restringe al BMM (Long 1995).

El BMM es considerado crítico para México, ya que si bien apenas contribuye con un poco menos del 1% de la superficie del territorio nacional, su diversidad florística y grado de endemismos son desproporcionadamente altos (Dirzo 1992, Rzedowski 1992). Adicionalmente, este ecosistema sufre en la actualidad una constante reducción en su superficie por efectos antropógenos, tales como la agricultura, principalmente cultivo de café (*Coffea arabica* L.), o la extracción forestal maderable (e.g. *Quercus* spp., *Liquidambar styraciflua*, *Acer skutchii*, entre otras) y no maderable (e.g. *Chamaedorea radicalis* y *C. elegans*) (Ortega y Castillo 1996). Dicha reducción fue drástica en las dos últimas décadas, ya que el área ocupada a nivel nacional en 1971 era de 1'716 110 ha (0.86% de la superficie del país; Flores *et al.* 1971, Rzedowski 1978) y para 1991 se reportaron 142 371 ha con una tasa de reducción promedio de 78 687 ha por año (SARH 1992, Ortega y Castillo 1996). Esto lo constituye en un ecosistema con alta prioridad de ser ecológicamente protegido y científicamente estudiado.

En nuestro país este tipo de ecosistema se encuentra en forma de manchones discontinuos tanto en la Sierra Madre Oriental como en la Occidental. Su distribución tiene lugar por la vertiente del Atlántico en fragmentos de las superficies montañosas de Tamaulipas, Veracruz y Oaxaca. Por la vertiente del Pacífico se localizan pequeñas porciones que recorren desde Sinaloa hasta Chiapas, siendo en este último estado donde se encuentra, en la Sierra Madre de Chiapas, la superficie más extensa y conservada (Dirzo 1994).

Debido a la ubicación latitudinal en nuestro país, y en contraposición con los bosques de niebla sudamericanos, los de México poseen, como atributo distintivo desde el punto de vista biogeográfico, la concurrencia de una considerable cantidad de especies de afinidad nortea, especies de distintiva afinidad tropical, y especies de distribución restringida a México (Dirzo 1994, Rzedowski 1992). En general, se trata de comunidades situadas en hábitats montañosos donde predominan climas húmedos en altitudes que oscilan entre los 600 y 2000 m (Rzedowski 1978).

En Tamaulipas, este tipo de vegetación se encuentra ubicado en lo que se conoce como Reserva de la Biosfera El Cielo, al suroeste del estado y constituye el límite nortea extremo de la distribución boreal en el Continente Americano (Martin

1955, 1958, Rzedowski 1978, Puig 1976, Dirzo 1994). En esta región el BMM abarca una superficie de 100 km² (Puig y Bracho 1987).

De los estudios florísticos que han sido desarrollados específicamente en el BMM de Gómez Farías, destacan principalmente los de: Miranda y Sharp (1950), Sharp *et al.* (1950), Hernández X. *et al.* (1951), Martín (1958), Lof (1980), Puig *et al.* (1983), Puig y Bracho (1987), Ponce de León (1989), Dent (1992) y Puig (1993). A partir de estos estudios se ha puesto de manifiesto la especial conjunción de elementos florísticos, ya si bien es sabido que en él confluyen características de bosques de climas tropicales y templados, ahora se reconoce más de un aspecto que se comparte con ambos tipos de bosques, ya que: *i*) se estima que el porcentaje de área que se abre por la producción de claros anualmente (25%) mantiene una notable similitud con la que ocurre en comunidades templadas (Runkle 1982, Arriaga 1987), aunque la tasa de caída de árboles (2 árboles/ha/año) es relativamente mayor a la de estas comunidades (Brewer y Merritt 1978, Arriaga 1987), y *ii*) la tasa de producción anual de claros y el área cubierta por estos son similares a las reportadas para algunas comunidades tropicales (Arriaga 1987).

Sin embargo, quedan muchos aspectos biológicos por estudiar en este ecosistema, tanto a nivel local como global. Dos temas esencialmente descuidados en el estudio del BMM, son *i*) el de la caracterización cuantitativa de la diversidad florística que permita establecer comparaciones entre sitios representativos de este tipo de vegetación, y con otros tipos de comunidades que permitan ayudar a entender mejor su biología, funcionamiento, y contribuyan a generar bases para su conservación, y *ii*) el análisis de las interacciones ecológicas asociadas a la variación espacial de la composición florística y la dinámica de la regeneración.

2.1.2. La regeneración natural en el BMM. El BMM puede verse como un mosaico de parches de vegetación en diferente estado de madurez. En Gómez Farías la regeneración depende de los claros naturales, producto de la caída de árboles. La alta tasa de caída de árboles se explica por un lado por la ubicación latitudinal, en donde predominan los vientos alisios del Golfo de México, y por otro por los suelos pedregosos y someros característicos de esta zona (Puig 1993). Con la apertura de un claro se inicia el ciclo de la regeneración natural (Brokaw 1985b). En los claros naturales el crecimiento rápido de la vegetación da lugar a la colonización por parte de especies demandantes de luz y, después de varias décadas, al restablecimiento de parches maduros de vegetación dominados por árboles tolerantes a la sombra, junto con algunos demandantes que logran alcanzar el dosel (*cf.* Whitmore 1982).

Se considera que en una comunidad vegetal las perturbaciones locales, tales como la caída de árboles, inducen a la formación de hábitats contrastantes, y que esta heterogeneidad afecta a las especies en las posibilidades de continuar en uno o varios de los microhábitats formados (Martínez-Ramos 1985). Lo anterior sugiere la selección de atributos conducentes a la evolución de especies con historia de vida contrastantes y distinguibles, con una dicotomía simplificada, en especies pioneras (heliófilas, o demandantes de luz) y tolerantes a la sombra (Bazzaz y Pickett 1980, Whitmore 1982).

También se han señalado estos claros como parte fundamental de los procesos promotores de la diversidad y de la regeneración, en los cuales se establece un estado dinámico de la comunidad bajo un sistema particular de regeneración natural (Whitmore 1975). La apertura de un claro llega a modificar las condiciones microambientales de su porción interna, generando por consecuencia que ocurra una restricción en el éxito competitivo de las especies que llegan a colonizar incrementándose de esta forma la diversidad (Strong 1977, Connell 1978).

La frecuencia con que ocurren estos claros es estacional y espacialmente variada (Martínez-Ramos 1985). En el tiempo, por ejemplo, para el BMM de Gómez Farías, al igual que la región de Los Tuxtlas (Sarukhán 1978), la mayor frecuencia ocurre durante la incidencia de "nortes" invernales, viéndose muy afectada por la presencia constante de ciclones, ya que en la costa de Tamaulipas llegan el 34% de las tormentas tropicales que inciden en el Golfo de México (Jáuregui 1967). En el espacio, la variación depende de la topografía, la exposición y el tipo de suelo entre otras cosas. En cuanto a la magnitud del área afectada se conoce, por ejemplo, que una selva alta perennifolia posee en promedio cerca del 6% de su superficie ocupada por claros de seis o menos años de edad (Hallé *et al.* 1978), mientras que para el BMM de Gómez Farías, Arriaga (1987) consigna un área de 1.02% de la superficie ocupada por claros naturales. La misma autora registró un promedio de 19 claros por hectárea y un tamaño promedio de 111 m².

En el caso de las selvas, la dinámica de apertura de los claros produce que el dosel de éstas adquiera una estructura heterogénea en el espacio horizontal y vertical. En esta estructura, factores como la luz, el agua, el bióxido de carbono y los nutrimentos pueden variar fuertemente (Martínez-Ramos 1985). En las selvas la luz decae exponencialmente a medida que atraviesa el dosel estratificado hasta llegar al suelo con solo un 0.1 a 2% de su radiación total (Schultz 1960, Bjorkman y Ludlow 1972). Aunque no hay datos cuantitativos para el BMM, es esperable un patrón de disponibilidad lumínica similar. En términos generales, la intensidad lumínica y su

duración es mayor en los claros que en el sotobosque, y como regla general, el grado de contraste micrometeorológico entre claros y sotobosque, aumenta con el tamaño del primero (Brokhaw 1985a).

La dinámica de formación y cierre de claros, y la variación en historias de vida de las plantas asociadas a dicha dinámica constituyen un sistema ideal para el estudio de la ecología evolutiva de la herbivoría a la luz de las teorías de la variación en la disponibilidad de recursos y la asignación diferencial de recursos para la defensa por parte de las plantas (véase Cap. IV). Un preámbulo importante en estos estudios es la detección, y en su caso, la caracterización de los hábitats contrastables en cuanto a su disponibilidad de un recurso crítico en los bosques mesófilos de montaña: la luz.

Por lo anteriormente expuesto, en el presente estudio son analizados dos tipos de hábitats representativos del BMM y contrastables en cuanto a la disponibilidad lumínica para las plantas: bosque maduro y claros de perturbación natural. Esta caracterización se enfoca en dos sentidos: a) en la composición florística y estructura, y b) considerando algunas características físicas y biológicas (i. e. luz, y volumen foliar). Se espera con esto, por una parte, ofrecer una descripción del escenario ecológico en que se da la interacción planta-herbívoro en el BMM en esta localidad, y por otra, detectar especies representativas de condiciones contrastables en cuanto a su demanda lumínica. Dichas especies son el foco de interés de los capítulos subsecuentes en los que se analiza la relación entre herbivoría e historias de vida adaptativas de las plantas.

Los objetivos específicos de la presente investigación fueron los siguientes:

a) Conocer la composición florística y estructura del bosque mesófilo tomando en cuenta los dos tipos de hábitats extremos en cuanto a la disponibilidad de luz. Un corolario de esto sería la definición de las especies de mayor valor de importancia de cada uno (considerando sus formas biológicas e historias de vida), de entre las cuales se seleccionará una muestra para los análisis de herbivoría (cf. Cap. III).

b) Determinar la diversidad florística del BMM, considerando tanto el bosque maduro como claros naturales, con la finalidad de establecer un panorama comparativo de la diversidad y la estructura entre ambos hábitats.

c) Conocer ciertos atributos ambientales comparativos en los dos tipos de hábitats: la cantidad de follaje del dosel, la intensidad lumínica y la tensión edáfica superficial (dureza del suelo).

2.2 EL SITIO DE ESTUDIO

2.2.1. Características generales. El BMM de la Reserva de la Biosfera "El Cielo" (Fig. 2.1) se encuentra ubicado en la porción suroeste del estado de Tamaulipas en México. Se trata de un macizo montañoso de la Sierra Madre Oriental, delimitado entre los 22° 55' 30" y 23° 25' 50" N y los 99° 05' 50" y 99° 26' 30" W. El área conocida como "Rancho del Cielo", que es el sitio específico de estudio, se ubica entre los 23° 06' 13" N y los 99° 11' 33" W. Esta localidad se considera como la distribución más norteña de este ecosistema para en República Mexicana (Martin 1955, 1958). Comparativamente, El Cielo contiene mayor número de elementos florísticos templados que tropicales (Vázquez-García 1995). Es considerado, junto con el BMM de Teocelo en Veracruz, intermedio en cuanto a la diversidad genérica de árboles (50 géneros) y de diversidad específica (67 especies) respecto a otros BMM de diversidad florística extrema como son: i) El Triunfo, Chiapas, con mayor número de géneros y especies de árboles (88 géneros y 143 especies), ii) Ocuilán, Morelos y el Valle de México con menor número de especies de árboles (30 especies), y iii) Cerro Viejo, Jalisco con 40 especies (Vázquez-García 1995).

El sitio abarca las dos vertientes de la mencionada Sierra Madre Oriental, en lo que se conoce como Sierra de Cucharas o de Guatemala, y que comprende a los municipios de Gómez Farías, Jaumave, Llera y Ocampo, en el estado de Tamaulipas (Sánchez-Ramos 1994). Este complejo montañoso forma una estructura divergente en la Sierra Madre Oriental, que consiste en varias colinas orientadas en dirección norte-sur, caracterizadas por sus pendientes pronunciadas, en donde las altitudes pueden variar de 300 a 2,100 m en menos de 7 km (Rzedowski 1992). La altitud del sitio de estudio varía de 1200 a 1235 m.

El bosque mesófilo tiene una temperatura promedio de 13.8°C, con precipitaciones que oscilan entre 2,000 y 2,500 mm. Se reconoce la presencia constante de nubes durante todo el año, lo cual permite encontrar valores de humedad relativa del 90% (Puig y Bracho 1987).

Los suelos son básicamente litosoles y rendzinas. La topografía es cárstica, presentando hundimientos de varios metros de diámetro, lo que origina una gran variedad de microhábitats en la zona (Muir 1936, Heim 1940).

Las épocas de precipitación en el BMM de Gómez Farías se pueden reconocer con un buen margen de certeza, y han sido divididas como lluviosa (mayo-octubre) y seca (noviembre-abril) (G. Sánchez y R. Dirzo obs. pers.). La Tabla 2.1 resume los datos climáticos de Puig y Bracho (1987) y presenta los propios para los

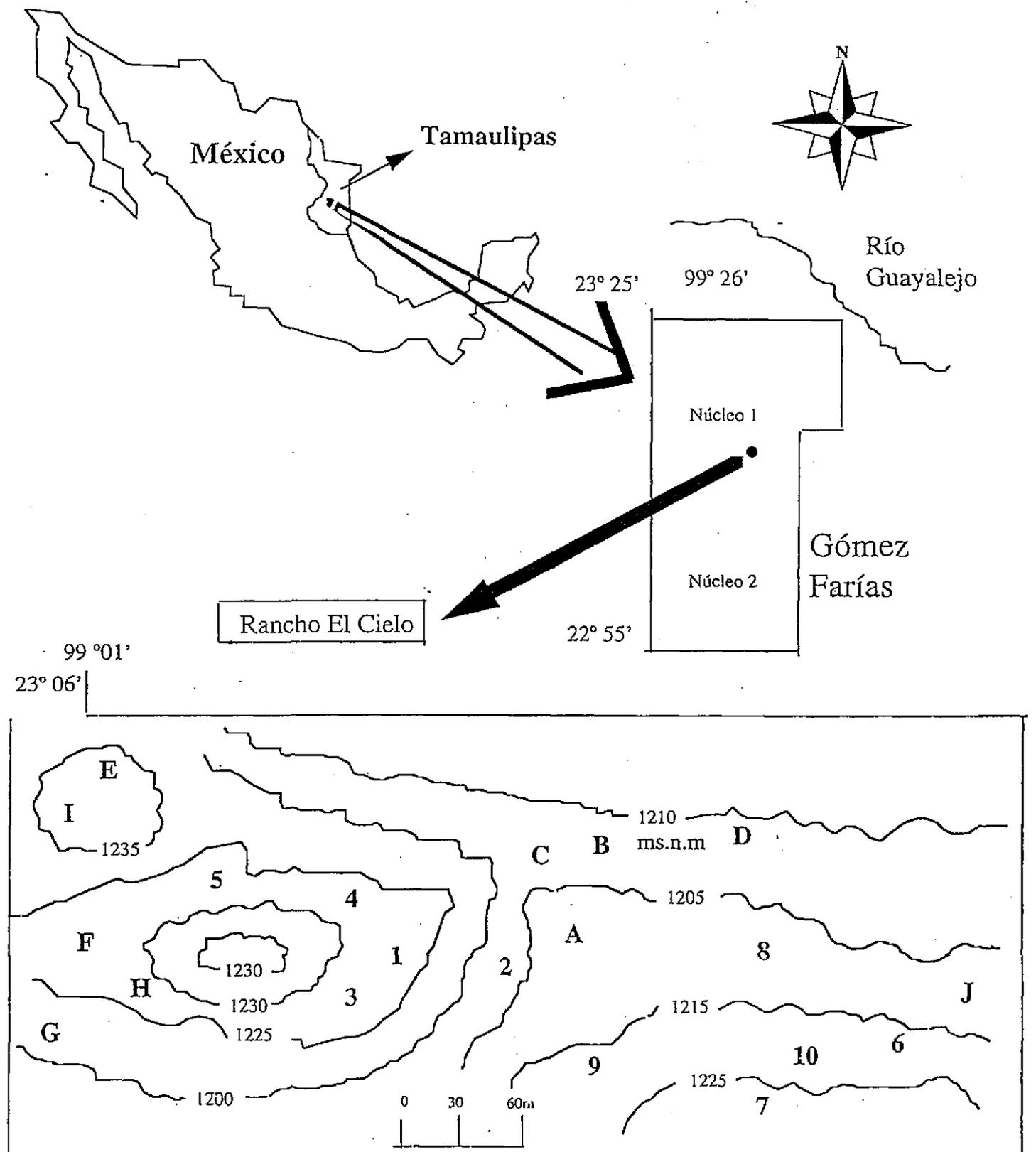


Figura 2.1. Localización del bosque mesófilo en Gómez Farías Tamaulipas, México y ubicación de los sitios de estudio de la Reserva de la Biosfera El Cielo. Los números 1-10 corresponden a los sitios del bosque maduro, y las letras A-J a los claros de regeneración.

años del presente estudio. La temperatura para estos últimos datos fue medida utilizando un higrotermógrafo y la precipitación con un pluviómetro de aluminio No. 5100-451 A de tripié con receptor de 7".

Tabla 2.1. Precipitación y temperatura en el bosque mesófilo de Gómez Farías, Tamaulipas. Temp. = temperatura, Precip.= precipitación.

Parámetro climático	Puig y Bracho (1987)		Presente estudio
	1972-1983	1995	1996
Años considerados	1972-1983	1995	1996
Temp. media anual (°C)	13.8	19.4	18.7
Temp. del mes más caliente (°C)	34.4	35.2	33.6
Temp. del mes más frío (°C)	-2.2	-3.1	2.0
Precip. anual (mm)	2,522.4	2,090	2,602
Precip. época lluviosa (mm)	1740.4 (69%)	1274.9 (61%)	1873.5 (72%)
Precip. época seca (mm)	782 (31%)	815 (39%)	728.5 (28%)

Para el periodo del presente estudio (1994-1997) el clima tuvo en promedio 19.05°C de temperatura mensual con 2,346 mm de precipitación anual. El año de 1996 fue considerablemente más lluvioso que 1995, y ligeramente más lluvioso que el promedio de 1972-83 por la presencia de varios ciclones y tormentas tropicales. La variación estacional en los dos años de estudio fue bien marcada, como es la norma en la zona (Puig y Bracho 1987). La presencia de heladas se registra de noviembre a febrero (Puig y Bracho 1987). Es de esperarse que estas variaciones climáticas confieran variaciones ecológicas importantes a este sitio, como puede ser que no permita el establecimiento de taxa tropicales propios del bosque tropical subcaducifolio (Puig y Bracho 1987) que se localiza altitudinalmente abajo del bosque mesófilo en la zona de estudio.

2.2.2. Florística y fisonomía. En general la fisonomía de este tipo de bosques está dada por los grandes árboles, algunos de los cuales sobrepasan los 50 m de altura, con troncos de hasta más de dos metros de diámetro a la altura del pecho (DAP), principalmente en especies del género *Quercus*. En los segmentos del bosque maduro, es notable la gran densidad de plantas leñosas, entre las cuales las lianas mantienen una representación más bien baja. Aunque algunas plantas pierden el follaje durante la época seca, la comunidad se presenta como perennifolia (94% de los árboles mantienen su follaje).

En el BMM maduro de la Reserva de la Biosfera "El Cielo" la densidad arbórea promedio reportada por Puig *et al.* (1987) es de 1,169 ind. ha⁻¹, lo cual sugiere que se trata de un bosque denso. Este se compone básicamente de cuatro subestratos según Puig (1993). El subestrato del dosel de 15 a 25 m de altura, está caracterizado por *Clethra pringlei* (S. Wats), *Liquidambar styraciflua* (L.) *Acer skutchii* (Rheder), *Cercis canadensis* var. *mexicana* (L.), *Quercus sartorii* (Liebm.) y *Q. germana* (Cham. et Schlecht.). El subestrato arbóreo de 10 a 15 m de altura, se conforma por *Carya ovata* (Mill.) var. *mexicana* (Engel.) Manning, *Magnolia tamaulipana* (A. Vázquez), *Ostrya virginiana* (Mill.), *Podocarpus reichei* (Bucholz et Gray), *Meliosma oaxacana* (Standl.), *Turpinia occidentalis* (Swartz) G. Don y *Tilia houghii* (Rose). Existen otros elementos arbóreos que no son de gran dominancia, sin embargo su importancia radica en que poseen una distribución restringida para México, tales como *Fagus mexicana* (Mart.), *Abies vejari* (Martínez), *A. religiosa* (Kunth) Schlr. & Cham, *Juglans mollis* (Engelm.) y *Taxus globosa* (Schlecht.), principalmente. El subestrato arbustivo se compone de árboles de baja altura o arbustos tales como *Eugenia capuli* (Schlecht. et Cham.) Berg., *Rapanea myricoides* (Schl.) Lundell, y *Ternstroemia sylvatica* (Schl. et Cham.). Este estrato es rico en especies aunque no muy denso en el caso del bosque maduro. El subestrato herbáceo presenta una riqueza limitada de especies, entre las que destacan: *Bomarea hirtella* (Kunth) Herbert, *Phytolacca icosandra* (L.), así como *Hoffmannia strigillosa* (Hemsl.), *Pilea pubescens* (Liebm.), *Salvia* sp., *Elephantopus mollis* (Kunth), *Gibasis pellucida* (Mart. & Gal.) D. Hunt, y *Tripogandra* aff. *palmeri* (Rose) Woodson. El gremio de helechos adquiere una densidad tal en estos tipos de bosques que no puede compararse con la de ningún otro ecosistema de México (Dirzo 1994). En el sitio de estudio este grupo está bien representado numéricamente aunque con relativamente pocas especies, principalmente de los géneros *Asplenium* y *Polypodium* (Lof 1980). Las epífitas están representadas por especies de las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Piperaceae así como helechos. Las especies trepadoras características son *Vitis tiliifolia* (Humb. & Roem. ex Schult.), *Smilax bona-nox* (L), *S. cordifolia* (Humb. & Bonpl. ex Willd), *S. jalapensis* (Schltdl), *Marsdenia macrophylla* (Humb. & Bonpl. ex Schult. E. Fourn.), y *Passiflora incarnata* (L).

En los sitios perturbados las especies más abundantes son: *Cnidocolus multilobus* (Pax.) Johnst., *Urera caracasana* (Jacq.) Griseb., *Bocconia frutescens* (L.), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Senecio* spp. y *Trema micrantha* (L.) Blume, junto con *Liquidambar styraciflua* que llega a formar manchones considerables en cultivos

abandonados (Puig *et al.* 1987). En estos sitios perturbados los estratos herbáceos y arbustivos son más diversificados y exuberantes (Puig 1993). Las especies heliófilas que se ven favorecidas incluyen a *Solanum* spp., *Hoffmania strigillosa* (Hemsl.) y *Psychotria erythrocarpa* (Schltdl).

2.2.3. Fauna. La fauna presente en este ecosistema es mixta, de origen neártico y neotropical, destacando la presencia de felinos como *Felis onca*, *Felis yagouaroundi*, *Felis concolor* y *Felis weidii*, cánidos como *Canis latrans* y otras especies sobresalientes como el oso negro *Ursus americanus* (en su distribución más sureña), y otras especies como *Mustela frenata*, *Mephitis macroura*, *Procyon lotor*, *Didelphis marsupialis*, *Nasua nasua*, *Odocoileus virginianus*, *Mazama americana* y *Tayassu tajacu* (Sosa 1987). La riqueza en cuanto al número de especies de murciélagos es de 23 especies, equivalente al 18% de las reportadas para México (Arita 1993). De la avifauna (sólo para el BMM) se conocen 105 especies, que equivale al 20% de las consignadas para toda la Reserva de la Biosfera "El Cielo". De éstas, el 14% son aves migratorias y el 86% restante son residentes permanentes del BMM (Grant y Faaborg 1997). Algunas aves representativas son: *Crax rubra*, *Penelope purpurascens*, *Trogon* spp. y *Campephilus guatemaltensis* (Grant y Faaborg 1997). Las serpientes más comunes son *Crotalus durissus*, *C. lepidus* y *Bothrops atrox* (Sosa 1987). En suma, se trata de un bosque que conjuga especies de afinidades tropicales y templadas y de diversidad notable, dadas su posición latitudinal y elevación.

2.3. METODOLOGÍA

Mediante la utilización y el análisis interpretativo de fotografías aéreas de escala 1:25,000, el mapa de vegetación de la región de Gómez Farías elaborado por Puig y Bracho (1987), así como recorridos de campo dentro y en las inmediaciones del sitio denominado Rancho del Cielo, se definió la ubicación y coordenadas (con un geoposicionador Ensing) de la superficie que compone al bosque maduro. Dicha superficie fue considerada a partir de la presencia de los elementos florísticos típicos dominantes de este hábitat, así como de las áreas que mostraban poca perturbación natural, antropogénica y la estructura típica del bosque maduro (Puig *et al.* 1987). El área total del bosque maduro en esta zona fue medida (35.5 ha), mapeada y cuadrículada con el fin de llevar a cabo una selección aleatoria de los sitios a estudiar. Con los recorridos de campo y las fotografías aéreas, además, se detectaron y marcaron áreas de perturbación natural, en forma de claros del dosel,

producto de la caída de árboles.

2.3.1. Caracterización de la vegetación. En la zona del bosque maduro, utilizando una tabla de números aleatorios se seleccionaron 10 puntos a lo largo de los senderos, a partir de los cuales se trazó un transecto en cada uno. Dichos transectos consisten en un rectángulo de 2 x 50 m (100 m²), abarcando un total de superficie muestreada de 1,000 m², siguiendo el método de Gentry (1982). Los 10 transectos fueron identificados numéricamente (1-10) quedando definidos como sitios de bosque maduro (Fig. 2.1).

Adicionalmente, de todos los claros de regeneración natural detectados fueron seleccionados 10 al azar (identificados por letras A-J) (Fig. 2.1). En todos los casos, los claros fueron producto de perturbaciones naturales generados por la caída de árboles sobremaduros (seniles) o de pobre anclaje. En los 10 claros se estableció, igualmente, un área de censo de 1000m² en su totalidad. De estos claros se determinó la edad o año de la apertura del claro. Seis fueron de agosto de 1991 y cuatro de agosto de 1994, coincidentes con la presencia de un ciclón y una tormenta tropical, respectivamente (J. Córdoba, com. pers.). En cada caso se determinó la especie de árbol que originó el claro, la forma geométrica del mismo y la superficie, tomando en cuenta la apertura del dosel más el área adyacente que llegaba hasta la base de los árboles que circundaban el claro y la distancia de estos hacia el centro del claro (Runkle 1982).

En ambos tipos de sitio (bosque maduro y claros) se censaron y determinaron taxonómicamente todos aquellos individuos cuyo DAP (diámetro a la altura del pecho, 1.3 m) fuera ≥ 1.0 cm. Con estos datos se calculó, para cada especie, la densidad (número de individuos en 0.1 ha), la frecuencia (número de transectos en que apareció la especie/10), y la dominancia [suma del área basal de todos los individuos de la especie i], para con ello calcular los valores relativos de los tres parámetros (*i.e.*, densidad, frecuencia y dominancia) por cada especie. Con la suma de estos valores relativos se obtuvo el valor de importancia (VI) para cada especie en cada tipo de hábitat (Lott *et al.* 1987, Keel *et al.* 1993).

Para facilitar la relocalización subsecuente de las plantas censadas en los 20 sitios permanentes, éstos fueron delineados utilizando cuerdas plásticas fosforescentes y resistentes a las condiciones del medio. Todas las plantas censadas (con DAP ≥ 1.0 cm) fueron marcadas con etiquetas de aluminio, aportándoles una identidad numérica a la cual corresponde una base de datos con las especificaciones del tipo de hábitat, DAP, especie, número o letra de sitio y fecha.

2.3.2. Diversidad florística ecológica. Con los datos obtenidos de los censos florísticos en cada grupo de hábitats por separado (bosque maduro y parches naturales) se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), y se realizaron pruebas de comparación de las posibles diferencias significativas entre hábitats. Para ello se utilizó la prueba de Hutcheson (Zar 1984).

También se consideró la similitud florística de los dos tipos de hábitats, con base en las especies exclusivas y especies compartidas, usando el índice de similitud de Sørensen mediante la ecuación [$C_s = 2(j) / A+B$], donde j = número de especies compartidas, y A y B = número de especies en los sitios por comparar.

Adicionalmente, se agrupó el arbolado en seis categorías diamétricas arbitrarias. Se llevó a cabo un análisis de contingencia (χ^2), bajo el supuesto de independencia entre los tamaños diamétricos y el tipo de hábitat. Se agruparon dos tamaños de DAP: los menores, correspondientes a las categorías de 1-3, y los mayores, de categorías 4-6.

2.3.3. Caracterización de los hábitats. Además de la caracterización florística-estructural de los sitios del bosque maduro y de los claros de regeneración, se cuantificaron otras características que pudieran ser pertinentes a la luz de la teoría de la disponibilidad de recursos y su relación con la herbivoría propuesta por Coley *et al.* (1985).

2.3.3.1. Disponibilidad lumínica. Para evaluar la disponibilidad lumínica de los hábitats se utilizó un medidor de luz (Luxómetro-401025, con un sensor de 13 mm., 0.5"), tomando cinco lecturas en cada tipo de hábitat (con un sorteo aleatorio de posiciones x/y para los claros y de puntos a lo largo del centro del rectángulo, para el caso del bosque maduro) en la época lluviosa. Todas las lecturas fueron tomadas a las 17:30 h \pm 15 min debido a razones técnicas de la sensibilidad en el medidor de luz. Las lecturas se consideraron en luxes (1 lux = la cantidad de luz que recibe 1m² uniformemente por 1 lumen). A las lecturas obtenidas en cada tipo de hábitat (50 lecturas x 2 hábitats; $n = 100$ mediciones), se les comparó primero utilizando un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía (Zar 1984). Posteriormente, por regresión lineal se analizó la relación entre la cantidad de luz recibida (variable dependiente) con la superficie (m²) de los claros naturales (variable independiente) y la superficie constante del bosque maduro.

2.3.3.2. Follaje en el dosel. Con la finalidad de establecer las diferencias en la cantidad de follaje (capas de vegetación entre el suelo y la parte superior del dosel, véase Woodward 1987), que podrían afectar la disponibilidad lumínica de las plantas

entre hábitats y entre épocas, se midió el índice de área foliar (IAF) en los dos tipos de hábitats, utilizando un analizador de follaje (Plant Canopy Analyzer LI-COR 2000), adaptado con un sensor óptico (LAI-2050) de ojo de pez. Para cada transecto o claro se obtuvo un índice de área foliar, producto de diez lecturas interiores por una lectura par a cielo abierto. La posición del punto de las mediciones fue al azar (cf. disponibilidad lumínica). Las mediciones fueron realizadas en las dos épocas (lluviosa y seca). La muestra quedó representada como sigue (10 lecturas x 2 hábitats x 2 épocas; $n = 40$ lecturas). A los índices obtenidos por tipo de hábitat y por épocas, se les analizó utilizando un Análisis de Varianza (ANDEVA) de dos vías y su interacción (Zar 1984).

2.3.3.3. Suelo. Con la finalidad de explorar si, además de los posibles contrastes lumínicos de los hábitats, existe una variación significativa entre la tensión superficial de los suelos de los hábitats estudiados (ya que la tensión superficial está asociada a su vez a la disponibilidad inmediata de agua para las plantas), se llevaron a cabo mediciones de la dureza del suelo utilizando un penetrómetro de suelos convencional (considerando la presión ejercida en un punto en kg/cm^2), con base en cinco lecturas por sitio (100 por cada hábitat). Las lecturas se tomaron en puntos elegidos al azar (cf. puntos A y B). Las mediciones fueron realizadas en la época seca, por motivos prácticos (menor humedad en el suelo que facilita el uso del penetrómetro). A las lecturas obtenidas ($n = 200$), se les comparó utilizando un ANDEVA de una vía (Zar 1984).

2.3.3.4. Definición del tipo de historia de vida de las especies. Se realizó tal definición de las especies con base en dos criterios: *i*) si la especie a clasificar contaba con una descripción de historia de vida en los trabajos florísticos que se han desarrollado para este sitio de estudio en particular (Puig y Bracho 1987, Puig 1993), y *ii*) corroborar, en campo, si la especie era factible de ser localizada en el bosque maduro (cerrado) y con luminosidad limitada desde su etapa de plántula o planta juvenil. La ausencia consistente de estas plantas en estas condiciones denotarían que se trata de una especie demandante de luz o pionera. Por otra parte, si en el bosque cerrado se encontraba la especie a definir desde sus etapas de plántulas y juveniles se les consideró como tolerante.

2.4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se encontraron un total de 1,554 plantas con un DAP ≥ 1.0 cm en los 20 sitios de los dos tipos de hábitat dentro del BMM de Gómez Farías. Estas plantas están

representadas por 51 especies, pertenecientes a 33 familias. La Tabla 2.2 resume la información numérica de la diversidad y estructura de los dos hábitats estudiados. (Para la información detallada véanse los Apéndices 2.1 y 2.2).

Tabla 2.2. Caracterización florístico-estructural de los hábitats estudiados en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Cielo. Datos acumulados y promedio de 10 parcelas de 1,000 m².

Hábitat	S	N	N/S	Area basal (m ²)	Especies compartidas	Especies exclusivas	H'
Bosque maduro	42	540	12.8	27.23	26	16	0.801
Claros naturales	35	1014	29.9	16.55	26	9	0.845
Total	51	1554	30.4	43.78	-	-	-

S= especies, N= individuos, H' = índice de Shannon-Wiener

2.4.1. Comparación florístico-estructural entre hábitats

2.4.1.1. Bosque maduro. Este tipo de hábitat presentó un mayor número de especies (1.2 veces más) que los sitios perturbados, pero con un menor número de individuos (1.8 veces menos), y con un área basal mayor (> 27 m), así como 1.7 veces más especies exclusivas (38 vs. 25%) (cf. Tabla 2.2). El cociente individuos/especies es 2.3 veces menor que en los claros, lo cual refuerza la visión de mayor diversidad florística del bosque maduro, al existir individuos dentro de especies mejor representados y distribuidos.

Entre las 42 especies de este hábitat, representadas por 540 individuos pertenecen a 26 familias destacan, en representatividad por su número de especies, las familias Fagaceae (con *Quercus germana*, *Q. xalapensis* y *Q. sartorii*), Rubiaceae (*Exostema mexicana*, *Rhandia laetevirens* y *Psychotria papantlensis*), y Myrtaceae (*Eugenia capuli* y *E. acapulcensis*). Aunque estas familias se encontraron en los dos tipos de hábitats, cuatro estuvieron solamente representadas en el bosque maduro: Sapindaceae (*Sapindus saponaria*), Magnoliaceae (*Magnolia tamaulipana*), Flacourtiaceae (*Xylosma flexuosum*) y Rutaceae (*Zanthoxylum clava-herculis*). Las formas biológicas de las especies estuvieron distribuidas como sigue: 71% árboles (30), 19% arbustos (8) y 10% lianas (4). En el bosque maduro, los árboles en su

conjunto, constituyeron el 56% de la densidad de las especies (302 individuos) y aportaron la gran mayoría del área basal (73%). Combinando los tres parámetros estructurales, los árboles sobresalen con un 67% del valor de importancia (VI) total, seguidos por los arbustos con un 27% y las lianas con solamente el 6% (Fig. 2.2).

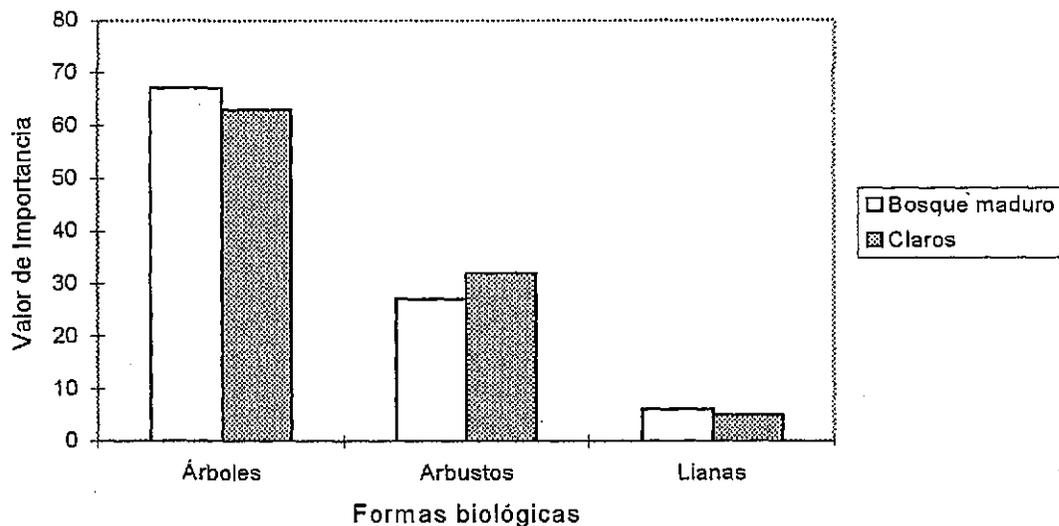


Figura 2.2. Valor de importancia de las formas biológicas en los hábitats estudiados del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps.

El Apéndice 2.1 contiene los valores de densidad, frecuencia y dominancia obtenidos para cada una de las especies dentro del bosque maduro. A partir de este análisis se calculó el Valor de Importancia (VI) para todas las especies y la Fig. 2.3 muestra las 10 especies con el mayor VI. En este análisis, destacan por su abundancia (138 individuos = 25.5%) y dominancia relativa (23.6%) *Eugenia capuli*, un arbusto típico del sotobosque y dominante que alcanzó el primer lugar por su VI (VI = 55.6). Con menor densidad, pero con dominancia relativa alta, quedaron bien representadas las especies del género *Quercus* (*Q. germana*= 18.5%; *Q. xalapensis*= 11.2% y *Q. sartorii*= 10%). El conjunto de este género presentó en total 65 individuos, lo cual lo señala (como grupo genérico) en un lugar considerable de la composición florística de esta comunidad. El valor de importancia de las especies de este género ocupó el 23% del total de las especies, representado por: *Q. germana*= 27.03 (segundo lugar, con 17 individuos), *Q. xalapensis*= 23.4 (tercer lugar, con 37 individuos) y *Q. sartorii*= 15.9 (quinto lugar, con 10 individuos). Otro árbol tolerante y representativo del bosque maduro, *Clethra pringlei*, presentó una dominancia relativa de 6.4%, con una considerable cantidad de individuos (36= 7% del total). Esta

especie obtuvo la cuarta posición en valor de importancia, equivalente a 5.7% del total. Una especie abundante y codominante de los estratos inferiores, *Meliosma oxacana*, con 23 individuos (4.3% del total), obtuvo el sexto lugar en la jerarquía del valor de importancia (VI= 14.9, 5% del total). Finalmente, una especie común heliófila y dominante en las etapas de regeneración natural, *Liquidambar styraciflua*, presentó 14 individuos (2.6% del total), con dominancia relativa de 5.0%, ocupando el séptimo lugar (VI= 10.9, 3.6% del total). Especies con altas densidades, pero con dominancias relativas bajas fueron *Meliosma oxacana* (23 individuos= 5.25%), así como *Vitis tilifolia*, una liana característica del bosque maduro (22 individuos= 0.81%); *Perymenium ovalifolium* (23 individuos= 1.32%) y *Turpinia occidentalis* (23 individuos= 0.92%). Una especie típica del BMM, *Podocarpus reichei*, presentó 25 individuos (4.6% del total) en el sitio No. 10 con un VI= 9.2 (3.1% del total) y una dominancia relativa de 1.9%. Otra especie típica del bosque mesófilo y endémica para la región de Gómez Farías (Vázquez-García 1990), *Magnolia tamaulipana*, presentó solamente dos individuos (dominancia relativa = 3.08 %) y tuvo el lugar No. 20 (VI= 4.13, 1.3% del total).

Las diez especies con el valor de importancia (VI) más alto acumulan el 65.6% del total, y la distribución muestra una apariencia de "J" invertida (cf. Fig. 2.3) de la cual *Eugenia capuli* es claramente la más dominante (VI= 55.6), seguido por *Quercus germana* y *Q. xalapensis* (VI= 27.03 y 23.42, respectivamente). Las siete especies restantes presentan una disminución muy gradual en su VI: *Clethra pringlei* (17.12), *Q. sartorii* (15.87), *Meliosma oxacana* (14.88), *Liquidambar styraciflua* (10.94), *Perymenium ovalifolium* (10.95), *Vitis tilifolia* (10.92), y *Podocarpus reichei* (9.22).

La distribución de frecuencias de DAP de las plantas se presenta en la Fig. 2.4. En el bosque maduro la distribución de las frecuencias está uniformemente representada por las seis categorías y aunque hay 128 individuos de la categoría 1 (24%), también están representadas categorías como la 4, 5, y 6 (que son árboles de gran envergadura), con 103 (20%), 46 (9%) y 39 (7%) individuos, respectivamente. Esto sugiere, al menos desde el punto de vista diamétrico, que se trata de un bosque maduro que representa la fase clímax de este tipo de ecosistema en este sitio, pero que, sorprendentemente, presenta una regeneración limitada, con pocas plantas de tallas menores (e.g. *Podocarpus reichei*).

2.4.1.2. Claros de regeneración natural. Los claros de regeneración natural sostienen una mayor cantidad de individuos (1,014) y un menor número de especies (35) que las del bosque maduro (42; Tabla 2.2). También presentan menor área basal

(16.55 m²) y menor número de especies exclusivas (17.6%), con marcada similitud florística al bosque maduro (51% de especies compartidas).

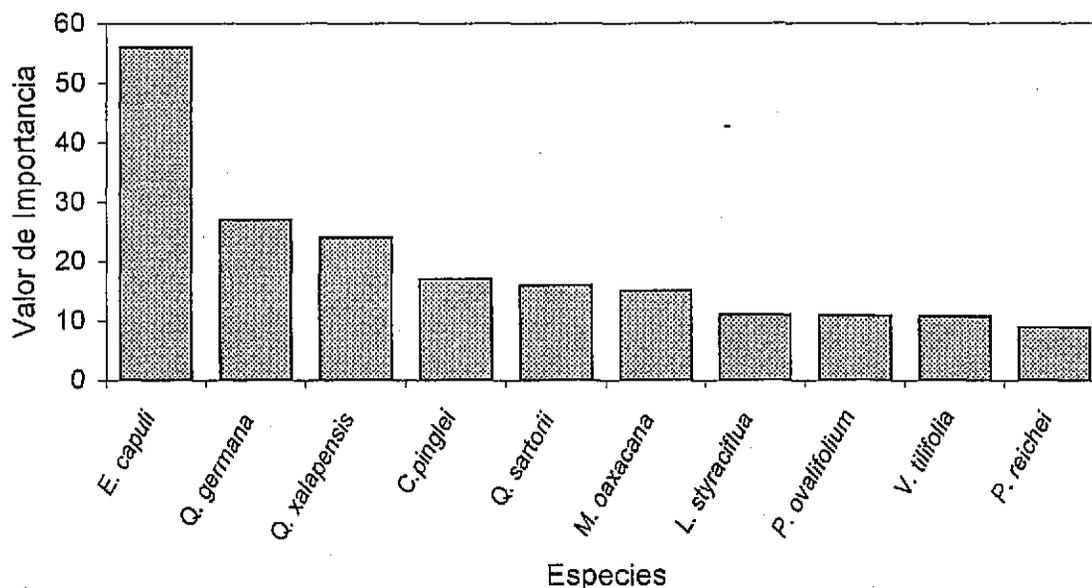


Figura 2.3. Valores de importancia (VI) de las principales especies del bosque mesófilo de montaña maduro de Gómez Farías, Tamps.

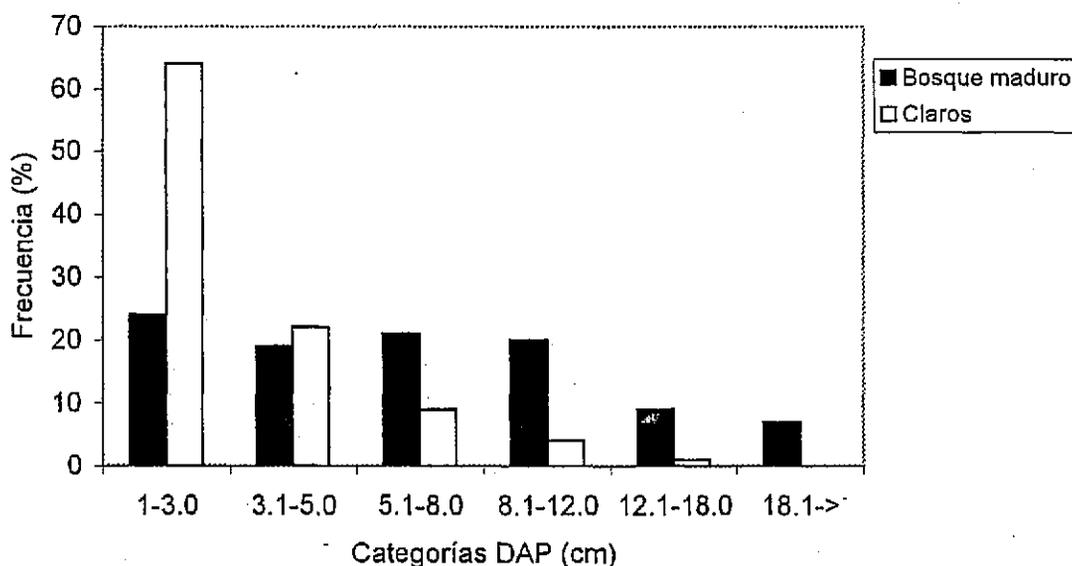


Figura 2.4. Distribución de frecuencias de tamaño (clases diamétricas) de las plantas (DAP > 1.0 cm) en el bosque maduro y claros del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps.

Los sitios de estudio en este tipo de hábitat presentaron un total de 35 especies integradas en 27 familias. Estas se presentaron las siguientes formas biológicas: 24 árboles (68%), ocho arbustos (23%) y tres lianas (9%), con una densidad de 1.01 individuos / m². Los árboles en conjunto agruparon el 63% del valor de importancia, los arbustos el 32% y las lianas solamente el 5% de la totalidad en este hábitat (Fig. 2.2).

Siete familias se registraron exclusivamente en los parches de regeneración natural: Myrcinaceae (*Rapanea myricoides*), Berberidaceae (*Berberis hartwegii*), Papaveraceae (*Bocconia frutescens*), Celastraceae (*Wimmeria concolor*), Anacardiaceae (*Rhus virens*), Lauraceae (*Nectandra sanguinea*) y Juglandaceae (*Carya ovata* var. *mexicana*).

En el Apéndice 2.1, se presentan los datos estructurales y los valores de importancia de las especies registradas dentro de los claros de regeneración. En estos sitios destaca por su abundancia (145 individuos) y dominancia relativa de 14.08% una especie pionera, *Psychotria papantlensis*. Con menor densidad (126 individuos), pero con dominancia relativa alta (10.57%) se encontró a *Rapanea myricoides*, un arbusto heliófilo y abundante de orillas de caminos (cf. Puig 1993). *Eugenia capuli*, que en el bosque maduro se presentó como la más abundante y de mayor dominancia, en estos sitios ocupó el tercer lugar con 113 individuos, pero con una dominancia relativa menor que en el bosque maduro (9.18%). La especie *Liquidambar styraciflua* presentó un total de 89 individuos con una dominancia relativa de 6.65%.

En este tipo de hábitat el complejo genérico *Quercus* se mostró muy diferente respecto al bosque maduro en cuanto al número de individuos y dominancia relativa: *Q. germana*= 37 individuos, dominancia relativa= 5.98%; *Q. xalapensis*= 48 individuos, con dominancia relativa= 3.87%, y *Q. sartorii*= 36 individuos, y dominancia relativa= 3.99%. Esto muestra que aunque con densidades considerables, se trata de conglomerados de individuos pequeños o juveniles que se encuentran compitiendo en la fase regenerativa del bosque.

Otras especies tolerantes y dominantes o codominantes del bosque mesófilo que se encontraron dentro estos sitios fueron: *Exostema mexicana* (28 individuos, y dominancia relativa= 4.29%), *Podocarpus reichei* (28 individuos, dominancia relativa= 3.26%), y *Clethra pringlei* (32 individuos, y dominancia relativa = 3.08%). *Cercis canadensis*, especie pionera, característica de sitios abiertos y caminos en el BMM y de amplia distribución (Puig 1993) estuvo bien representada en este tipo de hábitat

(24 individuos, y dominancia relativa = 3.20%).

Las diez especies con el valor de importancia (VI) más alto se muestran en la Fig. 2.5 y Apéndice 2.2. Estas acumulan el 60.6 % del total del VI de las especies de los claros. El dominante principal es *Psychotria papantlensis*, con un VI= 33.02, seguido por un codominante de estos sitios de regeneración, *Rapanea myricoides* (VI= 28.15), y en tercer lugar surge *Eugenia capuli* (VI= 24.97, que ocupó el primer sitio para el bosque maduro). Al igual que en el bosque maduro, las siete especies restantes presentaron una disminución gradual en su VI (*Liquidambar styraciflua*= 20.58, *Quercus germana*= 14.79; *Perymenium ovalifolium*= 14.11; *Q. xalapensis*= 12.72, *Clethra pringlei*= 11.39, *Podocarpus reichei*= 11.18 y *Q. sartorii*= 11.15).

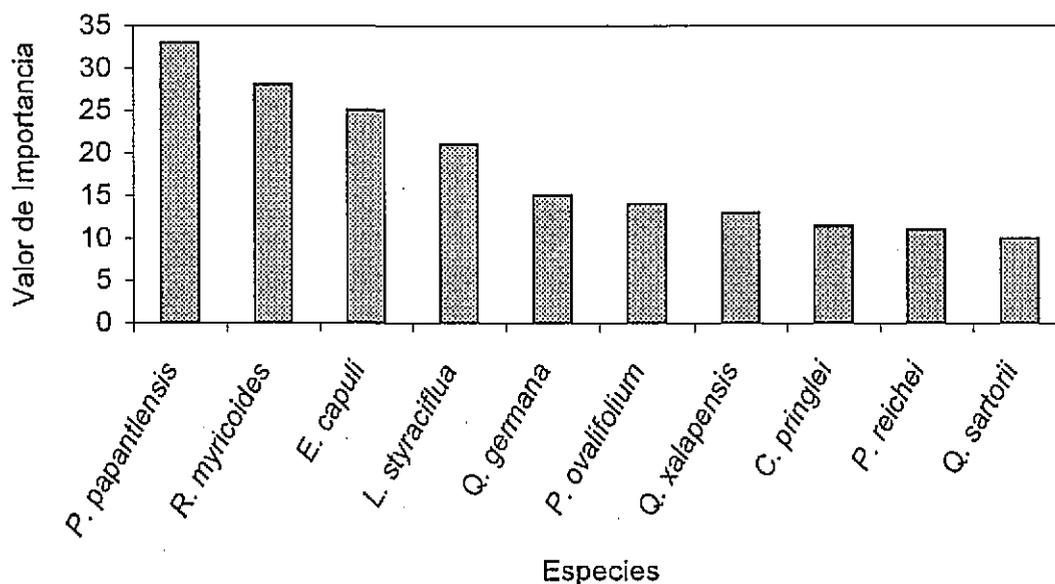


Figura 2.5. Valores de importancia de las principales especies de claros de regeneración natural del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps.

La distribución de frecuencias de DAP de las plantas de los claros (Fig. 2.4) mostró un patrón contrastante con el del bosque maduro. El histograma acusa una distribución muy sesgada hacia la categoría de menor tamaño (646 individuos= 64%), lo cual indica que la mayoría de las plantas presentes se encuentran en etapa juvenil (1-3.0 cm de DAP). En la siguiente categoría (3.1-5.0 cm) se encontraron un total de 222 individuos (424 menos que la primera= 22%); 90, 43 y 13 individuos representan a las categorías 3, 4 y 5 respectivamente. Finalmente, la categoría de los DAP mayores (> 18.0 cm) estuvo ausente en este hábitat. Esto enfatiza la etapa de

desarrollo de este hábitat en vías de regeneración natural.

En el análisis de contingencia para analizar la independencia entre tamaños diamétricos y tipo de hábitat, se advierte un patrón significativo, habiendo sobre-representación de diámetros menores en los claros de la vegetación (958) y mayor cantidad de individuos de talla mayor (188) en el bosque maduro ($\chi^2 = 228.4$; $P < 0.001$) con $n = 1554$ individuos.

2.4.2. Diversidad florística y similitud entre hábitats. La diversidad de los hábitats fue considerada con base en las 42 especies y 540 individuos con los cuales quedó representado el bosque maduro, y las 35 especies y 1,014 individuos de los claros de regeneración natural (ver Tabla 2.2). El índice de similitud de Sørensen fue de 67%, por lo que ambos hábitats comparten una buena parte de las especies. El bosque maduro presentó siete especies exclusivas más que los claros (16 vs 9). Las especies exclusivas del bosque maduro fueron mayormente tolerantes (88%) que pioneras (12%). En cambio, en los claros naturales el número de las tolerantes (56%) fue más similar al de las pioneras (44%). En cuanto a las especies compartidas en ambos grupos de hábitats, las tolerantes tuvieron un contingente más representado (69%) que las pioneras (31%) (ver Apéndice 2.3).

En cuanto a los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') para los dos hábitats (Tabla 2.2), aún cuando el valor del índice fue aproximadamente 4% mayor en los claros de regeneración natural (0.845), que en el bosque maduro (0.801), esta diferencia resultó estadísticamente indistinguible ($t = 1.963$; $0.10 < P < 0.20$).

Con base a la descripción florístico-estructural, se resalta que los claros de regeneración natural constituyen un ambiente caracterizado por una mezcla de especies típicas del bosque maduro, en conjunción con especies exclusivas de los claros, demandantes de luz. Las primeras en su gran mayoría están representadas por individuos del bosque maduro, presentes cuando se abrió el claro (la llamada regeneración de avanzada; Martínez-Ramos 1985). Las segundas corresponden a las especies pioneras que colonizan los claros. Se ha considerado a los claros como promotores de la diversidad vegetal (Martínez-Ramos 1985). Por ejemplo, la caída de árboles puede mantener una diversidad elevada cuando el régimen de la perturbación ocurre a niveles intermedios entre: *i*) aquél que expresa perturbaciones de alta frecuencia temporal que eliminan una fracción elevada de la comunidad, y *ii*) el régimen de perturbación de baja frecuencia temporal en cuyas condiciones una fracción pequeña de especies de alta competitividad domina la comunidad (Connell 1978).

2.4.3. Comparación de las especies más importantes en los dos hábitats. La Tabla 2.3 muestra las especies de mayor valor de importancia en los dos hábitats estudiados. Las diez especies más importantes en el bosque maduro también estuvieron presentes en los claros, aunque con posiciones jerárquicas diferentes. Si bien ninguna de las especies tuvo el mismo valor de importancia en los dos sitios, tres tuvieron posiciones relativamente cercanas (*Eugenia capuli*, *Podocarpus reichei* y *Perymenium ovalifolium*). Otras en cambio, adquirieron posiciones notablemente contrastantes; tal es el caso de *Vitis tilifolia*, *Meliosma oaxacana*, *Quercus sartorii* y *Psychotria papantlensis*. Esta última, que ocupó el primer lugar de importancia en los claros, apareció en posición 17 en el bosque maduro. Asimismo, *Rapanea myricoides*, que fue la segunda especie más importante en los claros, no se presentó en los transectos del bosque maduro. Otras especies de menor jerarquía ecológica, también contrastaron notablemente entre sitios (p.ej. *Rhamnus caroliniana*). En resumen, aunque hay cierta similitud florística, desde el punto de vista ecológico los dos tipos de hábitat se muestran como entidades de gran contraste.

Además, dentro de los claros, el estrato herbáceo fue muy abundante, donde dominaron algunas especies como *Hoffmannia strigillosa*, la cual es una especie positivamente fotosensible y altamente adaptable a las condiciones de apertura de claros en el BMM de Tamaulipas (Ponce de León 1987). En concordancia con esto, *Hoffmannia strigillosa* no apareció en los transectos del bosque maduro analizados.

En la Tabla 2.3, se hace también una comparación de las especies de mayor importancia de este estudio y la importancia relativa de las mismas, según el estudio de Puig *et al.* (1987) para la misma zona. Se observa que hay cierta similitud florística, y de hecho la posición relativa es la misma en una especie (*Turpinia occidentalis*), y cercana a otras (con respecto al bosque maduro). Aun más, las nueve especies de mayor valor de importancia en el estudio de Puig *et al.* (1987) estuvieron entre las primeras 14 especies del bosque maduro. Esta similitud en la importancia de las especies es similar, pero menos marcada, en el caso de los claros. La similitud detectada se hace más notable si se considera que Puig *et al.* (1987) utilizaron un área de muestreo superior al doble de la del presente estudio (*i.e.* 22 500 m²), aunque dichos autores utilizaron la cota mínima de 5.0 cm DAP para las plantas a incluir en el censo. Por otra parte, con el método de Gentry (1982) utilizado en el presente estudio, encontré 51 de las 54 especies reportadas en el estudio de Puig *et al.* (1987), en menos de la mitad del área muestreada y utilizando 1.0 cm DAP como cota mínima. Incluso, en el presente estudio se obtuvieron 21 especies diferentes

respecto al de Puig *et al.* (1987), aunque hay que considerar que ellos reportan seis especies desconocidas. Es decir, que la similitud entre ambos estudios oscila entre el 39-50%. Esto sugiere que la metodología adoptada, para los propósitos del presente estudio, resultó satisfactoria.

2.4.4. Caracterización del ambiente físico de los dos hábitats. En términos de la disponibilidad lumínica, la comparación espectral de la luz dentro de los sitios maduros, principalmente en las selvas, es rica en color rojo lejano y pobre en rojo, ya que el follaje cambia la composición espectral de la luz al transmitirla o reflejarla. El follaje también impide la radiación directa del suelo de la selva madura, por lo que ésta tiene una temperatura constante. Dicho aspecto cambia con la formación de un claro, ya que la porción roja del espectro lumínico que llega al piso de la comunidad se incrementa, cambiando la relación rojo/rojo lejano, en una proporción que depende de la magnitud del disturbio del dosel. La temperatura del suelo muestra una amplia variación que dependerá del tamaño del claro, de la orientación y de la estación del año (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1985).

Los dos tipos de hábitats fueron caracterizados en la cantidad de follaje y disponibilidad lumínica entre épocas, así como en la dureza del suelo. La Tabla 2.4 muestra los datos promedio de estas características. El índice de área foliar (IAF) mostró diferencias marcadas entre épocas para los dos hábitats. Para el bosque maduro este valor fue 55% más alto en la época lluviosa, respecto a la seca, y para los claros fue 60% mayor en lluvia, respecto a la época seca. En el bosque maduro, el ámbito del IAF para la época seca (2.9) fue mayor que en la época lluviosa (1.0), lo cual define a este hábitat como un sitio más oscuro durante la época lluviosa. En los claros el IAF fue también mayor en la época lluviosa, ligeramente mayor a la variación estacional del bosque maduro. El ámbito de variación entre claros mostró un patrón contrastante al de la variación entre sitios de bosque maduro. En los claros el ámbito de la época lluviosa (1.8) fue muy cercano al de la época de sequía (2.0). En global, las diferencias en IAF entre hábitats fueron significativas (ANDEVA: $F_{1,36} = 8.67$; $P = 0.0056$). La disponibilidad lumínica de los hábitats, considerando ambas épocas fue significativamente diferente entre hábitats ($F_{1,98} = 71.45$; $P > 0.001$). Los claros reciben más de dos veces mayor cantidad lumínica respecto al bosque maduro (Tabla 2.4). La variación estacional para cada tipo de hábitat también fue estadísticamente significativa en el bosque maduro ($F_{1,36} = 8.67$; $P = 0.0056$), y en los claros ($F_{1,36} = 24.1$; $P = 0.0001$). No obstante, la interacción hábitat y época no resultó significativa ($F_{1,36} = 1.67$; $P = 0.204$).

Tabla 2.3. Valor de importancia (VI) ecológica de las principales especies encontradas en dos tipos de hábitat del bosque mesófilo de montaña, Gómez Farías, Tamaulipas, y comparación con algunas de las especies más importantes detectadas en el estudio de Puig et al. (1987).

Especies reportadas	Este estudio		Puig et al. (1987)
	bosque maduro	parches naturales	todo el BMM
<i>Eugenia capuli</i>	1	3	5
<i>Quercus germana</i>	2	5	4
<i>Quercus xalapensis</i>	3	7	27
<i>Clethra pringlei</i>	4	8	3
<i>Quercus sartorii</i>	5	10	2
<i>Meliosma oaxacana</i>	6	20	7
<i>Liquidambar styraciflua</i>	7	4	1
<i>Perymenium ovalifolium</i>	8	6	-
<i>Vitis tilifolia</i>	9	27	-
<i>Podocarpus reichei</i>	10	9	6
<i>Turpinia occidentalis</i>	11	19	11
<i>Exostema mexicana</i>	12	13	-
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	13	14	8
<i>Rhamnus caroliniana</i>	14	34	9
<i>Eryobotria japonicum</i>	15	22	-
<i>Meliosma alba</i>	16	-	-
<i>Psychotria papantlensis</i>	17	1	-
<i>Rapanea myricoides</i>	-	2	13

La dureza del suelo tomando en cuenta ambas épocas, por su parte, fue ligeramente menor en el bosque maduro (1.4 veces menos), respecto a los sitios de regeneración. Sin embargo, esta diferencia no fue estadísticamente significativa entre hábitats ($F_{1,98} = 2.20$; $P = 0.14$) (Tabla 2.4).

2.4.5. Separación de especies por historias de vida. En el bosque maduro el 79% de las especies identificadas fueron tolerantes a la sombra y el 21% fueron pioneras o heliófilas. El 87% del valor de importancia (VI) lo acumularon las especies tolerantes y solo el 13% remanente correspondió a las pioneras (Tabla 2.5). En el bosque maduro las especies tolerantes fueron predominantemente árboles (81%), con sólo tres arbustos y tres lianas. Las plantas pioneras en este hábitat estuvieron

representadas por árboles (33%), cinco arbustos (56%) y una liana (11%). En los claros las especies tolerantes tuvieron una distribución similar por forma biológica a lo encontrado en el bosque maduro: 16 (76%) fueron árboles, tres especies (14%) fueron arbustos y dos especies (10%) fueron lianas. En contraste con el bosque maduro, en los claros las especies pioneras fueron predominantemente árboles (8 = 57%), seguidas de arbustos (5 = 36%) y una especie de liana.

En los claros, el 60% de las especies identificadas fueron tolerantes, y el 40% fueron pioneras. El 45% del valor de importancia (VI) lo aportaron las especies pioneras y el 55% las tolerantes (Tabla 2.5). Estos datos apuntan a la predominancia de especies tolerantes en este bosque, situación similar a la encontrada en selvas tropicales (cf. Martínez-Ramos 1985). Como se podría esperar, esta tendencia es un poco más marcada en el bosque maduro. Un análisis de contingencia bajo el supuesto de que la distribución de especies pioneras y tolerantes es independiente del hábitat demostró una sobre-representación de especies pioneras en los claros y un exceso de especies tolerantes en el bosque maduro. Sin embargo, esta tendencia resultó sólo marginalmente significativa ($\chi^2_{(1)} = 3.14$; $P = 0.07$).

2.4.6. Relación entre la diversidad florística y la precipitación. Con el fin de poner en perspectiva la diversidad florística de este sitio con respecto a otros BMMs, se intentó relacionar la diversidad florística respecto a la precipitación pluvial anual. Esto se basa en el enfoque de Gentry (1982), en el cual se encontró una relación significativa entre la riqueza de especies y la precipitación considerando 0.1 ha de superficie y a los individuos cuyo DAP es ≥ 2.5 cm, mediante la ecuación $y = 56.76(x) - 1.2$ utilizada inicialmente para bosques tropicales. Para la presente comparación fueron considerados 41 bosques mesófilos de América, comprendidos en siete países que incluyen a México, Centroamérica y Sudamérica analizados por Gentry (1995). Para "El Cielo" se consideraron los dos hábitats representativos (bosque maduro y claros de regeneración natural). La relación entre la precipitación y la riqueza de especies de bosques mesófilos neotropicales se presenta en la Fig. 2.7.

Tabla 2.4. Características lumínicas y de la dureza del suelo de los dos tipos de hábitat del bosque mesófilo, Gómez Farías, Tamaulipas. Los datos son promedio \pm D.E. de 10 réplicas para cada tipo de hábitat (ver detalles en los métodos).

Hábitat	I.A.F. (época seca)	I.A.F. (lluviosa)	Dureza del suelo kg/cm ²	Radiación solar (luxes)
Bosque maduro	1.7 \pm 0.3	3.1 \pm 1.2	0.97 \pm 0.37	81.5 \pm 44.6
Ámbito	2.9	1.0	1.1	152.4
Coefficiente de variación	17.6	38.7	38.1	54.7
Claros	1.3 \pm 0.5	2.15 \pm 0.47	1.37 \pm 0.4	187.5 \pm 60.4
Ámbito	2.0	1.8	1.1	180.6
Coefficiente de variación	38.4	21.8	29.1	32.2

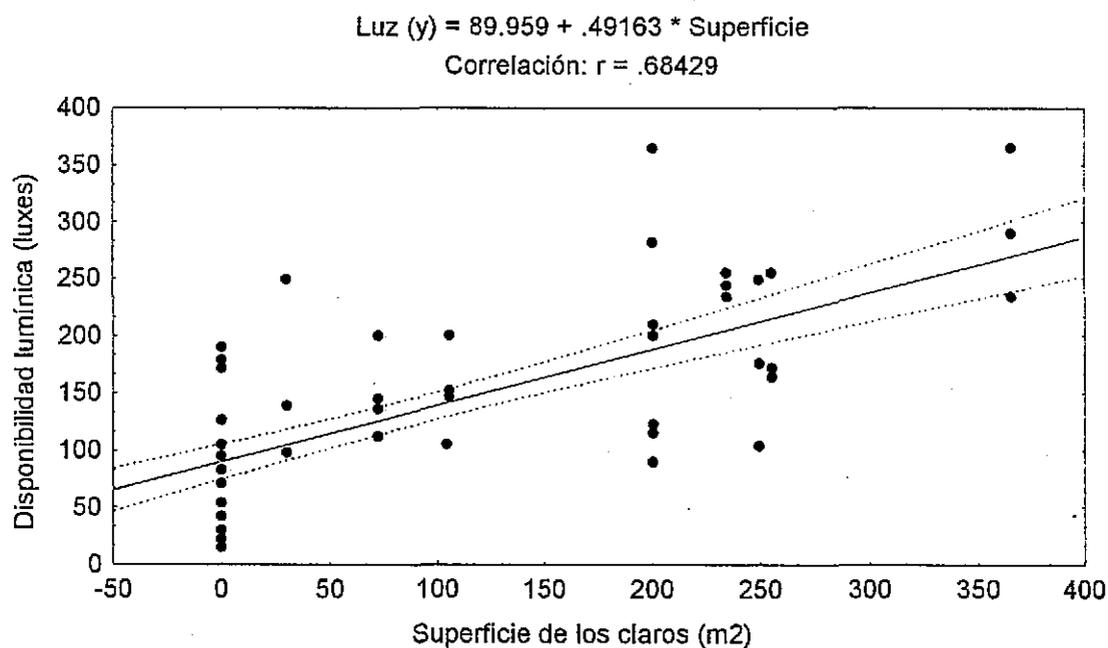


Figura 2.6. Relación entre el tamaño de los claros y la disponibilidad lumínica (luxes) en el bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps.

Tabla 2.5. Número de especies (S) y Valor de Importancia (VI acum) de las especies con diferente historia de vida del bosque mesófilo de montaña, Gómez Farías, Tamps.

Hábitat	Especies Tolerantes		Especies Pioneras	
	S	VI acum. (%)	S	VI acum. (%)
Bosque maduro	33	87	9	13
Claros	21	45	14	55

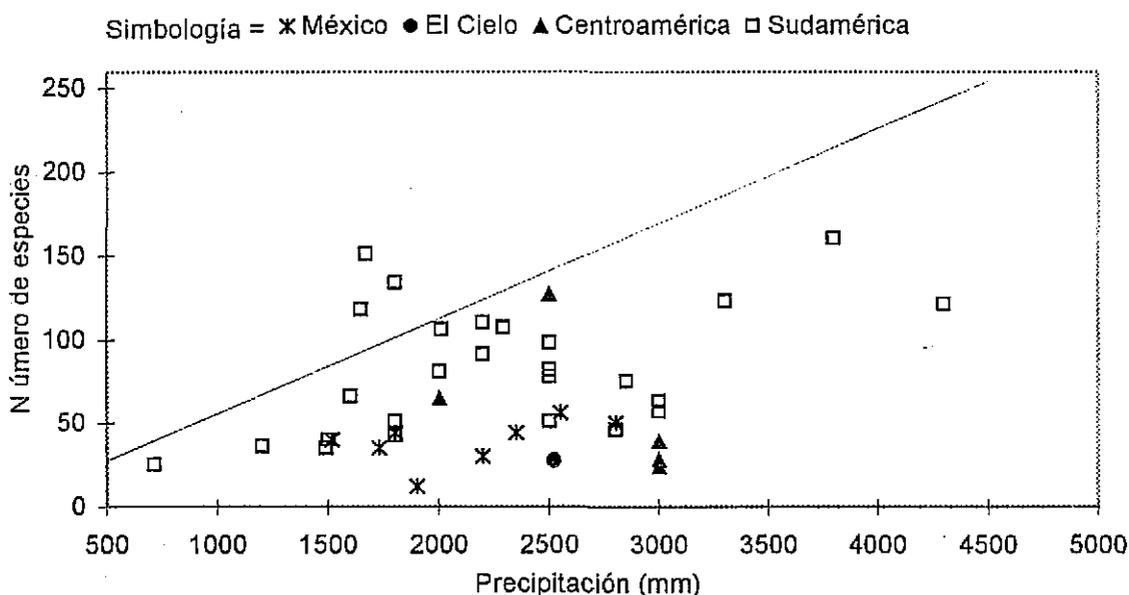


Figura 2.7. Relación entre la diversidad florística y la precipitación en bosques mesófilos de montaña del Continente Americano. Los datos corresponden a Gentry (1995) y a este estudio. La línea corresponde al modelo inicial de Gentry (1982) correspondiente a selvas tropicales ($y = 56.76 (x) - 1.2$).

Considerando el modelo inicial de Gentry (1982) para bosques tropicales, y comparando los bosques mesófilos, destacan dos aspectos. Primeramente, los BMM en general, quedan por abajo de la regresión de los bosques tropicales; esto es principalmente notable en aquellos sitios que corresponden a México y América Central. Es decir, comparados con selvas de precipitación equivalente, los BMM parecen ser comunidades empobrecidas florísticamente. Por otra parte, considerando los bosques mesófilos de montaña por sí mismos, es evidente que su riqueza de especies guarda una relación muy pobre con la precipitación ($F_{1,39} = 3.32$; $P = 0.076$), y el poder explicativo de la lluvia es casi nulo ($r^2 = .0784$). Esto muestra diferencias con otro tipo de sitios, por ejemplo los bosques del Neotrópico seco de México y el

resto de Latinoamérica, en donde el 23% de la varianza en la diversidad se explica por la variación en la precipitación (Trejo 1998).

Los datos de la Fig. 2.8 sugieren que la variación en la diversidad podría explicarse al menos en parte por la latitud. Un análisis de regresión entre estas variables (Fig. 2.8) resultó significativo ($F_{1,39} = 16.67$; $P = .00023$), donde el 31% de la diversidad florística se explica por la variación latitudinal de los sitios estudiados ($r^2 = 0.316$). Es decir, los BMMs muestran el patrón típico de reducción en la diversidad con el aumento de la latitud (Krebs 1985).

De los 41 bosques mesófilos analizados a la escala de 0.1 ha, El Cielo ocupa los lugares No. 37 (claros naturales) y No. 38 (bosque maduro) en el número total de especies. También es el No. 33 (claros naturales) y No. 34 (bosque maduro) en el número de familias taxonómicas. La relativa pobreza florística del bosque mesófilo El Cielo, puede deberse, entre otras razones a: *i*) que la latitud del área estudiada corresponde a la distribución del límite norte de este tipo de vegetación para el Continente Americano ($23^{\circ} 06' N$ y $99^{\circ} 11'$), *ii*) a la marcada estacionalidad del sitio, con seis meses secos donde apenas ocurre el 31% de la lluvia (130 mm por mes) y otros seis meses con altos valores de precipitación (69%; 300 mm por mes); y *iii*) que la presencia de fuertes heladas y temperaturas bajas ($-2.2^{\circ} C$, temperatura mínima durante el mes más frío) características del sitio estudiado (Puig y Bracho 1987).

$$\text{Especies (y)} = 97.076 - 2.840 * \text{Latitud}$$

$$\text{Correlación: } r = -.5627$$

Regresión a 95% de confid.

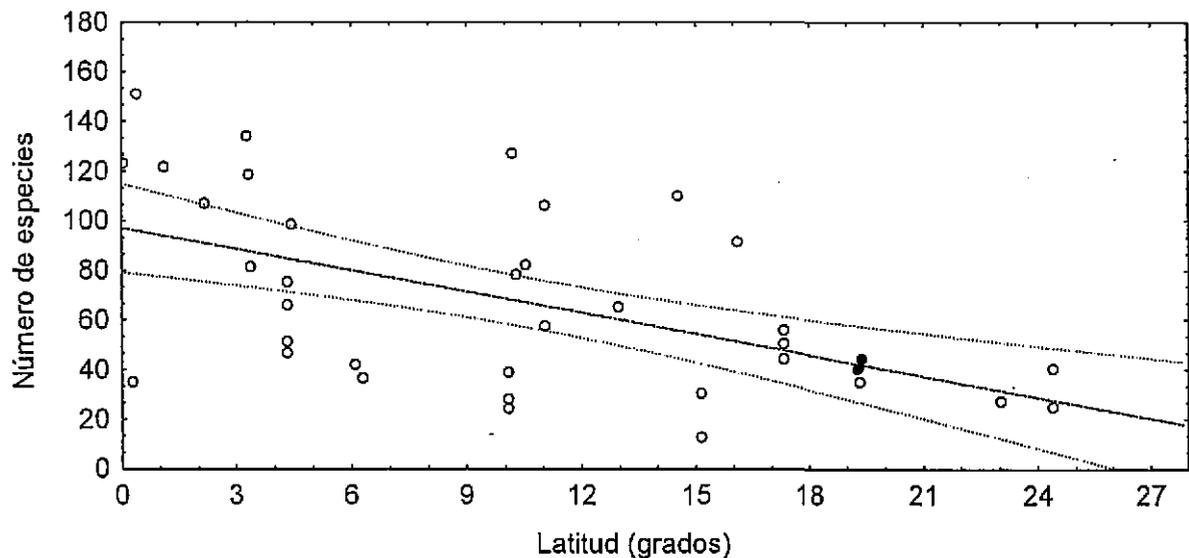


Figura 2.8. Relación de la diversidad florística con la latitud en 41 bosques mesófilos de montaña de América.

● = BMM de "El Cielo".

2.5 CONCLUSIONES

El bosque mesófilo maduro y los claros naturales constituyen dos unidades particularmente distinguibles en: i) su florística y estructura, así como en el número de especies asociadas, y ii) especies compartidas y especies exclusivas. Los análisis y mediciones aplicados, revelan que los dos hábitats representan un estado maduro y uno de sucesión natural. En el primero, las frecuencias diamétricas mayores están mejor representadas, mientras que las de menor talla predominan y tipifican al bosque en regeneración. Algunas características físico-ecológicas estudiadas en el presente trabajo (cantidad de follaje y disponibilidad lumínica, principalmente) revelan las fuertes diferencias entre ambos hábitats, de manera que el bosque maduro es un ambiente mucho más umbrófilo. Asociado a esto, algunas especies diferenciadas en su historia de vida (tolerantes y pioneras) predominan de manera diferencial en cada tipo de hábitat: las pioneras tienen su mejor representación en los claros.

El bosque mesófilo, como ecosistema, no se ajusta a la predicción inicial de Gentry (1982) y validada posteriormente (Gentry 1988, 1992, Clinebell II *et al.* 1995) para los bosques tropicales, en cuanto a que la diversidad florística aumenta con la precipitación. Sin embargo, sí se mostró una relación significativa entre la latitud y la riqueza de las especies; es decir, a medida que las latitudes son extremas hay una tendencia hacia la reducción de la diversidad florística, similar a la obtenida por Gentry (1995).

La caracterización ecológica lograda en el presente estudio constituye la base para la definición de la heterogeneidad ambiental y la definición de especies con historias de vida contrastantes asociadas a tal heterogeneidad. Tal situación constituye a su vez el escenario base para poner a prueba hipótesis ecológico-evolutivas de la herbivoría en este tipo de ecosistema.

LITERATURA CITADA

- Arita, T.A. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Págs: 109-128. En: Medellín A.R. y G. Ceballos (eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México. As. Mex. de Mastozoología, A.C., México.*
- Arriaga, L. 1987. Perturbaciones naturales por la caída de árboles. Págs: 133-152. En: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas.* Instituto de Ecología, A.C., México.
- Bazzaz, F.A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Rev. Ecol. Syst.* 11:287-310.

- Bjorkman, O. y M.M. Ludlow. 1972. *Characterization of the light climate on the floor of Queensland rain forest*. Carnegie Institution. Washington D.C. Yearbook 71: 85-94.
- Brewer, R. y P.G. Merritt. 1978. Wind throw and tree replacement in climax beech-maple forest. *Oikos* 30: 149-152.
- Brokaw, N.V.L. 1985a. Trefalls, regrowth and community structure in tropical forests. Págs: 121-128. En: Pickett, S.T.A. y P.S. White (eds.). *Natural disturbance: An evolutionary perspective*. Academic Press. Nueva York.
- Brokaw, N.V.L. 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Clinebell II, R.R., O.L. Phillips, A.H. Gentry, N. Starks y H. Zuuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defenses. *Science* 230: 895-899.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Dent, T.C. 1992. Some preliminary implications from a limited statistical analysis concerning the distribution of sugar maple in Central America. Págs: 73-77. En: Darwin S.P. y A.L. Welden (eds.). *Biogeography of Mesoamerica*. Univ. de Nueva Orleáns, Tulane.
- Dirzo, R. 1992. Diversidad florística y estado de conservación de las selvas tropicales de México. Págs: 57-81. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo (eds.). *México ante los retos de la biodiversidad*. CONABIO, México.
- Dirzo, R. 1994. Diversidad de la flora Mexicana. *Agrupación Sierra Madre*, S.C. México. 178 pp.
- Flores, M.G., J.L. Jiménez, X.S. Madrigal, F.R. Moncayo y F.T. Takaki. 1971. *Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana*. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH), México.
- Gentry, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and Southamerica. Pleistocene climatic fluctuations. or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-993.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.

- Gentry, A.H. 1992. Diversity and floristic composition of Andean forest of Peru and adjacent countries: Implications for their conservation. *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 21:1-29.
- Gentry, A.H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. Págs: 103-126. En: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest*. The New York botanical Garden, Nueva York.
- Gómez, L.D. 1986. *Vegetación de Costa Rica*. Universidad Estatal a Distancia. Costa Rica. 280 pp.
- Grant, W.K. y J. Faaborg. 1997. The distribution of neotropical migrant birds wintering in the El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. *The Condor* 99: 558-570.
- Hallé, F., R.A. Oldeman y P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical tress and forest. An architectural analysis*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Heim, A. 1940. The front ranges of the Sierra Madre Oriental, Mexico from Cd. Victoria to Tamazunchale. *Ecologiae Geologicae Helvetiae* 33: 313-352.
- Hernández, X. E., H. Crum, W.B. Fox y A.J. Sharp. 1951. A unique vegetation area in Tamaulipas. *Bull. Torrey Bot. Club* 78: 458-463.
- Jáuregui, E. O. 1967. Las ondas del Este y los ciclones tropicales en México. *Ing. Hidr. en Méx.* 21: 197-208.
- Keel, S., A.H. Gentry y L. Spinzl. 1993. Using vegetation analysis to facilitate the selection of conservation sites in eastern Paraguay. *Conservation Biol.* 7: 66-75.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecology*. Harper & Row, Nueva York.
- Lauer, W. 1968. Problemas de la división fitogeográfica de América Central. Págs: 80-114. En: Bonn, F. (ed.). *Geoecología de las regiones montañosas de las Americas tropicales*. Duemmlers Verlag. Nueva York.
- Leo, M. 1995. The importance of tropical montane cloud forest for preserving vertebrate endemism in Peru: The Rio Abiseo National Park as a case of study. Págs: 198-211. En: Hamilton, L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena (eds.). *Tropical Montane Cloud Forest*. Washington, D.C.
- Lof, L.V. 1980. The ferns of the Rancho del Cielo region. Thesis M. of Sc. Pan American University at Brownsville, Texas.
- Long, A.J. 1995. The importance of tropical montane cloud forest for endemic and threatened birds. Págs: 79-106. En: Hamilton, L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena (eds.). *Tropical Montane Cloud Forest*. Washington, D.C.

- Lott, E.J., S.H. Bullock y J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of a tropical deciduous forest of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-236.
- Martin, P.S. 1955. Zonal distribution of vertebrates in a Mexican cloud forest. *Amer. Naturalist*. 89: 347-361.
- Martin, P. S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region, Tamaulipas, Mexico. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 101: 1-102.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Págs: 191-239. En: Gómez-Pompa, A. y R.S. Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del Río de las Balsas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 8: 95-114.
- Miranda, F. y J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31: 313-333.
- Muir, J.M. 1936. Geology of Tampico region, Mexico. *Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 1-284.
- Ortega. E.F y Castillo. C.G. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias* 43: 32-39. UNAM. México.
- Ponce de León, L. 1987. Germinación y primeras etapas de crecimiento de una especie del sotobosque: *Hoffmannia strigillosa* Hemsl. Rubiaceae. Págs: 153-171. En: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Ponce de León, L. 1989. Recherches écophysiologicals sur la germination et la croissance des espèces dominantes de la forêt mésophile de montagne du Mexique. Thèse Doct. d'Etat, Paris, 232 pp.
- Puig, H. 1976. *Végétation de la Huasteca, Mexique. Etude phytogéographique et écologique*. Thèse d'Etat, De. MAEFM, México. 531 pp.
- Puig, H., R. Bracho y V. Sosa. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biotica* 8: 339-359.
- Puig, H. y R. Bracho. 1987. *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C., México. 186 pp.
- Puig, H. 1993. *Árboles y arbustos del bosque mesófilo de montaña*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México-UNESCO París. 84 pp.

- Puig, H., R. Bracho y V. Sosa. 1987. El bosque mesófilo de montaña: Composición florística y estructura. Págs: 55-77. En: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C. México.
- Runkle, J. R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forest of eastern of North America. *Ecology* 63: 1533-1546.
- Rzedowski, J. 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 5: 5-291.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F. 230 pp.
- Rzedowski, J. 1992. Diversidad y orígenes de la Flora fanerogámica de México. Págs: 313- 335. En: Halffter, G. (ed.). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. CYTED-D. México
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contributions from the *University of Michigan Herbarium*. 9:1-123.
- Sánchez-Ramos, G. 1994. La Reserva de la Biosfera El Cielo: Un patrimonio de la humanidad. *Ducks Unlimited México*. 15: 32-36.
- SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos) 1992. *Inventario Nacional Forestal de gran visión 1991-1992*. SARH- Subsecretaría Forestal y de la Fauna Silvestre-México.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. Págs: 163-184. En: Tomlinson, P.B. y N.H. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Schultz, J.P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Surinam. The vegetation of Surinam. Verhandl. Konink Ned. Akad. Wetensch. Afdel. Naturr. Sect. 253: 26-67.
- Sharp, A.J., E. X. Hernández, H. Crum y W.B. Fox. 1950. Nota florística de una asociación importante del Suroeste de Tamaulipas. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 11: 1-4.
- Sosa. J.V. 1987. Generalidades de la región de Gómez Farías. Págs: 15-28. En: Puig, H. y R. Bracho. (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología A.C., México.
- Stadmüller, T. 1987. Los bosques nublados en el trópico húmedo: Una revisión bibliográfica. *Universidad de las Naciones Unidas*. San José Costa Rica. 143 pp.
- Strong, D.R. 1977. Epiphyte, loads, tree falls and perennial forest disruption: A mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *J. Biogeogr.* 4: 215-218.

- Trejo, V. R.I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 210 pp.
- UNEP (United Nations Environment Programme). 1991. Guidelines for the preparation of country studies on cost benefit and unmet needs of biological diversity within the framework of the planned *Convention on Biological Diversity*. Nairobi.
- Vázquez-García, J.A. 1990. Taxonomy of the genus *Magnolia* in Mexico and Central America. Msc. Thesis. Department of Botany. University of Wisconsin- Madison.
- Vázquez-García, J.A. 1995. Cloud forest archipelagos preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. Págs: 315-332. En: Hamilton, L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena (eds.). *Tropical Montane Cloud Forest*.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1985. Posibles efectos de microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Piper auritum*. Págs: 241-253. En: Gómez-Pompa, A. y R. S. Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz*. INIREB. México.
- Webster. G. L. 1995. The Panorama of neotropical cloud forests. Págs: 53-77. En: Churchill. S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest*. The New York botanical Garden. Nueva York.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rain forest of the far east*. Oxford Clarendon Press. Londres. 282 pp.
- Whitmore, T. C. 1982. On Pattern and process in forest. Págs: 45-59. En: Newman, F. I. (ed.). *Series of the British Ecological Society*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc. Second Edition. Nueva Jersey. 718 pp.

Apéndice 2.1. Valor de importancia de las principales especies presentes dentro del bosque mesófilo de montaña maduro de Gómez Farías, Tamaulipas.

Especies	Familia	H. v.	Dens.	Dens.	Dom.	Dom.	Frec.	Frec.	V. I.	Lugar
			abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.		
<i>Eugenia capuli</i>	Myrtaceae	T	138	25.56	636	23.36	10	6.71	55.62	1
<i>Quercus germana</i>	Fagaceae	T	17	3.15	504	18.51	8	5.37	27.03	2
<i>Q. xalapensis</i>	Fagaceae	T	37	6.85	305	11.20	8	5.37	23.42	3
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Theaceae	T	15	2.78	31	1.14	6	4.03	7.94	13
<i>Bignonaceae</i>	Bignonaceae	T	7	1.30	7	0.26	3	2.01	3.57	21
<i>Lonchocarpus sp.</i>	Fabaceae	T	1	0.19	1	0.04	1	0.67	0.89	42
<i>Perymenium ovalifolium</i>	Asteraceae	P	23	4.26	36	1.32	8	5.37	10.95	8
<i>Russellia sp.</i>	Scrophulariaceae	T	4	0.74	4	0.15	1	0.67	1.56	32
<i>Vitis tilifolia</i>	Vitaceae	T	22	4.07	22	0.81	9	6.04	10.92	9
<i>Exostema mexicana</i>	Rubiaceae	T	20	3.70	43	1.58	5	3.36	8.64	12
<i>Ilex discolor</i>	Aquifoliaceae	T	7	1.30	7	0.26	4	2.68	4.24	19
<i>Rhamnus caroliniana</i>	Rhamnaceae	T	15	2.78	36	1.32	5	3.36	7.46	14
<i>Rhandia laetevirens</i>	Rubiaceae	T	5	0.93	5	0.18	1	0.67	1.78	30
<i>Physalis melanocystis</i>	Solanaceae	P	4	0.74	4	0.15	3	2.01	2.90	24
<i>Meliosma alba</i>	Sabiaceae	T	6	1.11	69	2.53	3	2.01	5.66	17
Rubiaceae	Rubiaceae	T	6	1.11	6	0.22	3	2.01	3.34	22
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapindaceae	T	3	0.56	6	0.22	3	2.01	2.79	25
<i>Podocarpus reichei</i>	Podocarpaceae	T	25	4.63	52	1.91	4	2.68	9.22	10
<i>Trichila havanensis</i>	Meliaceae	T	3	0.56	4	0.15	3	2.01	2.72	26
<i>Meliosma oaxacana</i>	Sabiaceae	T	23	4.26	143	5.25	8	5.37	14.88	6
<i>Prunus serotina</i>	Rosaceae	T	15	2.78	20	0.73	2	1.34	4.85	18
<i>Magnolia tamaulipana</i>	Magnoliaceae	T	2	0.37	84	3.08	1	0.67	4.13	20
<i>Quercus sartorii</i>	Fagaceae	T	10	1.85	272	9.99	6	4.03	15.87	5
<i>Turpinia occidentalis</i>	Staphylleaceae	T	23	4.26	25	0.92	6	4.03	9.20	11
<i>Clethra pringlei</i>	Clethraceae	T	36	6.67	175	6.43	6	4.03	17.12	4
<i>Zanthoxylum clava-herculis</i>	Rutaceae	T	2	0.37	11	0.40	1	0.67	1.45	33
<i>Psychotria papantlensis</i>	Rubiaceae	P	14	2.59	18	0.66	4	2.68	5.94	16
<i>Erybotria japonica</i>	Rosaceae	T	15	2.78	16	0.59	4	2.68	6.05	15
<i>Eugenia acapulcencis</i>	Myrtaceae	T	3	0.56	3	0.11	2	1.34	2.01	29
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Hamamelidaceae	P	14	2.59	136	4.99	5	3.36	10.94	7
<i>Cornus excelsa</i>	Cornaceae	T	4	0.74	5	0.18	3	2.01	2.94	23
<i>Cercis canadensis</i>	Fabaceae	P	3	0.56	6	0.22	2	1.34	2.12	28
<i>Cestrum oblongifolium</i>	Solanaceae	T	1	0.19	3	0.11	1	0.67	0.97	35
<i>Lysiloma sp.</i>	Fabaceae	T	1	0.19	2	0.07	1	0.67	0.93	36
<i>Bernardia interrupta</i>	Euphorbiaceae	T	1	0.19	2	0.07	1	0.67	0.93	37
<i>Cnidoscopus multilobus</i>	Euphorbiaceae	P	1	0.19	2	0.07	1	0.67	0.93	38
<i>Senecio lanicaulis</i>	Asteraceae	P	6	1.11	7	0.26	2	1.34	2.71	27
<i>Senecio sp.</i>	Asteraceae	P	1	0.19	2	0.07	1	0.67	0.93	39
<i>Smilax bonanox</i>	Liliaceae	T	4	0.74	5	0.18	1	0.67	1.60	31
<i>Xylosma flexuosum</i>	Flacourtiaceae	T	1	0.19	2	0.07	1	0.67	0.93	40
<i>Quercus sp.</i>	Fagaceae	T	1	0.19	2	0.07	1	0.67	0.93	41
<i>Meliosma iodex</i>	Sabiaceae	T	1	0.19	4	0.15	1	0.67	1.00	34
Total =			540	100	2723	100	149	100	300	

Simbología: H.v. = Historia de vida (P = pionera, T = Tolerante); Dens. abs. = Densidad absoluta; Dens. rel. = Densidad relativa; Dom. abs. = Dominancia absoluta; Dom. rel. = Dominancia relativa; Frec. abs. = Frecuencia absoluta; Frec. rel. = Frecuencia relativa; V.I. = Valor de Importancia. Los números con negritas expresan los 12 primeros lugares de importancia para el bosque maduro.

Apéndice 2.2. Valor de importancia de las principales especies presentes dentro del bosque mesófilo de montaña, en claros de regeneración natural, en Gómez Farías, Tamaulipas.

Especies	Familia	H.v.	Dens.	Dens.	Dom.	Dom.	Frec.	Frec.	V.I.	Lugar
			abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.		
<i>Psychotria papantlensis</i>	Rubiaceae	P	145	14.30	233	14.08	9	4.64	33.02	1
<i>Rapanea myricoides</i>	Myrcinaceae	P	126	12.43	175	10.57	10	5.15	28.15	2
<i>Eugenia capuli</i>	Myrtaceae	T	113	11.14	152	9.18	9	4.64	24.97	3
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Hamamelidaceae	P	89	8.78	110	6.65	10	5.15	20.58	4
<i>Trichilia havanensis</i>	Meliaceae	T	36	3.55	48	2.90	9	4.64	11.09	11
<i>Quercus germana</i>	Fagaceae	T	37	3.65	99	5.98	10	5.15	14.79	5
<i>Perymenium ovalifolium</i>	Asteraceae	P	43	4.24	78	4.71	10	5.15	14.11	6
<i>Exostema mexicana</i>	Rubiaceae	T	28	2.76	71	4.29	5	2.58	9.63	13
<i>Quercus xalapensis</i>	Fagaceae	T	48	4.73	64	3.87	8	4.12	12.72	7
<i>Smilax mollis</i>	Liliaceae	T	20	1.97	28	1.69	5	2.58	6.24	17
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Theaceae	T	25	2.47	32	1.93	8	4.12	8.52	14
<i>Quercus sartorii</i>	Fagaceae	T	36	3.55	66	3.99	7	3.61	11.15	10
<i>Senecio lanicaulis</i>	Asteraceae	P	18	1.78	56	3.38	5	2.58	7.74	15
<i>Smilax bonanox</i>	Liliaceae	P	14	1.38	35	2.11	6	3.09	6.59	16
<i>Clethra pringlei</i>	Clethraceae	T	32	3.16	51	3.08	10	5.15	11.39	8
<i>Eugenia acapulcensis</i>	Myrtaceae	T	16	1.58	18	1.09	5	2.58	5.24	21
<i>Wimmeria concolor</i>	Celastraceae	P	13	1.28	26	1.57	6	3.09	5.95	18
<i>Cercis canadensis</i>	Fabaceae	P	24	2.37	53	3.20	10	5.15	10.72	12
<i>Meliosma oaxacana</i>	Sabiaceae	T	16	1.58	19	1.15	5	2.58	5.30	20
<i>Erythria japonica</i>	Rosaceae	T	8	0.79	17	1.03	5	2.58	4.39	22
<i>Cnidoscylus multilobus</i>	Euphorbiaceae	P	6	0.59	14	0.85	3	1.55	2.98	28
<i>Turpinia occidentalis</i>	Staphyllaceae	T	18	1.78	26	1.57	4	2.06	5.41	19
<i>Podocarpus reichei</i>	Podocarpaceae	T	28	2.76	54	3.26	10	5.15	11.18	9
<i>Nectandra sanguinea</i>	Laureaceae	T	8	0.79	14	0.85	4	2.06	3.70	26
<i>Carya ovata var. mexicana</i>	Juglandaceae	T	10	0.99	21	1.27	3	1.55	3.80	24
<i>Rhus virens</i>	Anacardiaceae	T	13	1.28	19	1.15	3	1.55	3.98	23
<i>Ilex discolor</i>	Aquifoliaceae	T	12	1.18	34	2.05	1	0.52	3.75	25
<i>Vitis tilifolia</i>	Vitaceae	T	15	1.48	16	0.97	2	1.03	3.48	27
<i>Rhandia laetevirens</i>	Rubiaceae	T	6	0.59	7	0.42	2	1.03	2.05	29
<i>Colubrina eliptica</i>	Rhamnaceae	T	4	0.39	5	0.30	2	1.03	1.73	31
<i>Cornus disciflora</i>	Cornaceae	T	1	0.10	2	0.12	3	1.55	1.77	30
<i>Berberis hartwegii</i>	Berberidaceae	P	3	0.30	4	0.24	2	1.03	1.57	32
<i>Bocconia frutescens</i>	Papaveraceae	P	1	0.10	3	0.18	1	0.52	0.80	33
<i>Cestrum oblongifolium</i>	Solanaceae	T	1	0.10	2	0.12	1	0.52	0.73	35
<i>Rhamnus caroliniana</i>	Rhamnaceae	P	1	0.10	3	0.18	1	0.52	0.80	34
Total=			1014	100	1655	100	194	100	300	

Simbología: H.v. = Historia de vida (P = pionera, T = Tolerante); Dens. abs. = Densidad absoluta; Dens. rel. = Densidad relativa; Dom. abs. = Dominancia absoluta; Dom. rel. = Dominancia relativa; Frec. abs. = Frecuencia absoluta; Frec. rel. = Frecuencia relativa; V.I. = Valor de Importancia. Los números con negritas expresan los 12 primeros lugares de importancia para el bosque maduro.

Apéndice 2.3. Especies exclusivas y compartidas de los hábitats estudiados (bosque maduro y sitios de regeneración natural) del bosque mesófilo de montaña, Gómez Farías, Tamaulipas.

Bosque maduro	Claros de regeneración	Compartidas
Bignonaceae	<i>Rapanea myricoides</i>	<i>Psychotria papantlensis</i>
<i>Lonchocarpus</i>	<i>Smilax mollis</i>	<i>Eugenia capuli</i>
<i>Russellia</i> sp.	<i>Wimmeria concolor</i>	<i>Liquidambar styraciflua</i>
<i>Physalis melanocystis</i>	<i>Nectandra sanguinea</i>	<i>Trichila havanensis</i>
<i>Meliosma alba</i>	<i>Carya ovata</i> var. <i>mexicana</i>	<i>Quercus germana</i>
Rubiaceae	<i>Rhus virens</i>	<i>Perymenium ovalifolium</i>
<i>Sapindus saponaria</i>	<i>Xanthoxylum clava-herculis</i>	<i>Exostema mexicana</i>
<i>Prunus serotina</i>	<i>Berberis hartwegii</i>	<i>Quercus xalapensis</i>
<i>Magnolia tamaulipana</i>	<i>Bocconia frutescens</i>	<i>Ternstroemia sylvatica</i>
<i>Colubrina elliptica</i>		<i>Quercus sartorii</i>
<i>Lysiloma</i> sp.		<i>Senecio lanicaulis</i>
<i>Bernardia interrupta</i>		<i>Smilax bonanox</i>
<i>Senecio</i> sp.		<i>Clethra pringlei</i>
<i>Xylosma flexuosum</i>		<i>Eugenia acapulcensis</i>
<i>Quercus</i> sp.		<i>Meliosma oaxacana</i>
<i>Meliosma iodex</i>		<i>Erybotria japonica</i>
		<i>Cnidoscopus multilobus</i>
		<i>Turpinia occidentalis</i>
		<i>Podocarpus reichei</i>
		<i>Cercis canadensis</i>
		<i>Ilex discolor</i>
		<i>Vitis tilifolia</i>
		<i>Rhandia laetevirens</i>
		<i>Cornus disciflora</i>
		<i>Cestrum oblongifolium</i>
		<i>Rhamnus caroliniana</i>
16 especies exclusivas	9 especies exclusivas	26 especies compartidas

CAPÍTULO III

PATRONES EMERGENTES DE LA HERBIVORÍA EN EL FOLLAJE DE UN BOSQUE MESÓFILO

CAPÍTULO III

PATRONES EMERGENTES DE LA HERBIVORÍA EN EL FOLLAJE DE UN BOSQUE MESÓFILO

3.1. INTRODUCCIÓN

3.1.1. La herbivoría. La herbivoría es un fenómeno omnipresente en los ecosistemas naturales. El carbono que las plantas fijan fotosintéticamente es destinado a ser consumido por los herbívoros cuando el tejido vive, y cuando ha muerto, por los organismos detrívoros y saprófitos (Crawley 1983). Al parecer, los herbívoros consumen las más altas proporciones de la producción primaria neta (PPN) cuando los ambientes naturales son más productivos (Andrzejewska y Gyllenberg 1980). Se estima que 10% de la PPN de una comunidad vegetal es consumida por los herbívoros, en tanto que el restante 90% es degradado por los descomponedores (Crawley 1983, Karban y Baldwin 1997). La herbivoría puede afectar la riqueza y la abundancia relativa de las especies, siendo los herbívoros determinantes de la heterogeneidad espacial (Crawley 1983). También se considera que la herbivoría es un fenómeno que afecta negativamente el desempeño y adecuación de las plantas, en términos de su crecimiento, reproducción y sobrevivencia (Rockwood 1973, Marquis 1984, Dirzo 1984a, Hendrix 1988, Howe 1990, Obeso 1993, Núñez-Farfán y Dirzo 1991, Escarré *et al.* 1996). Finalmente, se sabe que los herbívoros, bajo un régimen cambiante de luz/nutrientes, influyen en el ciclo de nutrientes en los ecosistemas (Schowalter 1981).

La evidencia apunta a que de 53 órdenes son herbívoros facultativos, entre vertebrados e invertebrados, integrados como sigue: 15 órdenes de insectos, 13 de mamíferos, 12 de aves, uno de arácnidos, y otros 12 órdenes de invertebrados (Crawley 1983). Sin embargo, con hábitos estrictamente defoliadores existen sólo cuatro órdenes de insectos y siete órdenes de mamíferos (Crawley 1983).

Diversos estudios a nivel de la comunidad vegetal (Odum y Ruiz-Reyes 1970, Leigh y Smythe 1978, Johnstone 1981, Wint 1983, Dirzo 1987) revelan la importancia de los insectos como principales removedores de follaje, en magnitudes que van desde el 6% del área foliar consumida (Johnstone 1981), hasta defoliaciones que superan el consumo en más del 12% (Wint 1983).

Los niveles de herbivoría en los sistemas naturales tropicales son más altos que en los templados (Coley y Barone 1996). En los bosques templados latifoliados, cerca del 7% de la producción anual de hojas es consumido. Sin embargo, para los bosques tropicales la herbivoría es significativamente mayor (Lowman 1995). Por ejemplo, en los bosques tropicales húmedos, las especies tolerantes a la sombra pierden anualmente el 11% de su área foliar, una cantidad que es 50% más alta que en los bosques templados. Las especies propias de los bosques secos, y aquellas que requieren claros en bosques húmedos experimentan niveles de daño mucho mayores (48%; Coley y Barone 1996). Algunos otros estudios a nivel de la comunidad vegetal han registrado los siguientes niveles de consumo foliar: para el bosque tropical de la Isla Barro Colorado en Panamá, 21% (Coley 1990), en los bosques de *Eucalyptus* spp. en Australia, de 20 a 60% (Springett 1978), en los bosques templados de Australia, de 5 a 10% (Reichle *et al.* 1973), y para los bosques tropicales de Panamá, de 7 a 9% (Leigh y Smythe 1978).

Como se observa, el nivel de variación en los estimados de la herbivoría ocurre con gran magnitud. La herbivoría suele ser especialmente importante en los ecosistemas tropicales estacionales, ya que estos exhiben una marcada variación en la cantidad de lluvia, que frecuentemente restringe el crecimiento de las plantas (Reich y Borchert 1984). Para la mayoría de las especies vegetales en estos ecosistemas, la época lluviosa es el periodo en el cual los recursos para el crecimiento, la reproducción, el mantenimiento, y la sobrevivencia son generados para la siguiente época (la seca). Por tanto, el consumo de follaje por herbívoros en estas épocas, puede tener severas consecuencias (Domínguez y Dirzo 1994).

Una consideración importante de la herbivoría tropical descrita recientemente es la asociación que ocurre entre el daño por herbívoros y los patógenos, donde los insectos actúan como agentes vectores facilitadores del daño por patógenos (Dirzo 1987). Esta asociación en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz es de la magnitud de 10.5 a 20% en las especies de mayor representatividad ecológica (Dirzo 1987).

En el estudio de la interacción planta-animal se ha revelado la existencia de ciertas características próximas de la planta que se correlacionan con la herbivoría, tales como: la evasión, la repelencia, el retardo, la restricción o la localización de la infestación o daño producidos por insectos e, incluso la tolerancia, mediante un rápido reverdecimiento y recuperación después del daño (Maxwell y Jennings 1984). La diversidad de las características defensivas de las plantas demostradas es enorme (Rosenthal y Janzen

1979, Whittaker y Feeny 1971). Dentro de éstas, ocupan un lugar importante las defensas físicas, principalmente la dureza y la pubescencia foliar (Howe y Westley 1988, Coley 1983, Coley y Aide 1991). Asimismo, es importante la calidad nutricional de la planta. Un aspecto fundamental para determinar la calidad de la hoja es la determinación del contenido de agua foliar entre las especies y su variación estacional (Coley 1983, Filip *et al.* 1995).

Los aspectos señalados con anterioridad definen los patrones emergentes de la herbivoría a nivel de la comunidad vegetal. Estos han sido estudiados ampliamente en bosques templados (Bray 1964, Schowalter *et al.* 1981, Lowman 1984, Schowalter 1989), en bosques tropicales perennifolios (Leigh y Smythe 1978, Leigh y Windsor 1982, Coley 1983, Dirzo 1987, Núñez-Farfán y Dirzo 1991), en bosques tropicales subcaducifolios (Filip *et al.* 1995), y en sistemas áridos o secos (Fox y Morrow 1983). Sin embargo, para los bosques mesófilos de montaña (BMM) estos patrones prácticamente son desconocidos. Por lo tanto, es destacable la importancia del estudio de la interacción planta-insecto en los BMM, específicamente en la herbivoría y sus consecuencias en la comunidad.

Con el fin de describir los patrones básicos de la herbivoría en bosques mesófilos de montaña a través de este estudio se intenta responder a las siguientes cinco interrogantes: (a) ¿cuáles son los principales herbívoros responsables de la defoliación en el BMM de Tamaulipas?, (b) ¿cuáles son los niveles de herbivoría en las especies de mayor representatividad de los tres estratos (arbóreo, arbustivo y herbáceo) del BMM?, (c) ¿cómo es la variación de la herbivoría entre las diferentes especies y sus formas de crecimiento?, (d) ¿de qué magnitud es la variación temporal (épocas lluviosa y seca), en la herbivoría de este ecosistema? y (e) ¿existe una correlación entre los niveles de herbivoría, la dureza, pubescencia y contenido de agua foliar de las especies bajo estudio?

3.2. EL SITIO DE ESTUDIO

El BMM de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México se ubica en la porción sudoeste del estado, dentro de un macizo montañoso en lo que corresponde a la zona núcleo No. 1 de la Reserva de la Biosfera El Cielo (RBC), en la Sierra Madre Oriental (SMO). Este tipo de vegetación, en la reserva, se restringe a 200 km² en el piso altitudinal de los 800 a los 1200 m, el resto del área está ocupada por bosque tropical subcaducifolio, bosque de encino-pino, bosques de pino y matorral xerófilo (Puig y

Bracho 1987). La RBC se ubica entre los 22° 55' 30" y 23° 25' 50" N, y los 99° 05' 50" y 99° 26' 30" W. La altitud del BMM estudiado es de 1,130 m, en la localidad conocida como Rancho del Cielo, cuyas coordenadas son 23° 06' 013" N y 99° 11' 43" W.

El BMM registra una temperatura promedio de 19.4°C con promedio de precipitación entre 2,000 y 2,500 mm, así como la presencia constante de nubes durante todo el año. La temperatura media es de 21.2°C. Durante el presente estudio (1994-1996) se registró un promedio de 2,042 mm de precipitación anual. De acuerdo con la clasificación de Köppen (modificada por García 1973) el clima es templado húmedo (con fórmula Cfa). Los suelos son básicamente litosoles y rendzinas. La topografía es cárstica, presentando hundimientos de varios metros de diámetro, lo que origina una gran variedad de microhábitats en la zona (Sánchez-Ramos 1994).

Los elementos florísticos que caracterizan al BMM han sido descritos en el Cap. II y por Puig *et al.* (1987). Este bosque de montaña se compone básicamente de cuatro estratos. En el nivel arbóreo (de 12 a 25 m de altura) predominan *Acer skutchii*, *Cercis canadensis* var. *mexicana*, *Clethra pringlei*, *Liquidambar styraciflua*, *Magnolia tamaulipana*, *Podocarpus reichei*, *Quercus sartorii* y *Quercus germana*, entre otros. Existen otros elementos arbóreos que no son de gran dominancia, sin embargo su importancia radica en que poseen una distribución restringida a México. Entre estos destacan: *Carya ovata* var. *mexicana*, *Fagus mexicana*, *Abies vejari*, *A. religiosa*, *Juglans mollis* y *Taxus globosa*, principalmente. El segundo estrato (de 6 a 12 m de altura) lo representan *Meliosma oaxacana*, *Turpinia occidentalis*, entre otros, y el tercer estrato (1-6 m) presenta especies como *Eugenia capuli* y *Temstroemia sylvatica*. El estrato más bajo (≤ 1 m) es muy denso y contiene una considerable variedad de hierbas (*Serjania* sp., *Bomarea* sp., *Phytolacca icosandra*, *Gibasis pellucida*, *Urera caracasana*, *Pilea pubescens* y *Hoffmania strygillosa*), helechos de los géneros *Asplenium* y *Olypodium*, y algunas trepadoras (*Smilax bona-nox*, *S. Mollis* y *Vitis berlandieri*). Los hábitats representativos dentro del BMM son el bosque maduro y los claros de regeneración natural (producto de la caída de árboles sobremaduros) con especies características de ellos. La fauna presente en este ecosistema se considera mixta en cuanto a su origen, neártico y neotropical, y en general bien conservada (J. Vargas com. pers.; véase Cap. II).

3.3. METODOLOGÍA

3.3.1. Folívoros. Para determinar qué animales son los principales consumidores de follaje, se llevó a cabo un análisis a nivel de la comunidad, considerando muestras de follaje provenientes de los tres estratos de vegetación (arbóreo, arbustivo y herbáceo) en las dos épocas del año (lluviosa y seca). Para definir los agentes responsables del daño se analizó visualmente el tipo de daño, con base en las cicatrices foliares. La asignación de los agentes de daño con base a dichas cicatrices foliares, se hizo con base en la experiencia generada en este y otros sitios (Dirzo 1987, Sánchez-Ramos *et al.* 1999). Para ello, se reconocieron las siguientes categorías de daño foliar: el causado por insectos (*I*), por patógenos (*P*) ó por vertebrados (*V*), así como la posible combinación de estos daños: *I + P*; *I + V*; *V + P*; *V + I*. Además se mantuvo un programa de observación consistente de herbívoros en el follaje como parte de este y otros estudios que forman parte de la tesis (Sánchez-Ramos *et al.* 1999 y Caps. III y IV). Los datos obtenidos fueron analizados en un diagrama de frecuencias e interacciones, y para analizar la posible asociación entre los agentes causales de daño al follaje y los patógenos se utilizó la prueba de χ^2 .

La determinación de la fauna de fitófagos fue analizada por estratos, quedando el protocolo del análisis como sigue:

3.3.1.1. Estrato arbóreo. Se efectuó un muestreo de follaje sobre nueve de las principales especies arbóreas del bosque mesófilo maduro que en su conjunto conforman cerca del 50% del valor de importancia determinados con base a los censos de vegetación (ver Cap. II). Las especies seleccionadas fueron: *Quercus germana*, *Q. xalapensis*, *Q. sartorii*, *Meliosma oaxacana*, *Podocarpus reichei*, *Liquidambar styraciflua*, *Exostema mexicana*, *Turpinia occidentalis* y *Clethra pringlei*. Se tomó una muestra masiva de follaje, proveniente de al menos tres y máximo seis individuos adultos de cada especie. A partir de lo anterior, se seleccionó una muestra al azar de las hojas por especie. Esta selección se basó en la enumeración de hojas, provenientes de la colecta masiva de las especies tomada de las diferentes partes de la copa: alta-externa, media-externa y baja-externa, por razones metodológicas y de esfuerzo de colecta. El número colectado superó, en todos los casos la muestra requerida. De la muestra anterior, se extrajeron 100 hojas al azar por cada especie (*cf.* Dirzo 1987). Lo anterior se realizó durante las dos épocas del año (septiembre de 1994 para la lluviosa, y febrero de 1995

para la seca). La muestra analizada quedó representada por 1,800 hojas ($n = 9$ especies x 100 hojas x 2 estaciones).

3.3.1.2. Estrato arbustivo. Para este análisis se utilizaron cinco transectos de 2 x 50 m (500 m²), ubicados aleatoriamente dentro del bosque maduro (utilizados en el Cap. II, para el análisis florístico-estructural). En éstos fueron incluidas todas aquellas plantas con altura ≥ 50 cm y DAP (diámetro a la altura del pecho) de < 1 cm. Este análisis (tal como se describió para el caso de los árboles), se realizó durante las dos épocas del año considerándose, para este caso, 20 hojas seleccionadas al azar de cada individuo presente en el transecto (siempre y cuando reuniera las características de la altura y DAP) (Dirzo 1987). La muestra total analizada fue de $n = 5,040$ hojas y quedó representada como sigue: 2,680 hojas en septiembre de 1994, durante la época lluviosa, y 2,360 hojas en febrero de 1995, durante la época seca.

3.3.1.3. Estrato herbáceo. En ocho de los transectos de 2 x 50 m trazados dentro del bosque maduro fueron marcados al azar dos cuadros de 1 m² en cada uno (16 m² analizados). Dentro de cada cuadro se seleccionaron todas las plantas con una altura ≤ 50 cm. Fueron contabilizadas el total de las plantas y de las hojas dentro de cada uno de los cuadros. Dentro de este estrato se analizó una muestra de $n = 8,844$ hojas, divididas en 4,914 hojas en octubre de 1994 (época lluviosa), y 3,930 hojas en enero de 1995 (época seca). La variación numérica de las hojas, en los estratos arbustivo y herbáceo, varió debido a la disponibilidad de follaje presente en cada época y cada sitio de muestreo.

3.3.2. Niveles de herbivoría en las especies más representativas. De todas las especies detectadas en muestreos florísticos de los dos hábitats representativos (bosque maduro y su fase de regeneración natural) se consideraron las 34 especies con valor de importancia $\geq 1.0\%$ para el BMM, entre árboles y arbustos. Estas especies constituyeron en su conjunto ca. 90% del valor de importancia (ver Cap. II). Adicionalmente, fueron seleccionadas cuatro especies arbóreas que son representativas de este ecosistema, y que escaparon en los censos de vegetación (*Acer skutchii*, *Desmodium* sp., *Dyospirus riojae* y *Dendropanax arboreous*), y ocho herbáceas típicas del estrato inferior del bosque (*Bomarea* sp., *Salvia* sp., *Phytolacca icosandra*, *Gibasis pellucida*, *Urera caracasana*, *Pilea pubescens*, *Hoffmania strygillosa* y *Pavonia spinifex*). Todo este conjunto de plantas totalizó 46 especies, pertenecientes a 34 familias. Las especies quedaron representados por su forma biológica de crecimiento en: 27 árboles, nueve

arbustos, dos lianas y ocho hierbas. Sobre este contingente de especies se llevó a cabo el análisis de la herbivoría considerando las dos épocas del año (lluviosa y seca).

De todas las especies seleccionadas, se eligieron al azar 100 hojas (según el método descrito anteriormente), provenientes de diferentes individuos ($n \geq 3$) en las dos épocas. Las colectas de follaje se llevaron a cabo durante febrero de 1995 (época seca), y durante agosto de 1996 (época lluviosa). La herbivoría fue estimada con base en mediciones instantáneas, correspondientes a las fechas mencionadas. Para cuantificar el área foliar dañada se utilizaron gradillas plásticas cuadradas (5 x 5 mm), cuantificándose el área foliar ocupada por el número de cuadros con follaje intacto y consumido. En algunos casos fue necesaria la restitución visual geométrica de la lámina foliar, utilizando una extrapolación de los márgenes foliares con hojas del mismo tamaño y especie (cf. Coley 1983, Dirzo 1987, Ernest 1989, Farnsworth y Ellison 1991). El cociente de área foliar dañada y el total de área foliar (intacta + dañada) x 100 se usó para definir el porcentaje (%) del área foliar dañada.

3.3.3. Atributos físicos de las hojas y magnitud de la herbivoría. Para la totalidad de las especies fueron considerados tres posibles mecanismos antiherbívoros de las plantas (cf. Coley 1983): dureza de la hoja, pubescencia de las hojas y contenido de agua foliar. Se cuantificó la variación de éstas características por época y por edades de la hoja. Para la medición de los parámetros foliares, se consideró una muestra elegida al azar para cada una de las especies (10 hojas x 2 épocas x 46 especies; $n = 920$ hojas para cada parámetro).

3.3.3.1. Dureza foliar. Para analizar este parámetro, se utilizó un penetrómetro foliar (Pocket penetrometer) que, colocado a un adaptador de dos tapas mantenía la hoja tensionada para aplicar una fuerza dirigida a romper la lámina. Se evitó tocar las nervaduras centrales y laterales de las hojas acorde a Dirzo (1987). La dureza se midió como el peso (fuerza) necesario para penetrar la lámina foliar (g) de acuerdo con Fenny (1970). Se analizó la dureza respecto a la especie, la época del año y su correlación con la herbivoría.

3.3.3.2. Pubescencia foliar. De cada hoja se tomó una muestra de 5 mm² en la parte media de la hoja, contabilizando la densidad de tricomas (no. de tricomas / mm²) para cada especie. Esto se efectuó utilizando un microscopio esteroscópico, una aguja bacteriológica, un contador manual y un aislador (un cuadro de 5 mm², que solo permitía la observación de esta área, respecto al resto de la hoja).

3.3.3.3. Contenido de agua foliar. La muestra de follaje obtenida de cada especie fue pesada en fresco, utilizando una balanza analítica. Posteriormente, las muestras fueron secadas en una estufa de convección forzada a 90°C por 20 min. El contenido de agua foliar de cada especie y de cada época fue obtenido mediante la siguiente fórmula (Filip *et al.* 1995):

$$\text{Contenido de agua foliar (\%)} = \frac{\text{peso fresco} - \text{peso seco}}{\text{peso saturado} - \text{peso seco}} \times 100$$

3.3.4. Análisis estadísticos. Los resultados de la herbivoría instantánea fueron analizados por épocas, por especies y por formas de crecimiento (árboles, arbustos, lianas y hierbas). Los datos obtenidos en porcentaje fueron transformados en $\arcsen \sqrt{x}$ para que cumplieran con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad. Se efectuaron análisis de varianza (ANDEVA) para la comparación entre el consumo foliar y parámetros foliares de las especies y un análisis de varianza multivariado (ANDEVAM) para la determinación de la importancia de atributos foliares sobre la herbivoría. Para analizar el efecto de correlación se efectuaron regresiones lineales entre cada uno de los atributos físicos de la hoja (agua, pubescencia y dureza) y el área foliar consumida. También se llevó a cabo una regresión múltiple con esos parámetros y el área foliar consumida. Finalmente, para tratar de interpretar si la apariencia (Feeny 1976) estuvo relacionada con la herbivoría, se consideró el valor de importancia (VI) de cada especie con el promedio de consumo de las dos épocas evaluadas. Para ello se llevaron a cabo dos regresiones: la primera, con las especies pertenecientes al bosque maduro, y la segunda para las especies detectadas en los claros de regeneración natural. Todos los resultados se presentan con los datos en su escala original. Los datos se presentaron como el promedio (± 1 D.E.). Se utilizó el programa STATISTICA 5.0.

3.4. RESULTADOS

3.4.1. Folívoros del estrato arbóreo. En general, este estrato vegetativo mostró que del total de hojas analizadas durante la época seca, el 88% (792 hojas) presentaron algún tipo de daño, y solamente el 12% (108 hojas) de la muestra fueron hojas intactas. El porcentaje de hojas dañadas por cualquier agente causal se incrementó a 95% (855 hojas) en la época lluviosa.

Durante la época seca, el 41% del daño en el follaje muestreado es adjudicable a insectos exclusivamente, el 14% a patógenos y el 33% a la asociación de insectos y patógenos (Tabla 3.1). No se registró daño por vertebrados. Considerando el daño total en el que los insectos intervienen (solos y con la asociación de patógenos) este porcentaje se incrementa a 74%, por lo que es evidente que el agente causal principal de herbivoría en este estrato en la época seca son los insectos.

Tabla 3.1. Incidencia del tipo de daño en el follaje de plantas de tres estratos del BMM durante las dos épocas del año. Los valores corresponden al número y porcentaje (%) de las hojas analizadas.

Tipo de daño	Estrato Arbóreo		Estrato Arbustivo		Estrato Herbáceo		Promedio General (%)
	Secas (n= 900)	Lluvias (n= 900)	Secas (n= 2360)	Lluvias (n= 2680)	Secas (n= 3930)	Lluvias (n= 4914)	
Sanas	106 (12)	41 (5)	495 (21)	292 (11)	1335 (34)	339 (7)	16.62
I	370 (41)	449 (50)	930 (39.8)	1217 (45)	1267 (32)	2689 (55)	44.13
P	124 (14)	66 (7)	72 (3)	190 (7)	706 (18)	662 (13)	11.60
I-P	300 (33)	344 (38)	858 (36)	981 (37)	622 (16)	1224 (25)	27.60
V	0 (0)	0 (0)	5 (0.2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.03

En la época lluviosa, el 50% de la evidencia del daño se adjudicó a los insectos exclusivamente (6% más respecto a la época seca). El daño por patógenos solos fue de 7%, y la asociación insecto-patógeno se presentó en un 5% más que la época seca (344 hojas). Nuevamente, no se registró daño por vertebrados. La incidencia del daño total de los insectos (solos y en asociación) fue de 88%, un incremento en 14% respecto a la época seca. Por tanto, el follaje de las nueve especies analizadas del estrato arbóreo presentó a los insectos como los principales herbívoros durante las dos épocas del año (Tabla 3.1). En el estrato arbóreo es evidente la asociación del daño insecto-patógeno (Tabla 3.2), la cual fue estadísticamente significativa en las dos épocas; es decir, el daño causado por insectos y patógenos presentó una asociación positiva estadísticamente sobre-representada en ambas épocas ($\chi^2_{(1)} = 12.01$; $P < 0.001$ para la época de lluvias, y $\chi^2_{(1)} = 5.38$; $P = 0.020$ para la época seca) (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Número de hojas observados y esperados (entre paréntesis) bajo la hipótesis nula (análisis de contingencia) de que la asociación entre herbívoros y patógenos es independiente. Los datos corresponden al estrato arbóreo, en las dos épocas analizadas.

(A) Época lluviosa				(B) Época seca			
Patógeno	Herbívoro		Total	Patógeno	Herbívoro		Total
	Presente	Ausente			Presente	Ausente	
Presente	344 (361.2)	66 (48.7)	410	Presente	300 (315.6)	124 (108.3)	424
Ausente	449 (431.7)	41 (58.2)	490	Ausente	370 (354.3)	106 (121.6)	476
Total	793	107	900	Total	670	230	900

En este estrato el índice de asociación fue negativo para ambas épocas (época lluviosa = -15,530; época seca = -14,080).

3.4.2. Estrato arbustivo. En general, este estrato mostró que del total de hojas analizadas durante la época seca, el 79% presentaron algún tipo de daño y el 21% de la muestra fueron hojas intactas. El porcentaje de hojas dañadas se incrementó 1.1 veces (89%) durante la época lluviosa, 6% menor que el estrato arbóreo en esa misma época (Tabla 3.1).

El 39.8% (930 hojas) del daño que presentó el follaje de estas especies fue consumido por insectos exclusivamente (cifra muy próxima a la del estrato arbóreo para la misma época 41%), el 3% por patógenos (el menor valor registrado para todos los estratos y épocas). El 36% de las hojas tuvo daño con la asociación de insectos y patógenos. En este estrato se registró un daño mínimo causado por vertebrados (0.2% = 5 hojas). Al considerar el daño total en el que los insectos intervienen (solos y con la asociación de patógenos), este porcentaje se incrementó a 75.8%. Lo anterior indica, nuevamente que el agente primordial de la herbivoría en el estrato arbustivo durante la época seca son los insectos.

En la época lluviosa el 45% de las hojas tuvo daño atribuible a insectos; el daño por patógenos estuvo presente en solo 7% de los casos, y la asociación insecto - patógeno tuvo una representación de 37%. No se observó daño por herbívoros vertebrados. Al agrupar el daño total de los insectos éste fue de 82% (2,198 hojas).

Este valor fue 6.2% más alto respecto a la época seca. Nuevamente en el follaje del estrato arbustivo en las lluvias los principales herbívoros fueron los insectos. En el estrato arbustivo, la asociación del daño insecto-patógeno fue estadísticamente significativa en las dos épocas ($\chi^2_{(1)} = 4.16$; $P = 0.04$ para la época lluviosa y $\chi^2_{(1)} = 221.4$; $P < 0.001$ para la época seca) (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Valores observados y esperados (entre paréntesis) del análisis de contingencia, considerando la asociación entre herbívoros y patógenos en el estrato arbustivo. A = época lluviosa ($n = 2,680$); B = época seca ($n = 2,360$).

(A) Época lluviosa				(B) Época seca			
Patógeno	Herbívoro		Total	Patógeno	Herbívoro		Total
	Presente	Ausente			Presente	Ausente	
Presente	981 (960.4)	190 (210.6)	1171	Presente	858 (706.5)	72 (223.4)	930
Ausente	1217 (1237.6)	292 (271.4)	1509	Ausente	935 (1086.4)	495 (343.5)	1430
Total	2198	482	2680	Total	1793	567	2360

En este estrato arbustivo el índice de asociación fue positivo negativo para ambas épocas, para la época lluviosa = 55,222 y para la época seca = 35,7390.

3.4.3. Estrato herbáceo. En este estrato fueron analizadas un total de 636 plantas (3,930 hojas) en la época seca y 746 plantas (4,914 hojas) en la época lluviosa. En general, de la muestra foliar analizada durante la época seca, el 66% (2,594 hojas) presentaron algún tipo de daño (1.3 veces menos que en el estrato arbóreo y 1.2 veces menos que en el arbustivo para la misma época). El 34% (1,336) de las hojas resultaron totalmente intactas. El porcentaje de hojas dañadas se incrementó 1.4 veces (*i.e.* 93%) en la época lluviosa comparado con la época seca.

En la época seca, el 32% de las hojas presentó daño debido a insectos exclusivamente (cantidad menor en 9% para el estrato arbóreo y 7.8% menor al arbustivo considerando la misma época). El daño causado por patógenos fue el más alto encontrado en los tres estratos (18%) y la asociación de insectos y patógenos fue la más baja (16%) (Tabla 3.1). Sorprendentemente, no se registró daño por vertebrados.

Considerando el daño total (insectos solos y su asociación con patógenos), este porcentaje se incrementó a 48% (1,886 hojas).

En la época lluviosa, el 55% de los casos de incidencia de daño fue atribuible a los insectos (1.7 veces más que en la época seca). El daño por patógenos solos estuvo presente en 13% de los casos, y la asociación insecto-patógeno ocurrió en el 25% de los casos. En ésta tampoco se registraron lesiones foliares causadas por vertebrados. Al totalizar el número de casos de daño donde los insectos intervienen, éste fue de 86% (4,226 hojas). Esto implica un incremento de 32% (2.6 veces más) respecto a la época seca. En este estrato, al igual que en los dos anteriores, los principales herbívoros fueron los insectos (Tabla 3.1).

En el estrato herbáceo la asociación del daño insecto - patógeno también fue muy notable, pero resultó estadísticamente significativa solo para la época lluviosa (Tabla 3.4). En la época lluviosa hubo la mayor significancia estadística obtenida en los tres estratos y las dos épocas ($\chi^2_{(1)} = 407.9$; $P < 0.001$). En la época seca la asociación de los agentes causales mostró la más baja tendencia de todos los estratos y épocas analizadas ($\chi^2_{(1)} = 1.14$; $P = 0.28$).

Tabla 3.4. Valores observados y esperados (entre paréntesis) del análisis de contingencia, considerando la asociación entre herbívoros y patógenos en el estrato herbáceo. A= época lluviosa ($n = 4914$); B = época seca ($n = 3930$).

(A) Época lluviosa				(B) Época seca			
Patógeno	Herbívoro		Total	Patógeno	Herbívoro		Total
	Presente	Ausente			Presente	Ausente	
Presente	1224 (1501.8)	662 (384.1)	1886	Presente	622 (638.3)	706 (689.6)	1328
Ausente	2689 (2411.1)	339 (616.8)	3028	Ausente	1267 (1250.6)	1335 (1351)	2602
Total	3913	1001	4914	Total	1889	2041	3930

En este estrato el índice de asociación fue positivo para la época lluviosa (=1365182) y negativo para la época seca (= -64132).

En resumen, el principal tipo de daño al follaje en los tres estratos analizados fue el causado por insectos con un 43.8% para el daño exclusivo. Considerando el

daño asociado de insectos y patógenos la magnitud fue de 74.6%. En la época seca la frecuencia de daño por insectos fue de 65.9%; y éste daño se incrementó en la época lluviosa a un 83.3%. En general, para las dos épocas, las hojas intactas solo constituyeron el 15% de los casos. Se encontró mayor cantidad de follaje intacto durante la época seca (22.2%) que en la lluviosa (7.6%). Es notable, a nivel de la comunidad vegetal de este ecosistema, la ausencia de daño por herbívoros vertebrados, correspondiente a menos del 0.5% considerando todos los estratos y las dos épocas. La Fig. 3.1 muestra un diagrama gráfico de las rutas del daño en el follaje total analizado (15,684 hojas) bajo la categorización de los agentes visuales de consumo foliar y su interacción.

3.5. ANÁLISIS DE LA HERBIVORÍA EN ESPECIES SELECCIONADAS

3.5.1. Análisis global de la herbivoría. La herbivoría global promedio (% de área foliar consumida), considerando todas las especies y las dos épocas fue 5.96% (véase Apéndice 3.1). El consumo foliar fue más intenso en la época lluviosa (tres veces más), respecto a la época seca: El promedio de daño foliar global, considerando a todas las especies en la época lluviosa fue de 8.97 (\pm 3.16%), en tanto que en la época seca fue de 2.94 (\pm 1.54%). Al analizar el efecto de la época sobre el consumo foliar (con los datos transformados a arco-seno) que presentaron las especies (ANDEVA), éste mostró una marcada significancia estadística ($F_{1,9198} = 3817.9$; $P < 0.001$).

3.5.2. Niveles de herbivoría por formas de crecimiento. Para determinar el efecto de la herbivoría sobre las diferentes formas biológicas de crecimiento, las épocas y la interacción de éstas variables, se llevó a cabo un ANDEVA de dos vías (con los datos transformados a arco-seno). Se encontró un efecto significativo de la forma de crecimiento ($F_{3,9192} = 142.8$; $P < 0.001$), de la época del año ($F_{1,9192} = 1375.2$; $P < 0.001$), y de la interacción formas de crecimiento por época ($F_{3,9192} = 21.1$; $P < 0.001$). Al realizar la prueba de Tukey se apreció alta diferencia significativa en todas las comparaciones ($P < 0.0001$), sólo no fue significativa (*n.s.*) para la comparación árboles-seca y lianas-seca vs. hierbas-seca y arbustos-seca.

Las cuatro formas de crecimiento analizadas dentro del bosque mesófilo presentaron diferencias en cuanto al nivel de consumo de follaje. Estas diferencias fueron expresadas como sigue: árboles 5.2 (\pm 2.8 % D.E.), arbustos 7.05 (\pm 3.3%), lianas

4.08 ($\pm 2.9\%$) y hierbas 7.7 ($\pm 3.3\%$).

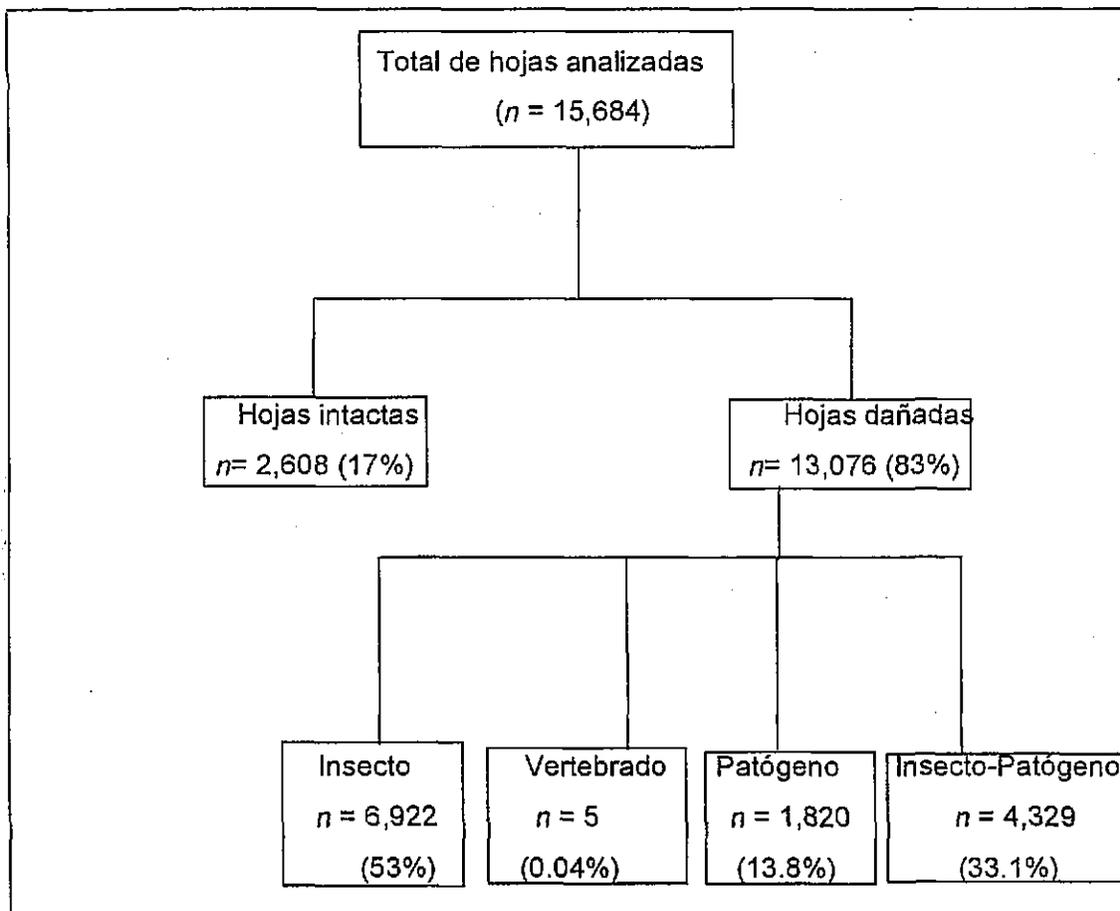


Figura 3.1. Frecuencia de distintos tipos de daño en hojas provenientes de distintos estratos del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas.

La variación en la herbivoría, entre épocas del año y por formas de crecimiento quedó representada como sigue:

3.5.2.1. Árboles. Durante la época lluviosa, el follaje fue consumido 3.2 veces más que en la época seca (Fig. 3.2). El ámbito en la variación de la herbivoría entre especies fue de 6.1% representando el valor mínimo de consumo *Magnolia tamaulipana* con 2.7% de área foliar consumida y el máximo por *Cercis canadensis* con 8.8%.

3.5.2.2. Arbustos. En éstos, la defoliación durante la época lluviosa ocurrió en una magnitud 2.8 veces mayor que durante la época seca ($10.5 \pm 3.5\%$ y $3.6 \pm 1.9\%$, respectivamente). El ámbito de la herbivoría entre especies arbustivas fue de 8.0,

quedando representado en sus extremos por *Eugenia acapulcensis* con 4.3% y por *Senecio lanicaulis* con 12.3% (Fig. 3.2).

3.5.2.3. Lianas. Las dos lianas analizadas (*Smilax bona-nox* y *S. mollis*), observaron una tendencia similar entre las épocas, ya que durante la época lluviosa la herbivoría fue de 6.2 (± 3.4 % D.E.), mientras que en la seca fue el registro más bajo con 1.9 ($\pm 1.7\%$). Esta variación fue del orden de 3.2 veces mayor para la época lluviosa (Fig. 3.2).

3.5.2.4. Hierbas. Las ocho hierbas incluidas en el análisis, registraron el mayor nivel de consumo de todas las formas biológicas de crecimiento. Este consumo foliar fue mayor que los árboles (1.5 veces), que los arbustos (1.08 veces), y que las lianas (dos veces). Dentro de este contingente herbáceo, el ámbito fue de 6.6, representado por los géneros *Pavonia spinifex* con 12.2% y *Salvia* sp. con 5.6%. La variación estacional fue del orden de 2.8 veces mayor para la época lluviosa, respecto a la época seca (Fig. 3.2).

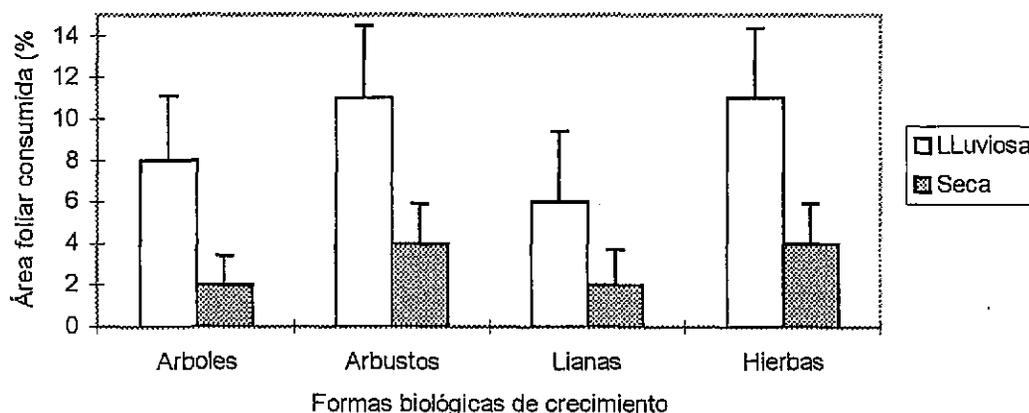


Figura 3.2. Área foliar consumida (%) de las cuatro formas biológicas de crecimiento considerando la época del año dentro del bosque mesófilo de montaña, Gómez Farías, Tamps. Los resultados son promedios generales de todas las especies por forma de crecimiento (± 1 D.E.).

3.5.2. Atributos físicos de las plantas y la magnitud de la herbivoría. Los tres atributos físicos cuantificados (dureza, pubescencia y agua foliar) presentaron alta variabilidad entre épocas (Tabla 3.5). La mayor discrepancia se observó entre épocas lluviosa vs. la seca. Para el contenido de agua foliar fue 12.7 más alto en la lluviosa

que en la seca. La densidad de pubescencia fue 6.5 más alto en las lluvias y la dureza fue mayor en la época seca 0.84 (Tabla 3.5).

Para analizar la variación en estos parámetros entre especies y épocas, se llevó a cabo un análisis de varianza multivariado (ANDEVAM) considerando a las especies y las épocas como variables independientes, y a las tres variables (dureza, pubescencia y agua) como dependientes. Los resultados muestran que existe una alta significancia estadística (R de Rao) entre las especies y todos los parámetros foliares ($R_{135, 2476} = 81.8$; $P < 0.001$). También se encontró significancia estadística entre épocas ($R_{3, 826} = 1409.3$; $P < 0.001$), y en la interacción especie por época ($R_{135, 2476} = 8.6$; $P < 0.001$).

Tabla 3.5. Atributos foliares de las 46 especies estudiadas por época del año en el bosque mesófilo. Los valores son promedios y entre paréntesis (± 1 D.E.).

Atributo foliar	Época lluviosa	Época seca	Diferencia
Dureza (g/cm^2)	7.19 (± 3.9)	8.03 (± 3.9)	- 0.84
Pubescencia (No.)	25.1 (± 60.5)	18.6 (± 43.0)	6.5
Contenido de agua (%)	36.1 (11.5)	23.4 (± 9.1)	12.7

La determinación de cada parámetro foliar por separado, para todas las especies, muestra la magnitud y la significancia que se marca a continuación:

3.5.2.1. Dureza foliar. Para analizar el efecto de la dureza foliar se aplicó un ANDEVA de dos vías, siendo la dureza la variable dependiente y las especies y épocas las variables independientes. Los resultados aluden significancia estadística entre las especies ($F_{45,826} = 28.4$; $P < 0.001$). Sin embargo, no se obtuvo significancia entre las épocas ($F_{1,826} = 3.74$; $P = 0.053$), ni tampoco en la interacción especie por época ($F_{45,826} = 0.67$; $P = 0.95$).

Separando a las especies en categorías de dureza, establecidas mediante el ámbito de las 46 especies analizadas en el presente estudio, además del rango obtenido para 46 especies tropicales (Coley 1983), se definió considerar tres categorías: Dureza alta (11-15 g/cm^2), dureza media (7-10 g/cm^2) y dureza baja ($< 7 \text{ g}/\text{cm}^2$). Dentro del grupo con dureza alta se sitúan diez especies (22%), entre las que destacan: *Meliosma oaxacana* con 15.4 ($\pm 2.2 \text{ g}/\text{cm}^2$ D.E.), *Quercus germana* con 14.6 ($\pm 2.5 \text{ g}/\text{cm}^2$) y *Clethra pringlei* con 14.6 ($\pm 3.6 \text{ g}/\text{cm}^2$). Con dureza media fueron registradas 16 especies (35%):

e.g. *Temstroemia sylvatica* ($8.4 \pm 1.2 \text{ g/cm}^2$), *Magnolia tamaulipana* ($8.7 \pm 1.0 \text{ g/cm}^2$) y *Bernardia interrupta* ($8.4 \pm 2.3 \text{ g/cm}^2$). Finalmente, las especies con dureza baja constituyeron el grupo predominante conformado por 20 especies (43% del total), como por ejemplo: *Rapanea myricoides* ($3.3 \pm 1.0 \text{ g/cm}^2$), *Bomarea* sp. ($3.4 \pm 1.1 \text{ g/cm}^2$) y *Phytolacca icosandra* ($3.8 \pm 1.1 \text{ g/cm}^2$) (para mayor detalle véase Apéndice 3.2). El valor promedio de la herbivoría en cada uno de estos grupos de plantas mostró un patrón nuevo: 5.01%, 5.54% y 7.75%, en las especies con dureza alta, media y baja, respectivamente.

Para determinar en mayor detalle la relación entre la dureza y el área foliar consumida en ambas épocas, se aplicó un análisis de regresión lineal. La regresión resultó negativa y significativa; al aumentar la dureza la herbivoría disminuyó ($F_{1,44} = 19.4$; $P < 0.0001$), el 30 % de la variabilidad en la herbivoría se explica por la dureza foliar de las especies estudiadas (Fig. 3.3).

$$\text{Area Foliar Consumida (y)} = 12.654 - .8038 * \text{Dureza Foliar (x)}$$

Correlación: $r = -.5539$

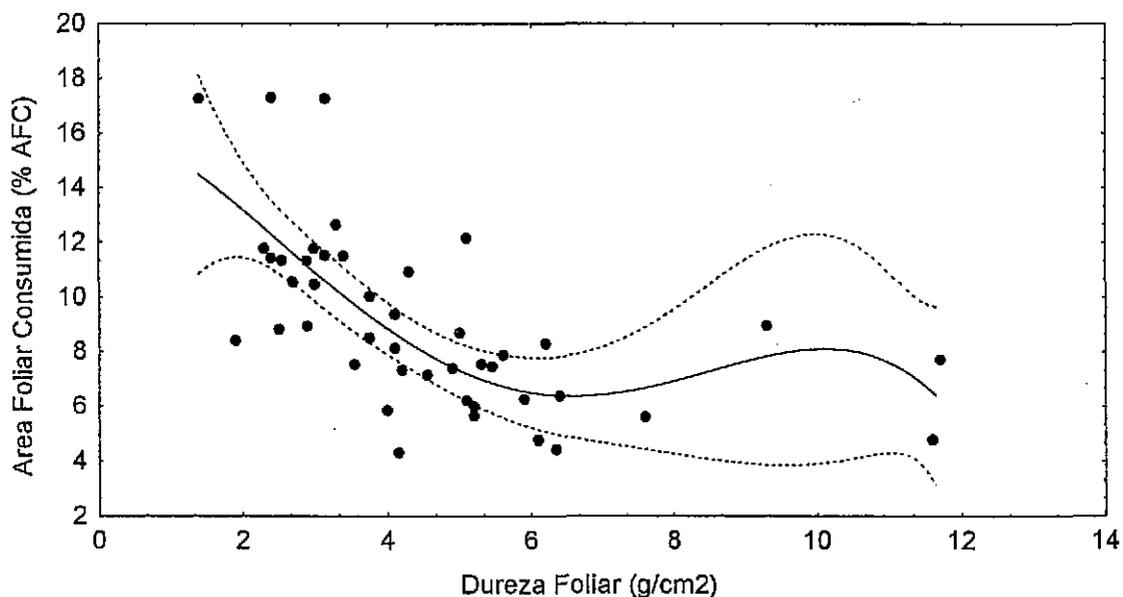


Figura 3.3. Regresión lineal entre la dureza foliar y la herbivoría de las 46 especies estudiadas en el bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps.

El ámbito de dureza foliar fue de 14.5g, quedando representada con el rango superior por *Meliosma oaxacana* con 15.9 g/cm^2 y con el inferior por *Psychotria papantlensis* con 1.4 g/cm^2 .

3.5.2.2. Pubescencia foliar. La diferencia entre la pubescencia de las especies (ANDEVA dos vías) mostró significancia estadística ($F_{45,828} = 118.7$; $P < 0.001$), entre las épocas ($F_{1,828} = 70.3$; $P < 0.001$), así como también la interacción entre la especie y la época ($F_{45,828} = 4.7$; $P < 0.001$).

El promedio de pubescencia, considerando todas las especies fue de 21.9 mm^{-2} (± 52.6 D.E.). Este parámetro foliar fue 1.3 veces mayor en la época lluviosa que en la época seca. Durante la época seca las hojas mostraron una densidad de $18.6 \pm 43 \text{ mm}^{-2}$, cantidad que fue mayor ($25.1 \pm 60.5 \text{ mm}^{-2}$) en la época lluviosa. El ámbito fue de 375.4 mm^{-2} , quedando representado el rango superior por el arbusto *Senecio lanicaulis* (379 mm^{-2}) y el inferior por el encino *Quercus xalapensis* con 3.6 mm^{-2} (véase Apéndice 3.2).

Fueron dos especies arbustivas las que presentaron la densidad extrema de pubescencia: *Senecio lanicaulis* con $272.8 \pm 125.2 \text{ mm}^{-2}$ y *Cnidoscylus multilobus* con $203.1 \pm 76.3 \text{ mm}^{-2}$. Excluyendo a éstas, del resto de las especies, un grupo de seis (13%), conformaron al gremio de las muy pubescentes (de 20 a 46 mm^{-2}). Dentro de este grupo destacan: el arbusto *Bocconia frutescens* con $45.8 \pm 20.8 \text{ mm}^{-2}$, la hierba *Urena caracasana* con $43.3 \pm 17.5 \text{ mm}^{-2}$, y el árbol *Acer skutchii* con $33.3 \pm 9.9 \text{ mm}^{-2}$. Las especies intermedias de pubescencia (de 10 a 20 mm^{-2}) fueron 20 (el 44%), dentro de las cuales se encuentran: *Colubrina elliptica* con $17.6 \pm 5.2 \text{ mm}^{-2}$, y las herbáceas *Hoffmania strygillosa* ($16.9 \pm 5.7 \text{ mm}^{-2}$) y *Bomarea* sp. con $19.3 (\pm 2.3 \text{ mm}^{-2})$. Ocho especies más (el 17%), presentaron poca pubescencia (de 2 a 7 mm^{-2}) tales como: *Meliosma alba* con $6.6 \pm 2.5 \text{ mm}^{-2}$, *Rhandia laetevirens* con $3.02 \pm 2.2 \text{ mm}^{-2}$ y *Quercus xalapensis* con $2.3 \pm 1.6 \text{ mm}^{-2}$. Además, diez especies (el 22%) no presentaron pubescencia, dentro de las que destacan *Eugenia capuli*, *E. acapulcensis*, *Exostema mexicana*, *Podocarpus reichei*, entre otras.

En el análisis de regresión se encontró significancia positiva entre pubescencia y herbivoría, el ANDEVA de la regresión se expresó con $F_{1,44} = 8.94$; $P < 0.004$. El modelo explicó el 17% de la varianza (Fig. 3.4).

3.5.2.3. Contenido de agua foliar. Fue analizada la relación entre el contenido de agua de las especies y las épocas (ANDEVA de dos vías). Las especies mostraron significancia estadística ($F_{45,828} = 202.5$; $P < 0.001$), así como las épocas ($F_{1,828} = 4068.9$; $P < 0.001$) y la interacción especie por época ($F_{45,828} = 26.3$; $P < 0.001$).

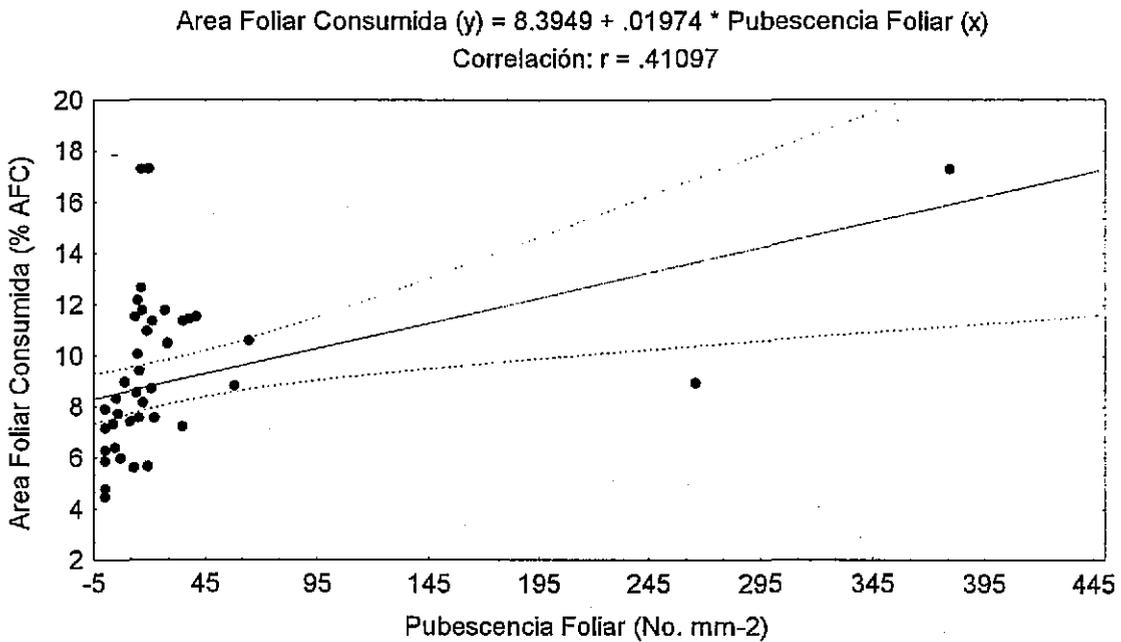


Figura 3.4. Regresión lineal entre la pubescencia foliar y la herbivoría promedio de las especies estudiadas en el bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps.

El contenido de agua foliar promedio de las especies estudiadas fue de 29.7 ($\pm 12.2\%$ D.E.). Como era de esperarse en este ecosistema, la variación estacional en contenido de agua foliar fue muy contrastable, debido principalmente a la marcada estacionalidad del sitio. El contenido de agua foliar fue 1.5 veces más en la época lluviosa respecto a la época seca. Estos valores arrojaron un promedio para la época lluviosa de $36.2 \pm 11.2\%$, en tanto que para la época seca fue de $23.4 \pm 9\%$. El ámbito en el contenido foliar fue de 56.1%, representado por las especies *Hoffmania strygillosa* con el rango mayor (61.6%) y la especie arbórea *Turpinia occidentalis*, con el menor valor contenido promedio con 5.5% de agua (véase Apéndice 3.2).

Para separar a las especies analizadas de acuerdo a su contenido de agua foliar, se utilizó el mismo criterio de categorización que para la dureza foliar, definiéndose tres categorías: Contenido máximo de agua foliar (de 46 a 35%), contenido intermedio (de 35 a 15%), y contenido bajo ($< 15\%$).

Dentro del grupo de contenido máximo de agua foliar, se detectaron 13 especies (28.5%) entre las que destacan: *Hoffmania strygillosa* con $49.5 \pm 12.6\%$, *Bocconia frutescens* ($45.6 \pm 11.2\%$) y *Berberis hartwegii* ($45.3 \pm 1.8\%$). En la categoría de

contenido intermedio se ubicó al grueso de las especies estudiadas, representado por 31 especies (67.5%), entre las que están: *Cornus excelsa* ($33 \pm 7.7\%$), *Rapanea myricoides* ($34.3 \pm 3.9\%$), y *Meliosma oxacana* ($27 \pm 8.7\%$). El grupo de contenido bajo de agua foliar se representó solo por dos especies: *Ternstroemia sylvatica* ($14\% \pm 3.0\%$) y *Turpinia occidentalis* ($8.4 \pm 3.6\%$).

La regresión mostró una relación positiva y significativa. Aquellas especies que mostraron mayor contenido de agua foliar tuvieron mayor daño foliar ($F_{1,44} = 24.5$; $P < 0.001$), y el 35% de la varianza ocurrida en los niveles de herbivoría se explica por el contenido de agua foliar de las especies estudiadas (Fig. 3.5).

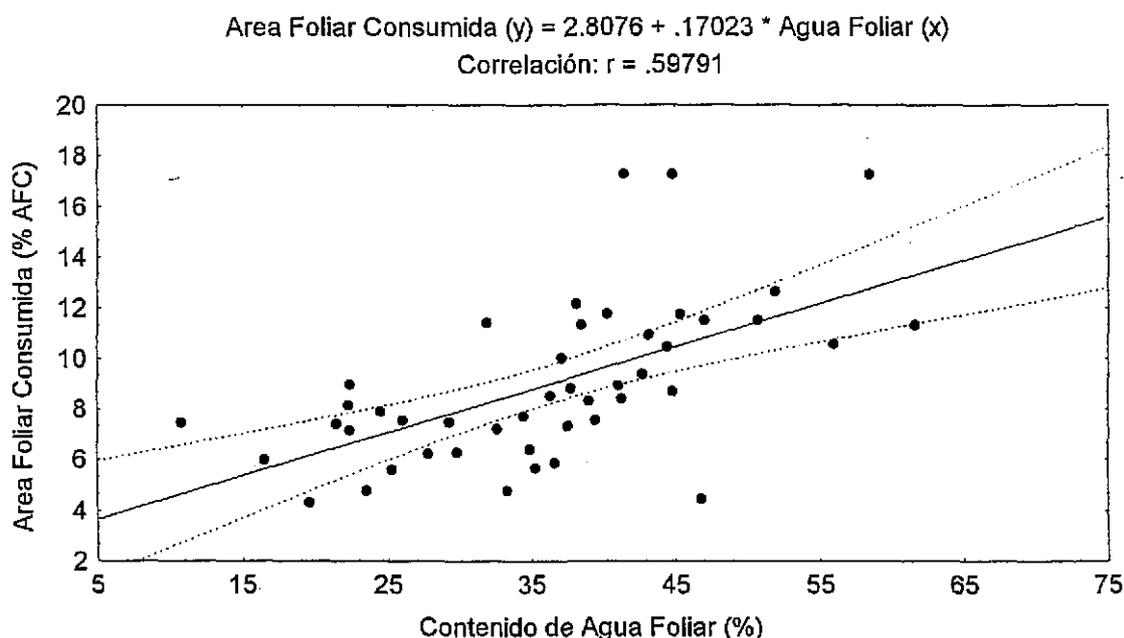


Figura 3.5. Análisis de regresión entre el contenido de agua foliar y la herbivoría de las 46 especies estudiadas del bosque mesófilo de Gómez Farías, Tamps.

3.5.2.4. Regresión múltiple. Para correlacionar el efecto de la herbivoría y los parámetros foliares, se efectuó una regresión múltiple, considerando la herbivoría la variable dependiente, y los tres atributos (dureza, pubescencia y agua) como independientes. El ANDEVA de la regresión resultó significativo con $F_{3, 42} = 13.9$; $P < 0.001$. El modelo de la regresión quedó determinado por: $(y) = \beta(\text{agua}) 0.389 + \beta(\text{pubescencia}) 0.179 + \beta(\text{dureza}) (x) - 0.35$. El 50% de la varianza ($r = 0.71$), que ocurrió

en la herbivoría quedó explicada por la conjunción de los tres atributos foliares estudiados. Individualmente, dentro de este análisis los coeficientes de correlación en los tres parámetros foliares quedaron expresados como sigue: agua ($r^2 = 0.15$), dureza ($r^2 = 0.12$); y pubescencia ($r^2 = 0.03$).

3.5.3. La apariencia y la herbivoría. La herbivoría estuvo correlacionada con el valor de importancia (apariciencia) sólo en los claros de regeneración, en una magnitud explicada por más del 80% ($r = 0.907$) y estadísticamente significativo el ANDEVA de la regresión con $F_{1,28} = 14.85$; $P < 0.001$ (Fig. 3.6). Sin embargo, para las especies pertenecientes al bosque maduro, ésta correlación no resultó significativa con $F_{1, 25} = 0.022$; $P = 0.88$ ($r^2 = 0.029$; $P = 0.882$).

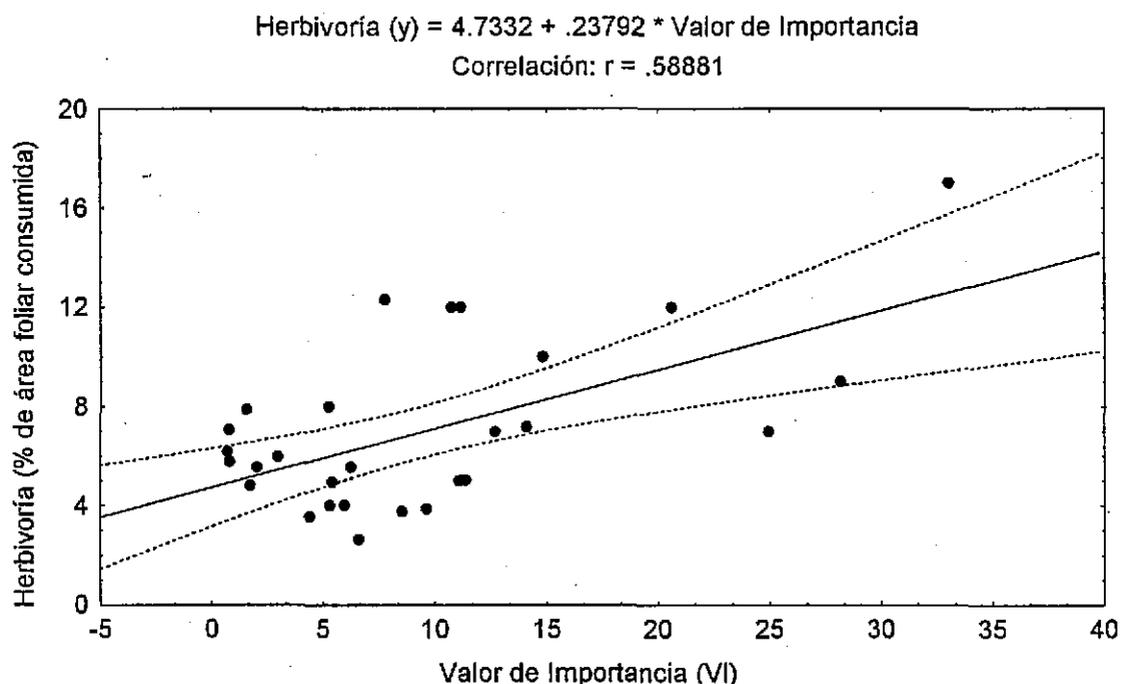


Figura 3.6. Análisis de regresión entre la herbivoría (% de área foliar consumida) y el valor de importancia (VI) de especies pertenecientes a los claros de vegetación natural del bosque mesófilo de Gómez Farías, Tamps.

3.6. DISCUSION

Los resultados obtenidos demuestran dos hechos fundamentales: por un lado, la ausencia de herbívoros vertebrados en los tres estratos de la vegetación analizada (arbóreo, arbustivo y herbáceo), y por otro, la importancia que los insectos poseen como

efectivos removedores de follaje, cuya magnitud cuantificada fue de 44% en el daño exclusivo, y de cerca del 72% considerando su interacción con los agentes patógenos.

En el primer aspecto, relacionado con los herbívoros vertebrados, resalta la ausencia de estos consumidores. Para la zona, como potenciales vertebrados, sólo existen registros de los siguientes herbívoros para el estrato arbustivo-herbáceo: el jabalí (*Tayassu tajacu*), el conejo (*Sylvilagus brasiliensis*), el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el venado temazate (*Mazama americana*), y eventualmente el oso negro (*Ursus americanus*), el cual es fundamentalmente omnívoro. Existen algunos roedores (Cricetidae) que para el estrato herbáceo tentativamente pudieran incluirse como folívoros, tales como: *Oryzomys alfaroi*, *O. fulvescens*, *Peromyscus boylii*, *P. levipes*, *Reithrodontomys megalotis*, entre otros. Para el estrato arbóreo, se pueden considerar como probables consumidores de follaje (ya que son más bien de hábitos frugívoros) a las ardillas Sciuridae (*Sciurus deppi* y *Claucomys volans*) (Sosa 1987, J. Vargas com. pers.). En todo el análisis para la búsqueda de los principales agentes causales de la herbivoría, el daño por vertebrados fue casi siempre nulo. Muy leve (0.5%) en el estrato arbustivo.

Por todo esto, se sugiere que: i) los herbívoros vertebrados registrados para el BMM de Gómez Farías, Tamaulipas, se encuentran en densidades muy bajas, o bien, sus poblaciones han sido restringidas o en vías de extinción local (e.g. por efecto de sus depredadores, o por las comunidades humanas, o por la pérdida de su hábitat), ii) que la distribución boreal de este BMM ha reducido evolutivamente la diversidad de vertebrados, comparada con las selvas tropicales de Los Tuxtlas, Ver., y Montes Azules, Chis., donde ocurre la presencia de herbívoros terrestre tales como *Tapirus bairdii*, *Tayassu pecari*, *Tayassu tajacu*, *Mazama americana*, *Odocoileus virginianus*, *Dasyprocta mexicana*, *Agouti paca*, *Nasua nasua* y arborícolas, tales como *Ateles geoffroyi*, *Coendu mexicanus*, *Potos flavus* (Dirzo y Miranda 1991) y, iii) que la presión selectiva que juegan los herbívoros en esta comunidad vegetal ha sido llevada, casi en su totalidad y con éxito, por el gremio de los insectos folívoros.

Ante lo anterior, existen algunas evidencias de que los insectos son los herbívoros más abundantes, en términos de su diversidad, abundancia e impacto en la vegetación (Schoewalter et al. 1986, Lowman y Moffett 1993). El daño encontrado para algunas otras comunidades vegetales por vertebrados herbívoros, es por lo general bajo: de 1 a 2% para el bosque tropical siempreverde de Barro Colorado, Panamá,

comparado con el daño por insectos (15%) (Leigh y Smythe 1978), de 8.9% y 4.3% por vertebrados contra 75% y 64% de daño por insectos respectivamente, en dos años de evaluación en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz (Dirzo 1987). También se ha registrado daño nulo (sin daño), en plantas del sotobosque de la Selva de Los Tuxtlas, Ver. (Dirzo y Miranda 1991), y en plántulas del mismo sitio (de la Cruz y Dirzo 1987), en comparación con el daño causado por insectos y algunos otros invertebrados.

El daño directo que causa la entomofauna así como el indirecto como posibles vectores de patógenos, debe de considerarse como una asociación importante en el estudio de las interacciones biológicas. Esta asociación ocurrió con una magnitud global del 28% para este sitio. Este valor es muy superior al encontrado para la selva de Los Tuxtlas, Veracruz en dos años de evaluación (1983= 19.6% y 1985= 10.5%; Dirzo 1987). De toda la muestra foliar analizada de los tres estratos, solamente el 15% se determinó como intacta. Este hallazgo es similar al obtenido para plántulas en Los Tuxtlas (16%; Dirzo y Miranda 1991).

Al analizar la asociación de los agentes causales de daño y los patógenos se advierte que para el estrato arbóreo ocurre una asociación negativa en ambas épocas, en tanto que para el estrato arbustivo en ambas épocas se detectó un índice de asociación positiva. El estrato herbáceo acusó índice de asociación positiva sólo durante la época lluviosa. En general la mayor interacción entre insectos y patógenos ocurre en la época lluviosa (1.2 veces más) en un promedio de 16.3%, en tanto que en la seca es del 13.2%. Durante la época lluviosa, el estrato con la mayor asociación fue el arbustivo (38%), y el menor el herbáceo (25%).

El daño al follaje por agentes patogénicos fue del 12%, valor muy superior al mencionado para la selva de Los Tuxtlas (2%; Dirzo 1987). Esto, muy probablemente se debe a las condiciones favorables a los patógenos en este sitio de bosque mesófilo, así como a la constante nubosidad (lluvia horizontal) en todo el año (Webster 1995). En un estudio reciente de la infección patogénica en la selva de Los Tuxtlas, se encontró que la variación estacional no fue significativa (García-Guzmán y Dirzo 2001).

En el daño por patógenos y su interacción, debe ser considerado el posible sesgo que este análisis pudiera tener. Debido principalmente a que el vector inicial pudo haber sido un insecto picador-chupador (e.g. hemípteros, homópteros), y el manchado foliar esté en base a las punciones ocasionadas, o debido a daños mecánicos (e.g. ruptura de

ramas que generan daño al follaje), o por la acción directa de patógenos (e.g. hongos) que no requieren de una ventana biológica de entrada.

El consumo foliar del BMM es uno de los más bajos publicados en la literatura (ver Tabla 3.6), pero similar al obtenido para algunos bosques tropicales de Australia (6.1%) al utilizar un método similar de medición (Lowman 1984). Es necesario considerar que se trata de mediciones instantáneas de la herbivoría, que generalmente subestiman los reales valores de defoliación (véase Filip *et al.* 1995, Dirzo y Domínguez 1995, Lowman 1984). No obstante, la confrontación de datos de la Reserva El Cielo con los de otros sitios es pertinente, ya que en todos los casos las mediciones son instantáneas y, presumiblemente, comparables (Tabla 3.6).

Considerando todas las especies y las dos épocas, la herbivoría fue de 5.96%, valor relativamente bajo en comparación con otros sitios estudiados, principalmente bosques tropicales de distintas partes del planeta (Tabla 3.6). En este análisis el autor (Dirzo 1987) agrupa referencias de los sitios estudiados, donde se muestra un ámbito de 6.8 a 12.5% de área foliar consumida, con un valor promedio de 9.26%, en su mayoría por insectos. El valor correspondiente al sitio de estudio cae por debajo del ámbito de los sitios recopilados por Dirzo (1987). El valor promedio de área foliar consumida, al incluir al BMM de Gómez Farías se reduce a 8.8% (Tabla 3.6). Sería interesante analizar otro sitio de bosque mesófilo de montaña para verificar la consistencia del valor. En todo caso, los valores encontrados muestran una afinidad mayor con los de sitios de zonas templadas que con sitios tropicales (Coley y Barone 1996). Es posible que la posición latitudinal extrema de este sitio sea determinante de los resultados encontrados.

Estos resultados, en el contexto de lo mencionado por Coley y Barone (1996), quedan por debajo del consumo foliar para especies tolerantes a la sombra, en los bosques tropicales (11.1%), y de las especies pioneras en estos bosques (48%). Sin embargo, nuevamente, se ubica cercano a los resultados obtenidos para los bosques templados (7.1%).

3.6.1. Estacionalidad. La estacionalidad en la herbivoría fue muy marcada. El nivel de daño foliar fue tres veces más alto en la estación lluviosa que en la época seca. Esto tiene semejanza con lo encontrado por Coley (1990), quien documentó 2.3 veces más herbivoría durante la estación lluviosa que en la seca. Adicional a lo anterior, Filip *et al.* (1995) encontraron variaciones que muestran mayor herbivoría en la etapa inicial de la estación lluviosa que al término de la misma, en Chamela, Jalisco.

Tabla 3.6. Comparación de los niveles de herbivoría en el follaje de árboles en bosques tropicales de mundo y el presente estudio (tomada de Dirzo 1987).

País	Area foliar Consumida (%)	Herbívoros responsables	Referencias
Barro Colorado, Panamá	12.5	insectos	Wint (1983)
Barro Colorado, Panamá	8.6	Invertebrados	Leigth y Smythe (1978)
El Verde, Puerto Rico	7.0	Invertebrados	Odum y Ruiz-Reyes (1970)
Nueva Guinea, Sur	9.0	insectos	Wint (1983)
Nueva Guinea, Norte	12.0	Insectos	Wint (1983)
Port Morsby, N. Guinea	6.8	Insectos	Johnstone (1981)
Los Tuxtlas, Ver., Méx.	8.9	Insectos	Dirzo (1987)
El Cielo Tamps., Méx.	6.0	Insectos	Este estudio
Promedio	8.8		

3.6.2. Formas de crecimiento. Las diferentes formas de crecimiento presentaron también diferentes niveles de herbivoría. Las hierbas fueron las que sufrieron más daño más (7.7%), seguidas de los arbustos (7.0%), los árboles (5.2%) y las lianas (4.1%). Puede especularse, con reserva, que ésta variación, puede deberse entre otras cosas, a la variación en la presencia y concentración de ciertos metabolitos secundarios (e.g. alcaloides) en las diferentes formas biológicas de crecimiento (Levin 1976a). No obstante, la tendencia detectada es incompatible con el hecho de que se ha registrado mayor contenido de alcaloides entre plantas herbáceas, principalmente hierbas anuales (Levin 1976a). Por otra parte, la presencia y concentración de estos compuestos se correlaciona en forma negativa con el efecto latitudinal. Las especies templadas poseen menor concentración de alcaloides (28%) respecto a las tropicales (48%) (Levin 1976 a). Probablemente, en la zona del presente estudio este efecto podría ser marcado debido a la ubicación de este BMM. Además, en algunos bosques mesófilos de Nueva Guinea la abundancia y concentración de alcaloides ha sido de las más bajas reportadas (5.3%, de 57 especies analizadas) (Levin 1976a). En el BMM El Cielo prevalece un contingente mezclado de especies de origen neártico y neotropical. Considerando por familias taxonómicas estas afinidades fitogeográficas han sido definidas para el BMM como sigue: 52.5% de origen tropical, 22.0% templada, 18.5% cosmopolita y 7.0% de otro tipo de distribución (H. Puig en prep.). Un estudio específico de la presencia y

concentración de alcaloides en este sitio podría arrojar luz respecto del patrón de variación en la herbivoría con respecto a la forma de vida de la planta.

La variación en el nivel de la herbivoría, sin embargo, puede obedecer a diferentes razones próximas de defensa física y química. La dureza de las hojas y el alto contenido de fibra proveen de soporte estructural a la hoja y ha sido demostrada su capacidad como defensa antiherbívoro (Feeny 1970, Coley 1983, 1987, Bazzaz y Pickett 1980, Raupp 1985, Coley y Aide 1991). Los atributos defensivos físicos estudiados de las 46 especies del BMM, sugieren que la dureza se incrementa significativamente con la época del año. Esto es similar a lo registrado para algunos bosques templados y tropicales de Costa Rica (Coley y Aide 1991), para la selva de la estación Barro Colorado, Panamá (Coley 1983, 1990), para la selva de Los Tuxtlas, México (Dirzo 1984) y para el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco (Filip *et al.* 1995). La relación entre la dureza foliar y la herbivoría acusó una tendencia negativa, por lo que se puede especular que la dureza en las hojas en este sitio actúa como un mecanismo antiherbívoro efectivo para la comunidad vegetal en el bosque mesófilo. Este atributo foliar ha sido considerado por varios autores como la defensa más efectiva de las plantas (Feeny 1970, Coley 1983, Raupp 1985, Langenheim *et al.* 1986). Esta evidencia es consistente con los resultados obtenidos en esta investigación.

La respuesta a la interrogante de si es la dureza foliar es un factor determinante de defensa en las especies estudiadas es compleja, ya que diversos factores actúan en forma simultánea. Así, cuando las hojas son más duras (en la época seca), necesariamente es cuando también ha ocurrido una baja en la concentración de nutrientes, que hacen que disminuya la calidad del follaje a los herbívoros (Feeny 1976). Asimismo, existe una correlación entre las hojas duras y el bajo contenido de agua foliar (Cherret 1968) y la alta concentración de taninos (Feeny 1970). En la medida en que la dureza y el contenido de agua foliar reflejan una habilidad defensiva y/o baja calidad nutricional del follaje, es de esperarse que estos factores sean determinantes de la variación en la herbivoría, tal como se encontró en el presente estudio.

Aunque se ha considerado en algunos casos que la pubescencia foliar actúa como disuasivo de los herbívoros (Levin 1976b), en el presente estudio la pubescencia estuvo correlacionada con los niveles de daño foliar. Esto, si bien es sorprendente, coincide con lo encontrado en 46 especies estudiadas en el bosque tropical de Barro Colorado, Panamá (Coley 1983). En ese estudio, la autora menciona que el efecto

positivo de la pubescencia sobre la herbivoría, no se debe al efecto *per se*, sino más bien, a que las especies que presentan mayor pubescencia (pioneras), son también las que presentan mayor contenido de agua y nitrógeno foliar, y por lo tanto también despliegan el mayor nivel de consumo foliar (Coley 1983). También es similar a lo que mencionan Filip *et al.* (1995) para especies tropicales de la estación biológica de Chamela, Jalisco. Dado que los herbívoros más importantes de El Cielo son los insectos, resultaría de interés investigar los mecanismos próximos que determinan que la densidad de la pubescencia se correlaciona positivamente con la herbivoría. Un experimento de remoción de la pubescencia permitiría definir, en principio, si es la pubescencia la que determina la variación en la herbivoría.

El contenido de agua foliar varió significativamente entre especies y épocas. Si bien el valor promedio de agua se ubica por abajo del obtenido para algunas especies deciduas tropicales de Chamela, Jalisco (Filip *et al.* 1995), se encontró una correlación positiva y significativa entre el contenido de agua foliar y los niveles de daño. La marcada estacionalidad del sitio estudiado imprime características especiales al follaje que repercuten en el ataque de los herbívoros (principalmente insectos) (Wolda 1978). En este bosque mesófilo, el mayor contenido de agua foliar en la época de lluvias se correlacionó con el incremento en el consumo de follaje, así como también con los mayores niveles de incidencia de daño causado por la asociación insecto-patógeno. Un factor importante que determina los niveles de variación en la herbivoría podría ser el tercer nivel trófico, los enemigos naturales, que inciden sobre los herbívoros (Dirzo y Domínguez 1995, Coley y Barone 1996). Sería de gran interés determinar en qué medida la estacionalidad del sitio de estudio está correlacionada con alguna variación estacional en la abundancia de enemigos naturales (depredadores y parasitoides), y cómo esto, por sí mismo o en conjunción con los otros atributos investigados determinan la variación estacional en la herbivoría.

Los patrones emergentes de herbivorismo detectados en el bosque mesófilo a nivel de la comunidad vegetal, son similares a los conocidos en otros ecosistemas. Por una parte se encontraron variaciones temporales que ligan al contenido nutrimental y de defensa de las plantas con el nivel de variación en el ataque por herbívoros. Por otra parte, en el presente estudio se encontró evidencia de una gran variación interespecífica en la que, uno de los factores más fuertemente ligados con el ataque de herbívoros es la

historia de vida de la planta y el sitio en el cual crecen y se adaptan, y cómo esto se relaciona con la presencia y abundancia de recursos.

Finalmente, la apariencia y la herbivoría sólo estuvieron correlacionadas significativamente para las especies de rápido crecimiento, en los sitios de perturbación natural (claros) con alta disponibilidad de recursos. Esto es consistente, al menos para estas especies, con lo postulado por Feeny (1976), donde menciona que las especies con mayor densidad o apariencia estarán ligadas a los mayores niveles de consumo foliar. Esto puede tener implicaciones desde el punto de vista que los espacios de regeneración (claros del bosque mesófilo), son aprovechados por las especies demandantes de luz (heliófilas), y su abundancia está en función directa de la disponibilidad lumínica y de recursos (e.g. agua, nutrientes). Empero, futuros estudios, dirigidos a la dinámica y variación espacial de claros en relación a la herbivoría y la defensa química, pueden aportar resultados adicionales.

La asociación mostrada entre la apariencia vegetal (valor de importancia), y sus insectos (herbívoros) asociados fue analizada en este sitio, desde la perspectiva de su nivel de especialización (Sánchez-Ramos *et al.* 1999). En este sentido, los autores encontraron que el 37.0% de las especies de insectos generalistas y sólo 2.0% de específicos estuvieron asociados a las especies pioneras o de rápido crecimiento. En tanto que, los insectos herbívoros específicos estuvieron mayormente asociados a las especies tolerantes de lento crecimiento (52.0%) y sólo 9.0% de ellos fueron generalistas para estas especies.

Tal variación y los factores correlativos encontrados ofrecen un marco de referencia propicio para poner a prueba hipótesis ecológico-evolutivas que expliquen a nivel último, las relaciones próximas (*cf.* Dirzo 1984b) descritas en este capítulo. Tales hipótesis se exploran en el siguiente capítulo.

LITERATURA CITADA

- Andrzejewska, L. y G. Gyllenberg. 1980. Small herbivore subsystem. Págs: 201-267. En: Brey Meyer, A.I. y G.M. Van Dyne (eds.). *Grasslands, Systems Analysis and Man*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bazzaz, S. A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical plants succession: A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- Bray, J. R. 1964. Primary consumption in three forest canopies. *Ecology* 45: 165-167.

- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-33.
- Coley, P.D. 1990. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. Págs: 191-200. En: Leigh, E.G. Jr., R.A. Stanley y D.M. Windsor (eds.). *Ecología de un bosque tropical*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.
- Coley, P.D. y T.M. Aide. 1991. Comparison of herbivore and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. Págs: 25-38. En: Price, W.P., M.T. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.). *Plant animal interactions: Evolutionary Ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York.
- Coley, P.D. y J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27: 305-335
- Cherrett, J.M. 1968. A simple penetrometer for measuring leaf toughness in insect feeding studies. *J. Econ. Ent.* 61: 1736-1739.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press, Berkeley, California. 437 pp.
- de la Cruz, M. y R. Dirzo. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a mexican rain forest. *Biotropica* 19: 98-106.
- Dirzo, R. 1984a. Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. Págs: 209-225. En: Medina, E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). *The physiological ecology of plants of the wet tropics*. W. Junk. La Haya.
- Dirzo, R. 1984b. Herbivory: a phytocentric overview. Págs: 141-165. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds.). *Perspectives in plant population ecology*. Sinauer Associates Publishers. Sunderland, Massachussets.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Rev. Biol. Trop.* 35: 119-131.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Págs: 273-287. En: Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W.W. Benson (eds.). *Plant-animal interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York.

- Dirzo, R. y C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. Págs: 304-325. En: Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. Nueva York.
- Domínguez, C.A. y R. Dirzo. 1994. Effects of defoliation on *Erythroxylum havanense*, a tropical proleptic species. *Ecology* 75: 1896-1902.
- Ernest, K.A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21: 194-199.
- Escarré J., J. Lepart y J.J. Sentuc. 1996. Effects of simulated herbivory in three old field Compositae with different inflorescence architectures. *Oecologia* 105: 501-508.
- Farnsworth, J.E. y A.M. Ellison. 1991. Patterns of herbivory in Belizian mangrove swamps. *Biotropica* 23: 555-567.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Págs: 1-40. En: Wallace y R.L. Mansell (eds.). *Biochemical interactions between plants and insects. Recent Advances in Phytochemistry*. Vol. 10 Plenum Press, Nueva York.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Maass 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.
- Fox, L.R. y P.A. Morrow. 1983. Estimates of damage by insect grazing on *Eucalyptus* trees. *Aust. J. Ecol.* 8: 139-147.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. *Instituto de Geografía. UNAM.*, México D.F.
- García-Guzmán y R. Dirzo. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: Incidence, spatio-temporal variation, and mechanisms of infection. *Amer. J. of Botany* 88: 634-635.
- Hendrix, S.D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. Págs: 243-263. En: Lovett-Doust, J. y L. Lovett- Doust (eds.). *Plant reproductive ecology: Patterns and strategies*. Oxford Press.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: Effects of herbivory and canopy closure. *J. of Trop. Ecol.* 6: 259-280.

- Howe, H. F. y L.C. Westley. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press. 273 pp.
- Johnstone, J.M. 1981. Consumption of leaves by herbivores in mixed mangrove stands. *Biotropica* 13: 252-259.
- Karban, R. y I. T. Baldwin. 1997. *Induced responses to Herbivory*. The University Chicago Press. Chicago. 319 pp.
- Langenheim, J.H., C. A. Macedo, M. K. Ross y W. H. Stubblebine. 1986. Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. *Bioch. Syst. and Ecol.* 14: 51-59.
- Leigh, E.G. y N. Smythe. 1978. Leaf production, leaf consumption and the regulation of folivore on Barro Colorado Island. Págs: 33-50. Montgomery, G.G. (ed.). *Ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Leigh, E.G. y D.M. Windsor. 1982. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. Págs: 109-123. En: Leigh, E.G., A. S. Rand y D.M. Windsor (eds.). *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Levin, D.A. 1976a. Alkaloid-bearing plants: An ecogeographic perspective. *The Amer. Nat.* 110: 261-284.
- Levin, D.A. 1976b. The role of trichomes in plant defense. *Quart. Rev. Biol.* 48: 3-15.
- Lowman, M.D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: is rain forest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* 16: 264-268.
- Lowman, M.D. 1995. Herbivory as a canopy process in rain forest trees. Págs: 433-455. En: Lowman, M.D. y N.M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic Press. Nueva York.
- Lowman M.D. y M. Moffett. 1993. The ecology of tropical rain forest canopies. *Trends Ecol. Evol.* 8: 103- 108.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Maxwell, F.G. y P.R. Jennings. 1984. *Mejoramiento de plantas resistentes a insectos*. Limusa, México 696 pp.
- Núñez-Farfán, J. y R. Dirzo. 1991. Effects of defoliation on the saplings of a gap-colonizing neotropical tree. *J. of Veg. Science* 2: 459-464.
- Obeso, J.R. 1993. Does defoliation affect reproductive output in herbaceous perennials and woody plants in different ways?. *Func. Ecol.* 7: 150-155.

- Odum, H.T., y H.T. Ruiz-Reyes. 1970. Holes in the leaves and the grazing control mechanism. Págs:1-69. En: Odum, H. T. y R. Pigeon (eds.). *A tropical rain forest*. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission, Tennessee.
- Puig, H.. (En prensa). Biogeografía de la Flora del Bosque Mesófilo de Montaña de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas (sometido como capítulo al libro *Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo*). Universidad de Tamaulipas.
- Puig, H. y R. Bracho. 1987. *El bosque mesófilo de montaña en Tamaulipas*. Instituto de Ecología A.C., México. 186 pp.
- Puig, H, R. Bracho y V. Sosa. 1987. El bosque mesófilo de montaña: Composición florística y estructura. Págs: 55-77. En: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El Bosque Mesófilo de Montaña de Gómez Farías Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Raupp, M.J. 1985. Effects of leaf toughness on mandibular wear of the leaf beetle *Plagiadorea versicolora*. *Ecol. Ent.* 10: 73-79.
- Reich, P.B. y R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J.of Ecol.* 72: 61-74.
- Reichle, D.E., R.A. Goldstein, R.I. Jr. Van Hook y G. J. Dodson 1973. Analysis of insect consumption in a forest canopy. *Ecology* 54: 1076-1084.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six costarican tree species. *Ecology* 54: 1361-1369.
- Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen. 1979. *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, Nueva York.
- Sánchez-Ramos, G. 1994. La Reserva de la Biosfera El Cielo: Un Patrimonio de la Humanidad. *Ducks Unlimited Mex.* 15: 32-36.
- Sánchez-Ramos, G., R. Dirzo y M.A. Balcázar-Lara. 1999. Especificidad y herbivoría de Lepidoptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Act. Zool. Mex. (n.s.)* 78: 103-118.
- Schowalter, T.D. 1981. Insect herbivory relationships to the state of the host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos* 37: 126-130.
- Schowalter, T.D. 1989. Canopy arthropod community structure and herbivory in old-growth and regenerating forests in western Oregon. *J. For. Res.* 19: 318-322.

- Schowalter, T.D., J.W. Webb y D.A. Crossley. 1981. Community structure and nutrient content of canopy arthropods in clearcut and uncut forest ecosystems. *Ecology* 62: 1010-1019.
- Schowalter, T.D., W.W. Hargrove y D.A. Crossley, Jr. 1986. Herbivory in forested ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 177-196.
- Sosa, V. J. 1987. Generalidades de la región de Gómez Farías, Tamaulipas. Págs: 15-28. En: Puig, H. y R. Bracho (eds.), *El bosque mesófilo de montaña en Tamaulipas*. Instituto de Ecología A.C., México.
- Springett, B.P. 1978. On the ecological role of insects in Australian eucalypt forests. *Aust. J. of Ecol.* 3: 129-139.
- Webster, G.L. 1995. The Panorama of Neotropical Cloud Forest. Págs: 103-126. En: Churchill, S.P., H. Balsev, E. Forerero y J.L. Luteyn. (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Whittaker, R. H. y P.P. Feeny. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171: 757-770.
- Wint, G. R. W. 1983. Leaf damage in tropical rain forests. Págs: 229-241. En: Sutton, S.L., T.C. Withmore y A.C. Chadwick (eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell, Oxford.
- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *J. Anim. Ecol.* 47: 369-381.

Apéndice 3.1. Niveles de daño foliar en especies representativas del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps.

Especie	Familia	Forma biológica	Herbivoría/época (%)		Promedio general (%)	D.E.
			Lluviosa	Seca		
<i>Eugenia acapulcensis</i>	Myrtaceae	a	7.15	1.59	4.37	2.78
<i>Eugenia capuli</i>	Myrtaceae	a	7.88	2.43	5.16	2.73
<i>Quercus germana</i>	Fagaceae	A	10.04	3.03	6.54	3.51
<i>Quercus xalapensis</i>	Fagaceae	A	7.33	1.98	4.66	2.68
<i>Quercus sartorii</i>	Fagaceae	A	12.16	4.07	8.12	4.05
<i>Perymenium ovalifolium</i>	Asteraceae	a	10.94	3.44	7.19	3.75
<i>Senecio lanicaulis</i>	Asteraceae	a	17.27	7.34	12.31	4.97
<i>Exostema mexicana</i>	Rubiaceae	A	6.28	1.48	3.88	2.40
<i>Rhandia laetevirens</i>	Rubiaceae	A	8.31	2.75	5.53	2.78
<i>Psychotria papantlensis</i>	Rubiaceae	a	17.28	7.30	12.29	4.99
<i>Meliosma alba</i>	Sabiaceae	A	8.97	2.75	5.86	3.11
<i>Meliosma oaxacana</i>	Sabiaceae	A	6.40	1.60	4.00	2.40
<i>Desmodium sp.</i>	Fabaceae	A	5.61	1.53	3.57	2.04
<i>Cercis canadensis</i>	Fabaceae	A	12.65	4.93	8.79	3.86
<i>Cestrum oblongifolium</i>	Solanaceae	A	9.38	2.96	6.17	3.21
<i>Colubrina elliptica</i>	Rhamnaceae	a	7.55	2.05	4.80	2.75
<i>Rhamnus caroliniana</i>	Rhamnaceae	A	8.69	2.85	5.77	2.92
<i>Eryobotrya japonica</i>	Rosaceae	A	5.65	1.45	3.55	2.10
<i>Clethra pringlei</i>	Clethraceae	A	7.72	2.35	5.04	2.69
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Hamamelidaceae	A	11.77	4.17	7.97	3.80
<i>Acer skutchii</i>	Aceraceae	A	11.53	4.38	7.96	3.58
<i>Pavonia spinifex</i>	Malvaceae	h	17.30	7.26	12.28	5.02
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapindaceae	A	7.40	1.92	4.66	2.74
<i>Podocarpus reichei</i>	Podocarpaceae	A	4.79	1.23	3.01	1.78
<i>Trichila havanensis</i>	Meliaceae	A	4.79	1.23	3.01	1.78
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Theaceae	A	5.99	1.53	3.76	2.23
<i>Magnolia tamaulipana</i>	Magnoliaceae	A	4.46	0.95	2.71	1.76
<i>Turpinia occidentalis</i>	Staphylleaceae	A	7.46	2.45	4.96	2.51
<i>Bernardia interrupta</i>	Euphorbiaceae	a	7.21	2.08	4.65	2.57
<i>Cnidoscopus multiflorus</i>	Euphorbiaceae	a	8.94	3.00	5.97	2.97
<i>Smilax bonanox</i>	Liliaceae	l	4.32	0.94	2.63	1.69
<i>Smilax mollis</i>	Liliaceae	l	8.14	2.94	5.54	2.60
<i>Cornus excelsa</i>	Cornaceae	A	7.54	2.23	4.89	2.66
<i>Rapanea myricoides</i>	Myrcinaceae	A	8.52	2.86	5.69	2.83
<i>Berberis hartwegii</i>	Berberidaceae	A	11.51	4.22	7.87	3.65
<i>Bocconia frutescens</i>	Papaveraceae	a	10.56	3.56	7.06	3.50
<i>Dyospyrus riojae</i>	Ebenaceae	A	7.47	2.14	4.81	2.67
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	A	5.86	1.58	3.72	2.14
<i>Bomarea hirtella</i>	Amarillydaceae	h	11.77	4.12	7.95	3.83
<i>Salvia sp.</i>	Lamiaceae	h	8.42	2.80	5.61	2.81
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	h	10.47	3.62	7.05	3.43
<i>Gibasis pellucida</i>	Commelinaceae	h	11.42	3.84	7.63	3.79
<i>Wimmeria concolor</i>	Celastraceae	A	6.22	1.84	4.03	2.19
<i>Urera caracasana</i>	Urticaceae	h	8.82	3.00	5.91	2.91
<i>Pilea pubescens</i>	Urticaceae	h	11.34	3.80	7.57	3.77
<i>Hoffmania strygillosa</i>	Rubiaceae	h	11.33	3.77	7.55	3.78
Promedio ± d.e. =			8.92 ± 3.18	2.92 ± 1.55	5.95	4.24

A= árbol, a=arbusto, l= liana y h= hierba.

Apéndice 3.2. Atributos foliares promedio (%) de las especies estudiadas, considerando las época del año en el BMM de Gómez Farías, Tamps.

Especies	Forma biológica	Dureza (g/cm ²)		Pubesc.(no./mm ²)		Agua (%)	
		Lluviosa	Seca	Lluviosa	Seca	Lluviosa	Seca
<i>Eugenia acapulcensis</i>	a	4.5	6.5	0.0	0.0	22.3	12.9
<i>Eugenia capuli</i>	a	5.6	8.1	0.0	0.0	24.4	16.4
<i>Quercus germana</i>	A	3.7	14.9	14.4	3.8	37.1	15.5
<i>Quercus xalapensis</i>	A	4.2	13.6	3.6	0.0	37.5	20.7
<i>Quercus sartorii</i>	A	5.1	13.6	14.4	3.8	38.1	18.3
<i>Perymenium ovalifolium</i>	a	4.3	6.2	18.7	12.2	43.1	29.4
<i>Senecio lanicaulis</i>	a	3.1	3.8	379.0	164.4	58.4	28.7
<i>Exostema mexicana</i>	A	5.9	8.3	0.0	0.0	29.8	17.6
<i>Rhandia laetevirens</i>	A	6.2	8.8	5.0	0.0	39.0	16.4
<i>Psychotria papantlensis</i>	a	1.4	3.6	16.1	7.9	44.8	24.0
<i>Meliosma alba</i>	A	9.3	13.6	8.6	4.6	22.4	16.2
<i>Meliosma oxacana</i>	A	6.4	15.9	4.3	0.0	34.9	19.1
<i>Desmodium sp.</i>	A	7.6	12.7	13.0	7.0	25.3	18.8
<i>Cercis canadensis</i>	A	3.3	4.1	16.1	6.0	51.9	31.9
<i>Cestrum oblongifolium</i>	A	4.1	5.3	15.4	6.0	42.7	37.7
<i>Colubrina elliptica</i>	a	5.3	7.9	22.0	13.2	26.0	18.5
<i>Rhamnus caroliniana</i>	A	5.0	10.9	20.7	8.4	44.8	19.5
<i>Erybotrya japonica</i>	A	5.2	11.4	19.1	7.0	35.3	21.9
<i>Clethra pringlei</i>	A	11.7	15.7	5.8	4.3	34.4	26.5
<i>Liquidambar styraciflua</i>	A	3.0	3.9	16.6	10.4	45.3	37.5
<i>Acer skutchii</i>	A	3.1	4.0	40.8	25.7	50.7	35.4
<i>Pavonia spinifex</i>	h	2.4	3.4	19.4	13.2	41.4	26.3
<i>Sapindus saponaria</i>	A	4.9	7.8	11.3	0.0	21.4	17.1
<i>Podocarpus reichei</i>	A	11.6	15.4	0.0	0.0	33.3	31.1
<i>Trichila havanensis</i>	A	6.1	8.8	0.0	0.0	23.5	17.3
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	A	5.2	8.3	7.0	3.6	16.5	11.4
<i>Magnolia tamaulipana</i>	A	6.3	8.6	0.0	0.0	46.8	26.1
<i>Turpinia occidentalis</i>	A	4.9	7.8	13.4	9.1	10.8	5.5
<i>Bernardia interrupta</i>	a	4.9	9.0	34.5	16.1	32.5	18.8
<i>Cnidoscopus multilobus</i>	a	2.9	3.4	265.7	137.5	41.1	25.0
<i>Smilax bonanox</i>	l	4.1	6.8	0.0	0.0	19.6	11.1
<i>Smilax mollis</i>	l	4.1	6.8	16.8	10.6	22.3	12.1
<i>Cornus excelsa</i>	A	3.5	7.8	15.1	10.8	39.4	26.7
<i>Rapanea myricoides</i>	A	3.7	2.9	14.1	8.6	36.3	31.9
<i>Berberis hartwegii</i>	A	3.4	3.9	13.4	10.1	47.0	43.5
<i>Bocconia frutescens</i>	a	2.7	3.5	64.5	27.1	55.9	34.8
<i>Dyospyrus riojae</i>	A	5.4	7.6	12.5	5.8	29.2	24.8
<i>Dendropanax arboreus</i>	A	4.0	6.9	0.0	0.0	36.6	29.1
<i>Bomarea hirtella</i>	h	2.3	3.2	26.6	12.0	40.3	30.0
<i>Salvia sp.</i>	h	1.9	3.4	13.4	11.3	41.3	16.5
<i>Phytolacca icosandra</i>	h	3.0	3.9	27.8	15.8	44.4	43.0
<i>Gibasis pellucida</i>	h	2.4	3.8	37.3	13.5	31.8	15.5
<i>Wimmeria concolor</i>	A	5.1	7.3	0.0	0.0	27.8	16.2
<i>Urera caracasana</i>	h	2.5	3.5	57.8	28.6	37.8	31.9
<i>Pilea pubescens</i>	h	2.5	3.8	34.8	15.8	38.5	14.7
<i>Hoffmania strygillosa</i>	h	2.9	3.9	21.1	12.5	61.6	37.4
Promedio ± d.e.=		4.6 ± 2.2	7.5 ± 3.9	29.1 ± 65.9	14.1 ± 30.5	36.2 ± 11.1	23.5 ± 9.0

A= árbol, a=arbusto, l= liana y h= hierba.

CAPÍTULO IV

TASAS DE HERBIVORÍA Y CARACTERÍSTICAS FOLIARES: EVALUACIÓN DE LA HIPÓTESIS DE LA DISPONIBILIDAD DE RECURSOS CON ESPECIES SELECTAS DEL BOSQUE MESÓFILO

CAPITULO IV

TASAS DE HERBIVORÍA Y CARACTERÍSTICAS FOLIARES: EVALUACIÓN DE LA HIPÓTESIS DE LA DISPONIBILIDAD DE RECURSOS CON ESPECIES SELECTAS DEL BOSQUE MESÓFILO

4.1. INTRODUCCIÓN

4.1.2. Variación de la herbivoría. La herbivoría a nivel comunitario es un fenómeno que se ha estudiado en varios ecosistemas en las dos últimas décadas (Janzen 1981, Coley 1983, Crawley 1983, Dirzo 1984, Lowman 1984, 1995, Núñez-Farfán y Dirzo 1985, Damman 1993, Dirzo y Domínguez 1995, Wold y Marquis 1997). Se considera que la variación que ocurre en la herbivoría entre las especies vegetales de una comunidad natural, se relaciona directamente en la diferenciación de su historia de vida y sus hábitats característicos dentro de esta comunidad. Es precisamente esta diferenciación de hábitats donde existen variaciones importantes en la asignación de recursos (luz, agua y nutrientes principalmente). Esta variación ha sido explicada por la "teoría de la disponibilidad de recursos", propuesta por Coley *et al.* (1985), la cual propone que las plantas despliegan tasas de crecimiento distintas dependientes del ambiente. Aquellas plantas que crecen en sitios pobres en recursos (con pocos nutrientes minerales o luz) tienen un crecimiento lento e invierten más recursos en la defensa, particularmente en aquellas defensas inmóviles, como paredes celulares gruesas, ceras y taninos (*e.g.* especies tolerantes). Las plantas que crecen en sitios ricos en recursos despliegan un crecimiento muy rápido e invierten menos recursos en defensa, y tienen defensas móviles de bajo costo metabólico, tales como alcaloides y terpenoides (*e.g.* especies pioneras). La inversión diferencial de recursos en la defensa se correlacionaría, teóricamente, con el hecho de que las especies lentas tienen una menor capacidad de recuperarse del ataque por herbívoros, mientras que las rápidas, con mayor recambio foliar por ejemplo, podrían recuperarse mejor y no requerirán mayor inversión en la defensa.

Como ejemplos que apoya esta teoría, se encuentran los trabajos realizados por Coley (1980, 1983) en Barro Colorado, Panamá, donde la autora utilizó dos grupos de plantas con distinta historia de vida (pioneras y tolerantes), las cuales se muestrearon tanto en claros de vegetación como en áreas sombreadas, analizando la herbivoría y diversas propiedades físico-químicas de las hojas. La autora encontró que las tasas

de herbivoría varían considerablemente, siendo mayor en las especies pioneras de rápido crecimiento que en las persistentes o tolerantes de crecimiento lento. En general, las especies pioneras presentaron menor dureza foliar, mayor pubescencia foliar, alta concentración de nitrógeno, alto contenido de agua, así como bajos contenidos de fibra y también baja concentración de compuestos fenólicos. La autora concluyó que la calidad del hábitat que define el crecimiento de las plantas es la mayor influencia para la diferenciación en el nivel de la herbivoría, seguido por la evolución y el tipo y cantidad de defensas anti-herbívoro (Coley *et al.* 1985).

A la luz de la teoría de la disponibilidad de recursos, y con la finalidad de ponerla a prueba en un ecosistema de bosque mesófilo de montaña (BMM), el cual incluye características de hábitats contrastantes y que despliegan tasas de crecimiento contrastantes, el presente estudio fue llevado a cabo para cuantificar los niveles de herbivoría en un conjunto de especies representativas del bosque mesófilo de Gómez Farías, Tamps. La evaluación de la hipótesis parte del supuesto de que las especies con historia de vida pioneras o demandantes de luz y las especies tolerantes a la sombra despliegan tasas de crecimiento rápido y lento, respectivamente, como resultado de sus adaptaciones para vivir en ambientes de alta y baja disponibilidad de luz (claros naturales y bosque maduro, respectivamente). En función de ello, es posible que los dos tipos de plantas presentarán diferencias en algunas de sus características físicas y químicas foliares asociadas a la defensa, y esto a su vez estará correlacionado con el nivel de herbivoría. La predicción lógica, es que las plantas pioneras de rápido crecimiento tendrán niveles de herbivoría mayor que las especies tolerantes a la sombra, de crecimiento lento.

Con la finalidad de probar y validar la teoría de disponibilidad de recursos el presente capítulo pretende responder a las siguientes interrogantes: i) ¿existen variaciones en la herbivoría entre especies de historia de vida distinta? ii) ¿es constante tal variación en las diferentes épocas del año? y iii) ¿esas variaciones se encuentran asociadas a cambios en el contenido de agua foliar y a características potencialmente defensivas como la dureza y la pubescencia foliar?

4.2. EL SITIO DE ESTUDIO

El BMM de la región de Gómez Farías, se ubica en la porción sudoeste del estado de Tamaulipas, México, dentro de un macizo montañoso en lo que corresponde a la zona núcleo No. 1 de la "Reserva de la Biosfera El Cielo" (RBC) en la Sierra Madre Oriental, entre los 22° 55' 30" y 23° 25' 50" N, y los 99° 05'50" y 99° 26' 30" W. La

altitud promedio del sitio es de 1,130 m, en la localidad conocida como Rancho del Cielo.

El BMM registra una temperatura promedio anual de 19.4°C con precipitación entre 2,000 y 2,500 mm, así como la presencia constante de nubes durante todo el año, y 21.2°C de temperatura promedio. La precipitación promedio para el periodo del presente estudio (1994-1996) fue de 2,042 mm. De acuerdo con la clasificación de Köppen (modificada por García 1981) el clima es templado húmedo (Cfa). Los suelos son básicamente litosoles y rendzinas. La topografía es cárstica, presentando hundimientos de varios metros de diámetro, lo que origina una gran variedad de microhábitats para la zona (Sánchez-Ramos 1994).

Los elementos florísticos que caracterizan al BMM han sido descritos anteriormente por Puig *et al.* (1987) (mayor detalle en el Cap. II). Este bosque se compone básicamente de cuatro substratos, que se integran por elementos de bosques mixtos de encino, representados primordialmente en el nivel arbóreo (de 12 a 25 m de altura) por *Acer skutchii*, *Cercis canadensis* var. *mexicana*, *Clethra pringlei*, *Liquidambar styraciflua*, *Magnolia tamaulipana*, *Podocarpus reichei*, *Quercus sartorii* y *Quercus germana*, entre otros. Existen otros elementos arbóreos que no son de gran dominancia, sin embargo, su importancia radica en que poseen una distribución restringida para México, tales como: *Carya ovata* var. *mexicana*, *Fagus mexicana*, *Abies vejari*, *A. religiosa*, *Juglans mollis* y *Taxus globosa*, principalmente. El segundo estrato (de 6 a 12 m de altura) lo representan *Meliosma oaxacana*, *Turpinia occidentalis*, entre otros y el tercer estrato (< 6 m) presenta especies como *Eugenia capuli* y *Temstroemia sylvatica*. El estrato herbáceo es muy denso y contiene una considerable variedad de trepadoras.

Los hábitats representativos dentro del BMM de Gómez Farías, Tamaulipas son el bosque maduro y claros de regeneración natural (producto de la caída de árboles sobremaduros) con las especies dominantes en estos (pioneras y persistentes), así como la diferenciación de las características físico-ecológicas que han sido descritas en el Cap. II.

La fauna presente en este ecosistema se considera mixta, por su origen neártico y neotropical, destacando la presencia de felinos como *Felis onca*, *Felis yagouaroundi*, *Felis concolor* y *Felis weidii*. Cánidos como *Canis latrans*, úrsidos como *Ursus americanus* (en su distribución más sureña). Además de *Mustela frenata*, *Mephitis macroura*, *Procyon lotor*, *Didelphis marsupialis*, *Nasua nasua*, *Odocoileus virginianus*, *Mazama americana*, *Tayassu tajacu* (Sosa 1987).

4.3. METODOLOGÍA

4.3.1. Los sitios seleccionados. Se eligieron al azar diez sitios de regeneración natural (claros), producto de la caída de árboles por efecto del viento, o bien, árboles sobremaduros cuya edad de apertura y especie causante del claro eran identificables (Arriaga 1987). En un claro en regeneración es posible encontrar especies colonizadoras que inmigran al claro, junto con las especies típicas del sotobosque maduro que existían en el momento de generación del claro. De esta forma, la comparación interespecífica se puede hacer bajo condiciones similares, que no covarían con las características de las especies a contrastar. Por otra parte, con el fin de evitar utilizar un solo sitio que pudiera ser anómalo, y debido a la necesidad de estudiar varios individuos de cada especie de interés, se utilizaron varios claros de regeneración natural.

Dentro de cada uno de estos sitios, se localizaron y ubicaron las especies a estudiar. La altitud de los sitios osciló entre los 1,200 y los 1,235 m, dentro y en las inmediaciones de la localidad conocida como "Rancho del Cielo".

4.3.2. Las especies seleccionadas. Estas fueron elegidas con base en su valor de importancia (VI), obtenido mediante un análisis florístico-estructural. Este se basó en el estudio de 20 sitios elegidos aleatoriamente, en los cuales se calculó el VI de las especies y se eligió un juego de seis especies representativas (tres pioneras o demandantes de luz y tres tolerantes a la sombra) del BMM (ver Cap. II). Colectivamente, estas seis especies agrupan el 40% del VI total registrado en el estudio florístico. Dado que en dicho estudio se detectaron 51 especies de plantas en total, y el valor de importancia (VI) promedio por especie es de 5.85%, es evidente que este grupo de especies elegidas es representativo de la vegetación local (Tabla 4.1).

4.3.3. Tasas de herbivoría. A diez individuos de cada especie elegidos al azar de entre los diez sitios, se les marcaron aleatoriamente 20 hojas cuyas características fueran : *i*) de reciente emergencia (jóvenes), y *ii*) sin daño por herbívoros. Para cada especie se utilizó un individuo de cada uno de los diez sitios. Este censo se llevó a cabo en tres ocasiones, utilizando hojas permanentes. Es decir, se analizaron 20 hojas x 10 individuos x 6 especies x 3 tasas; $n = 3,600$ mediciones. Cada hoja fue marcada individualmente en cada planta, utilizando anillos plásticos permanentes de colores, donde cada color otorgó una identidad numérica a cada hoja (1 - 20). Cada individuo fue marcado con etiquetas de aluminio con los siguientes datos: especie, número de sitio y número de planta. Cada lectura fue acumulada en una base de

datos. La medición del diámetro al inicio del estudio, y una medición subsecuente confirma que los dos grupos difieren marcadamente en sus tasas de crecimiento.

Tabla 4.1. Especies seleccionadas dentro del BMM, Gómez Farías, Tamaulipas para el estudio de herbivoría

Espece	Familia	Historia de vida / crecimiento	Valor de importancia (%)
<i>Quercus germana</i> (Cham. et Schlecht.)	Fagaceae	Tolerante / lento	27.0
<i>Clethra pringlei</i> (S. Wats.)	Clethraceae	Tolerante / lento	17.1
<i>Podocarpus reichei</i> (Bucholz et Gray)	Podocarpaceae	Tolerante / lento	11.2
<i>Liquidambar styraciflua</i> (L.)	Hammamelidaceae	Pionera / rápido	20.6
<i>Cercis canadensis</i> (L.)	Fabaceae	Pionera / rápido	10.7
<i>Perymenium ovalifolium</i> (A. Gray) B. T.	Asteraceae	Pionera / rápido	14.11

Se decidió considerar a las hojas perdidas como totalmente consumidas debido a que la mayoría de las hojas perdidas ocurrieron durante el periodo julio-agosto de 1996, meses en los cuales la dehiscencia foliar no ocurre y la herbivoría es más intensa.

Para cuantificar la tasa de herbivoría (*TH*) se midió el área foliar consumida de cada una de las hojas marcadas en las diferentes fechas de medición. Para ello se utilizó una gradilla plástica cuadrículada (cada cuadro fue de 5 x 5 mm, área = 0.25 cm²), considerándose el área foliar ocupada por el número de cuadros y las áreas foliares consumidas (en algunos casos fue necesario la restitución visual, utilizando una extrapolación de los márgenes foliares con hojas del mismo tamaño y especie) Esto se basó en la metodología utilizada por Coley (1983), Dirzo (1987), Ernest (1989) y Farnsworth y Ellison (1991).

Para calcular la tasa de herbivoría (*TH*) fue utilizada la siguiente fórmula:

$$TH = \frac{[AFDf \times 100 / AFDi]}{t}$$

Donde, *AFDi* corresponde al área foliar dañada al inicio, *AFDf* es el área foliar dañada al final y *t* es el número de días transcurridos entre el registro inicial y el final.

Las mediciones fueron programadas dependiendo de las épocas del año (lluviosa y seca) cuya duración fue definida con anterioridad (ver Caps. II y III). Se programaron cinco fechas de lectura (medición de la herbivoría), para así disponer de tres tasas de herbivoría, dos para la época lluviosa (la de mayor duración) y una para la seca (Tabla 4.2). Para realizar las mediciones de la época seca fueron marcadas nuevamente hojas de cada especie pertenecientes a ésta época. La emergencia de las nuevas hojas sufrió un retraso en el tiempo, probablemente por las condiciones de sequía y bajas temperaturas que prevalecieron durante 1996.

Tabla 4.2. Periodos de lecturas, días acumulados, épocas y número de tasa para evaluación de la herbivoría especies selectas del bosque mesófilo.

Lectura	Fecha	Días acumulados	Época	No. de tasa
Primera	24 mayo 1995	0	lluviosa	-
Segunda	23 julio 1995	68	lluviosa	I
Tercera	9 octubre 1995	146	lluviosa	II
Cuarta	16 febrero 1996	0	seca	-
Quinta	2 mayo 1996	75	seca	III

4.3.4. Análisis estadístico para medición de tasas. Los resultados fueron analizados por épocas, por especies y por historia de vida (pioneras y tolerantes). Todos los datos del consumo foliar (porcentajes) fueron transformados en arcoseno para que cumplieran con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad. Se aplicó la prueba de homogeneidad de varianzas de Levene, para comprobar la normalidad de los resultados, anterior a la realización de cada análisis.

Se realizó, en primer término un análisis de varianza anidado (*ANDEVA*), considerando la anidación de las hojas sobre los individuos (árboles) estudiados. Posteriormente, se efectuó un *ANDEVA* de tres vías, considerando a las especies, los sitios y la estación analizada como variables independientes, y a la tasas de herbivoría como dependiente. Una efecto se consideró con significancia estadística cuando tuvo asociada una probabilidad $P < 0.05$.

4.3.5. Tasas de crecimiento. Todos los individuos ($n = 60$) utilizados para el análisis de la herbivoría fueron medidos en su altura (m) y diámetro (cm) en el periodo comprendido de mayo de 1995 a mayo de 1997. Las plantas al inicio del estudio se encontraban entre 0.3 y 2.8 m de altura. Los diámetros se registraron entre 0.5 y 2.5 cm. Se comparó el diámetro y la altura entre plantas pioneras y tolerantes con una

prueba de *t* para cada parámetro.

4.3.6. Características físicas del follaje. Se registraron tres atributos foliares de defensa antiherbívoro (*sensu* Coley 1983): dureza, pubescencia y contenido de agua para cada especie. Se cuantificó su variación por especie y por estación. Estos análisis de los atributos son similares a los presentados en el Cap. III; sin embargo, en este capítulo se llevaron a cabo con un mayor tamaño de muestra y en las tres estaciones establecidas (inicio de lluvias, final de lluvias y secas).

De cada una de las seis especies seleccionadas, se eligieron al azar 20 hojas provenientes de los mismos individuos analizados para la herbivoría. A las hojas seleccionadas se les hizo un seguimiento de la herbivoría de cada época, con la finalidad de efectuar una correlación entre la herbivoría con la dureza foliar, la pubescencia foliar y el contenido de agua. La muestra, para cada parámetro, quedó representada como sigue: 20 hojas x 6 especies x 3 épocas; $n = 360$ hojas.

4.3.6.1. Dureza Foliar. Para estas mediciones se utilizó un penetrómetro foliar (Pocket penetrometer) que, colocado a un adaptador de dos tapas era utilizado para tensionar la hoja, evitando tocar las nervaduras centrales y laterales de las hojas (Dirzo 1987). La dureza fue medida como el peso necesario para penetrar la lámina foliar (g), similar al procedimiento descrito por Fenny (1970). Se comparó la dureza respecto a la edad de la hoja, la especie, la historia de vida de la planta, la época del año y su correlación con las tasas de herbivoría.

4.3.6.2. Pubescencia Foliar. De cada hoja se consideró una muestra de 5 mm² de lámina foliar, contabilizando la densidad de pubescencia (tricomas mm²) para cada especie. Esto se efectuó utilizando un microscopio estereoscópico, una aguja bacteriológica, un contador manual y un aislador (un cuadro de 5 mm², que solo permitía la observación de esta área, respecto al resto de la hoja).

4.3.6.3. Contenido de Agua Foliar. Las muestras foliares obtenidas fueron pesadas en peso fresco, utilizando una balanza analítica. El secado del follaje se llevó a cabo en una estufa de convección forzada a 90°C por un periodo de 30 min. Con la diferenciación de peso fresco / peso seco fue obtenido el contenido de agua de cada especie (%) considerando la especie y la época, basándose en la siguiente fórmula (Filip *et al.* 1995):

$$\text{Contenido de agua foliar (\%)} = \frac{\text{peso fresco} - \text{peso seco}}{\text{peso saturado} - \text{peso seco}} \times 100$$

4.3.7. Análisis estadísticos de las características foliares. Los resultados fueron analizados utilizando, en principio, un análisis de varianza multivariado (*ANDEVAM*) considerando los tres atributos foliares (dureza, pubescencia y agua) como variables dependientes, y a las especies y las épocas, como independientes. Adicionalmente, de ser significativo el *ANDEVAM*, los resultados de cada parámetro foliar fueron analizados con un análisis de varianza (*ANDEVA*) de dos vías para comparar el efecto de las especies y las épocas sobre cada atributo. Los datos de porcentajes (%) fueron transformados a arcoseno, con la finalidad de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Para efectuar el análisis de la pubescencia se efectuó transformación a *log natural* (Bliss 1970): $\ln(1000 \times \text{densidad de pubescencia} + 1)$. Para todos los casos de atributos físicos de las hojas, los resultados se presentan con los datos en su escala original. Siempre que el caso lo requiera, los datos se presentan como el promedio (± 1 E.E. ó ± 1 D.E.). Con la finalidad de establecer posibles correlaciones entre cada parámetro foliar y la herbivoría, se llevaron a cabo tres regresiones lineales para cada estación.

4.4. RESULTADOS

4.4.1. Las tasas de herbivoría por historia de vida y estación. La diferencia entre el daño que observaron los individuos de las diferentes especies fue altamente significativo (*ANDEVA* anidado) con $F_{5,3480} = 270.3$; $P < 0.001$. Sin embargo, no se detectó heterogeneidad estadística significativa en el daño entre hojas ($F_{114, 3480} = 0.68$; $P = 0.996$).

La variación en la magnitud de la herbivoría entre las historias de vida con la tasa de crecimiento (*ANDEVA* de dos vías) fue altamente significativa ($F_{1, 3594} = 2975.7$; $P < 0.001$), así como también la variación entre las estaciones ($F_{1, 3594} = 2079.7$; $P < 0.001$) y la interacción de la historia de vida con la estación ($F_{1, 3594} = 139.3$; $P < 0.001$).

En las seis especies estudiadas se observa un claro patrón de variación temporal en el sentido de que la herbivoría es mayor en el inicio de la época de lluvias, intermedia hacia el final de la misma época y mínima en la época de sequía (Fig. 4.1). En general, este patrón es más marcado entre las especies de rápido crecimiento que en las lentas. Finalmente, la época seca mostró una reducción considerable respecto al inicio de la época lluviosa. Para la pionera *L. styraciflua* esta reducción fue cinco veces más pequeña (0.13% diario), para otra pionera (*C. canadensis*) fue 3.4 veces menor (0.13%). Para el resto de las especies (*P.*

ovalifolium, *P. reichei* y *Q. germana*) dicha reducción se manifestó en dos veces con 0.17%, 0.09% y 0.1%, respectivamente (Fig. 4.1).

Los resultados de un ANDEVA de tres vías, considerando las especies, los sitios y las estaciones como variables independientes y las tasas de herbivoría como variable dependiente, mostraron significancia estadística entre especies con $F_{5, 3420} = 926.0$; $P < 0.001$, entre sitios con $F_{9, 3420} = 3.0$; $P = 0.0015$ y entre estaciones $F_{2, 3420} = 3070.6.0$; $P < 0.001$. Las interacciones entre las tres variables fueron significativas al considerar especie por sitio ($F_{45, 3420} = 4.3$; $P < 0.001$), especie por estación ($F_{10, 3420} = 245.6$; $P < 0.001$), sitio por estación ($F_{18, 3420} = 8.8$; $P < 0.001$) y especie por sitio por estación ($F_{90, 3420} = 4.4$; $P < 0.001$). Al aplicar la prueba de Tukey las especies asociadas en las estaciones tuvieron alta significancia ($P < 0.0001$), lo mismo sucedió con los sitios evaluados en las tres estaciones ($P < 0.0001$).

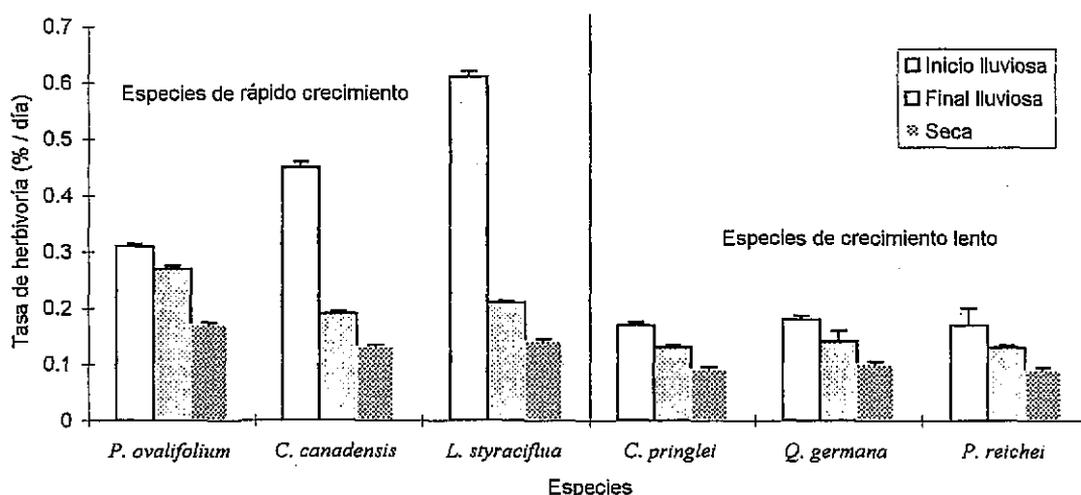


Figura 4.1. Tasas de herbivoría (% AFC día⁻¹) en tres épocas de muestreo de las seis especies estudiadas del BMM. Los valores se expresan en promedio (± 1 E.E.).

La tasa promedio general de consumo (% de área foliar consumida día⁻¹) en el BMM registrada para las seis especies estudiadas fue de $0.21 \pm 0.15\%$ día⁻¹. Sin embargo, las tasas de herbivoría evaluadas fueron muy contrastantes entre los dos grupos de plantas (Fig. 4.1). Las especies de rápido crecimiento mostraron en global un promedio de herbivoría de $0.27 \pm 0.16\%$ día⁻¹, mientras que las especies lentas fueron consumidas por los herbívoros a una tasa de casi la mitad ($0.13 \pm 0.07\%$ día⁻¹). Las especies rápidas al inicio de las lluvias (periodo de mayor consumo) fueron dañadas 2.5 veces más que las tolerantes. En los otros periodos el patrón es el mismo, aunque el contraste es menos marcado.

4.4.2. Herbivoría acumulada. Con la finalidad de evaluar la herbivoría acumulada inicial, intermedia y final de cada especie, los valores de las tasas de herbivoría (% de herbivoría/día) fueron transformados a porcentaje de área foliar consumida acumulada por cada época de estudio. El promedio global de herbivoría para las seis especies fue de 10.8%, 15.5% durante la época lluviosa y 6.1% para la época seca. Como se esperaba, la herbivoría acumulada fue mayor en las especies de rápido crecimiento que en las lentas (Fig. 4.2).

La acumulación del daño en la época lluviosa fue mayor en las especies pioneras (rápido crecimiento) en este orden: *L. styraciflua* (25%), *C. canadensis* (22%) y *P. ovalifolium* (19%). Para la época seca se observa una reducción de 1.5 veces para *L. styraciflua* (12.3%), 3.1 veces (7.05%) para *C. Canadensis*, y de 3.7 veces (el mayor registrado) para *L. styraciflua* (Fig. 4.2). Las especies tolerantes mostraron valores de dos a cuatro veces menores, respecto a las pioneras durante la época lluviosa: *C. pringlei* (7%), *Q. germana* con el mayor valor (14%) y *P. reichei* con 6%. Para la época seca las especies tolerantes redujeron dos veces el nivel de daño: *C. pringlei* con 2.25%, *Q. germana* con 5.5% y *P. reichei* con 2.75% (Fig. 4.2).

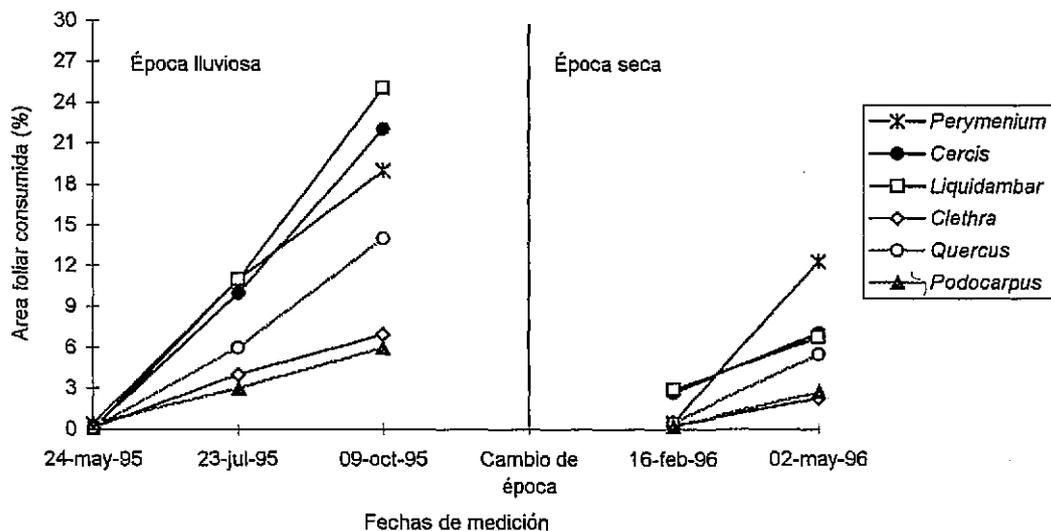


Figura 4.2. Herbivoría acumulada de seis especies con distinta historia de vida dentro del BMM, Gómez Farías, Tamps.

4.4.3. Tasas de crecimiento. Las tasas de crecimiento de las seis especies fueron consideradas para diez individuos de cada una. El incremento en altura para las especies de crecimiento rápido (pioneras) fue 4.9 veces mayor que las especies de crecimiento lento o tolerantes (Tabla 4.3). Las especies pioneras tuvieron un

promedio anual de crecimiento en altura de 1.19 m, el cual fue significativamente más alto que el registrado para las especies tolerantes (0.24 m; $t_{1,58} = 8.56$; $P < 0.001$).

El incremento del diámetro fue mayor para las especies pioneras (1.5 veces más), respecto a las especies tolerantes (Tabla 4.3). En promedio las especies pioneras tuvieron una tasa de incremento de 0.47 cm/año, este incremento fue estadísticamente significativo con respecto a las especies tolerantes (0.32 cm/año; $t_{1,58} = 24.08$; $P < 0.001$).

Tabla 4.3. Tasa de crecimiento promedio para especies pioneras (rápido crecimiento) y tolerantes (crecimiento lento) en el periodo mayo de 1995 a mayo de 1997. Los valores son promedios (± 1 D.E.).

Parámetro	Rápido crecimiento	Crecimiento lento
Altura inicial (m)	1.29 \pm 0.6	1.39 \pm 0.4
Altura final (m)	3.67 \pm 1.7	1.87 \pm 0.6
Diámetro inicial (cm)	1.42 \pm 0.5	1.3 \pm 0.4
Diámetro final (cm)	2.36 \pm 0.6	1.95 \pm 0.7

4.4.4. Características Físicas del Follaje. Los resultados del análisis de los tres parámetros foliares (ANDEVAM) considerando a las especies y las épocas como variables independientes, y a los parámetros foliares como variables dependientes acusaron un efecto significativo para las especies ($R_{15, 938} = 385.5$; $P < 0.001$), para las épocas ($R_{6, 680} = 59.1$; $P < 0.001$) y para la interacción especie por época ($R_{30, 998} = 26.7$; $P < 0.001$). La dureza foliar se mostró 1.1 veces mayor en la época seca respecto al final de las lluvias, y 3.4 veces mayor respecto al inicio de las lluvias. La pubescencia foliar fue 2.1 más densa al inicio de las lluvias respecto al final de las mismas, y 2.0 veces mayor respecto a la época seca. El contenido de agua foliar fue 1.5 y 2 veces mayor al inicio de las lluvias, que al finalizar la época lluviosa y la seca, respectivamente (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Atributos foliares de las seis especies estudiadas por estación del año. Los valores son promedios (± 1 D.E.).

Atributo foliar	Inicio de lluvias	Final de lluvias	Secas
Dureza (g)	4.7 (\pm 1.3)	14.8 (\pm 2.9)	16.3 (\pm 1.8)
Pubescencia (mm ⁻²)	18.6 (\pm 2.9)	8.7 (\pm 2.5)	8.9 (\pm 3.9)
Contenido de agua (%)	41.6 (\pm 10)	27.8 (\pm 7.8)	20.6 (\pm 7.2)

4.4.4.1. Dureza Foliar. La dureza promedio de las hojas fue de 12.0g (± 5.5 D.E.), pero los valores mostraron diferencias entre las épocas de medición. Estos valores se perciben aún más al separar las especies por historias de vida, edad de la hoja y épocas. Las especies con mayor dureza de follaje fueron, de mayor a menor, en este orden: *P. reichei*, *Q. germana*, *C. pringlei*, para todas las épocas de análisis. Las especies pioneras mostraron mayor variación en esta tendencia, siendo para el inicio de la época lluviosa *C. canadensis* la de mayor dureza, *P. ovalifolium* al finalizar la época lluviosa y *L. styraciflua* durante la época seca (Fig. 4.3).

Al finalizar la estación lluviosa, las hojas de las especies pioneras presentaron 3.3 veces mayor dureza foliar que al inicio de la misma. Durante la época seca se registró un incremento de 1.3 veces más con respecto a la etapa final de las lluvias (13.05 y 14.99 g, respectivamente). Las hojas jóvenes presentaron un ámbito en la dureza de 2.9 g, en tanto que las hojas maduras mostraron ámbito de 2.8 g.

Algunas especies incrementaron notablemente su dureza del inicio al final de las lluvias, es decir, de jóvenes a maduras (e.g. *L. styraciflua* con 4 veces más; *P. ovalifolium*, con 3.7 veces más), en cambio *C. canadensis* solo presentó una dureza 2.0 veces mayor. En la época seca, estas especies mostraron valores de dureza muy similares, *P. ovalifolium* (15.6 ± 1.1 g), *C. canadensis* (13.6 ± 0.94 g), y *L. styraciflua* (15.7 ± 0.98 g).

Al analizar el efecto de la historia de vida y las épocas contra la dureza foliar, los resultados acusaron significancia estadística para las historias de vida ($F_{2,354} = 221.9$; $P < 0.001$), para las estaciones ($F_{1,354} = 1690.1$; $P < 0.001$) y para la interacción historia de vida con estación ($F_{2,354} = 11.9$; $P < 0.001$).

Las especies tolerantes incrementaron la dureza en 3.0 veces al finalizar la época lluviosa (5.6 y 16.7 g, respectivamente). Mientras que en la época seca las hojas endurecieron aún 1.0 vez más, con respecto al final de la época lluviosa. Las hojas jóvenes de estas especies presentaron un ámbito de dureza de 5.5 g, mientras que las hojas maduras mostraron ámbito de 9.4 g. Esto es, 2.0 veces más en hojas jóvenes y 3.4 veces más en hojas maduras que las pioneras.

El incremento en términos de la dureza foliar del inicio al final de la época lluviosa, para las especies tolerantes fue muy similar: *C. pringlei* 3.3 veces más, *Q. germana* incrementó 3.0 veces y *P. reichei* se incrementó 2.7 veces. Durante la época seca estas especies alcanzaron la mayor dureza foliar: *C. pringlei* (16.9 ± 0.95 g), *Q. germana* (17.4 ± 0.81 g), y el mayor valor registrado lo obtuvo *P. reichei* con 18.7 ± 2.8 g (Fig. 4.3).

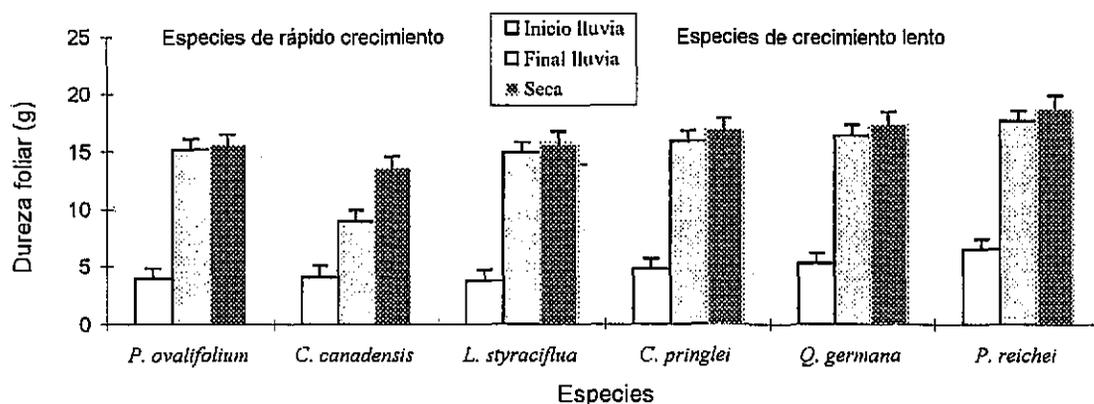


Figura 4.3. Dureza foliar (g) por especie y época del año en el BMM de Gómez Farías, Tamps. Los resultados se expresan en promedio (± 1 D.E.).

Al evaluar el efecto de la dureza foliar entre las especies estudiadas contra las especies y las estaciones (ANDEVA de dos vías) se detectó diferencia significativa entre las especies ($F_{5, 342} = 2008.8$; $P < 0.001$), entre las épocas ($F_{2, 342} = 114.2$; $P < 0.001$) y entre la interacción de especies con estaciones ($F_{10, 342} = 41.0$; $P < 0.001$). Al aplicar la prueba de Tukey se advirtió significancia estadística ($P < 0.0001$) para todas las interacciones excepto para las siguientes comparaciones no significativas (n.s.) entre las siguientes especies y estaciones: *P. ovalifolium* al inicio vs. al final de lluvias ($P = .99$); *P. ovalifolium* en secas con *L. styraciflua* al inicio de lluvias ($P = .99$) y final de lluvias ($P = .85$); *L. styraciflua* en secas vs. inicio de lluvias ($P = .98$); *C. canadensis* en secas vs. inicio de lluvias ($P = 1.0$); *C. pringlei* en inicio de lluvias vs. *C. canadensis* en secas ($P = 0.98$) e inicio de lluvias ($P = 0.68$) y *Q. germana* en secas vs. *P. reichei* al inicio de lluvias ($P = 0.54$), final de lluvias ($P = 0.99$) y secas ($P = 0.11$).

Al aplicar un análisis de regresión, considerando la dureza foliar como variable independiente y la herbivoría como dependiente, el ANDEVA de la regresión mostró significancia estadística ($F_{1,358} = 561.02$; $P < 0.001$) y la regresión presentó una tendencia negativa del 61% de la varianza ($r = -0.781$) (Fig. 4.4).

4.4.4.2. Pubescencia Foliar. El promedio de pubescencia para las seis especies fue de 12.1 tricomas mm^{-2} (± 5.6 D.E.). Sin embargo, este promedio mostró diferencia entre las épocas de medición y entre las especies estudiadas. En términos generales, fue durante el inicio de la época lluviosa cuando las especies presentaron mayor pubescencia (18.6 ± 52.9 mm^{-2}). Al finalizar la época lluviosa, el valor

disminuye en más de 2.0 veces ($8.8 \pm 2.5 \text{ mm}^{-2}$) y en ca.1.2 veces más cuando ocurre el cambio a la época seca ($8.9 \pm 3.9 \text{ mm}^{-2}$) (Tabla 4.4).

$$\text{Área Foliar Consumida (y)} = 20.508 - .9715 * \text{Dureza Foliar (x)}$$

$$\text{Correlación: } r = -.7813$$

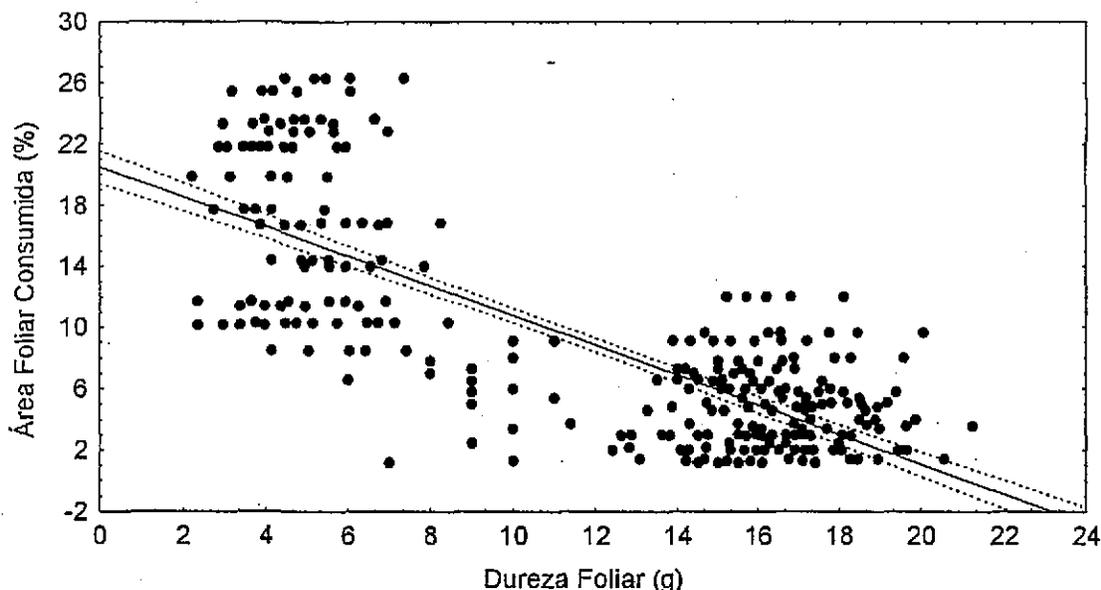


Figura 4.4. Relación entre la dureza foliar y la herbivoría de las seis especies en el BMM, Gómez Farías, Tamps.

Las especies pioneras durante la etapa inicial de lluvias tuvieron dos veces más pubescencia que cuando éstas maduraron (19.5 y 10.3 mm^{-2} , respectivamente), y 1.6 veces menos para la estación seca (6.4) (Fig. 4.5). Las especies más pubescentes al inicio de las lluvias fueron *P. ovalifolium* ($19.94 \pm 2.6 \text{ mm}^{-2}$), *L. styraciflua* ($19.88 \pm 2.5 \text{ mm}^{-2}$), y *C. canadensis* ($18.94 \pm 2.2 \text{ mm}^{-2}$). Al finalizar las lluvias, especies como *C. canadensis* perdieron 1.9 veces su número de tricomas ($9.7 \pm 1.5 \text{ mm}^{-2}$). En tanto que las especies *P. ovalifolium* y *L. styraciflua* perdieron 1.8 veces la pubescencia que tuvieron al inicio de las lluvias (10.75 ± 1.7 y $10.7 \pm 1.9 \text{ mm}^{-2}$, respectivamente). Durante la estación seca, las especies pioneras mostraron similar número de pubescencia que al final de las lluvias: *P. ovalifolium* ($11.4 \pm 3.5 \text{ mm}^{-2}$), *C. canadensis* ($9.5 \pm 3.9 \text{ mm}^{-2}$), y *L. styraciflua* ($10.2 \pm 3.7 \text{ mm}^{-2}$).

Dentro de las especies tolerantes *P. reichei* no presentó pubescencia en ninguna estación. La reducción en la densidad de tricomas resultó mayor para *C. pringlei* (2.8 veces) y 2.6 veces para *Q. germana*. Durante la estación seca, las especies *C. pringlei* y *Q. germana* mostraron mayor pubescencia que al finalizar la lluviosa (6.3 ± 3.4 y $7.3 \pm 3.8 \text{ mm}^{-2}$, respectivamente) (Fig. 4.5).

La densidad de tricomas fue estadísticamente diferentes entre las estaciones ($F_{2, 354} = 5.65$; $P = 0.003$), entre las historia de vida ($F_{1, 354} = 253.8$; $P < 0.001$) y en la interacción entre historia de vida y estación ($F_{2,354} = 4.14$; $P = 0.016$).

Las especies fueron muy contrastantes en pubescencia y significativamente diferentes ($F_{5, 342} = 447.99$; $P < 0.001$), así como las estaciones ($F_{2, 342} = 25.18$; $P < 0.001$) y también la interacción entre especies y estaciones con $F_{10,342} = 16.5$; $P < 0.001$ (Fig. 4.5). Al realizar las comparaciones entre grupos (Tukey) la mayoría de las interacciones mostraron alta significancia estadística ($P < 0.0001$), excepto para las siguientes especies y estaciones: *P. ovalifolium* al inicio vs. al final de lluvias ($P = 0.99$) y en secas ($P = 1.0$); *L. styraciflua* en secas vs. *P. ovalifolium* al inicio de lluvias ($P = 0.97$), al final de lluvias ($P = 1.0$) y secas ($P = .98$); *L. styraciflua* en secas vs. *C. canadensis* al inicio de lluvias ($P = 0.99$) y al finalizar las lluvias ($P = 1.0$); *C. canadensis* al inicio de lluvias vs. *Q. germana* al inicio de lluvias ($P = 0.74$), al finalizar las mismas ($P = 0.68$) y en secas ($P = 1.0$), tampoco entre la etapa final de lluvias de *C. canadensis* y las tres estaciones de *Q. germana*, finalmente para *P. reichei* no resultó significativa la comparación en las tres estaciones, ya que esta especie no presenta tricomas.

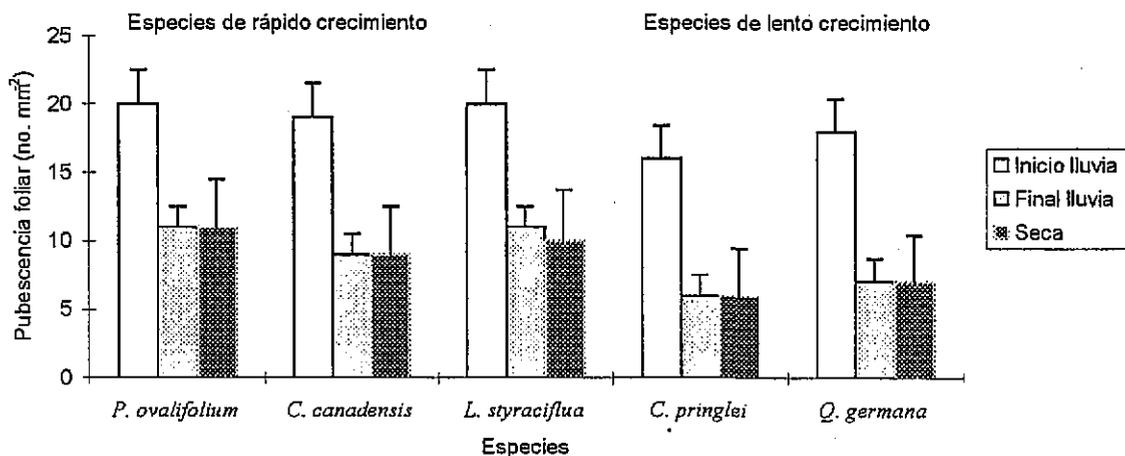


Figura 4.5. Pubescencia foliar (tricomas mm^{-2}) por especie y época del año en el BMM, Gómez Farías, Tamps. Los resultados se expresan en promedio (± 1 D.E.).

Al analizar la correlación entre este parámetro y el daño foliar mediante una regresión se observó significancia en el ANDEVA ($F_{1, 358} = 256.0$; $P < 0.001$). La regresión mostró una tendencia positiva con $r^2 = 0.41$ (Fig. 4.6).

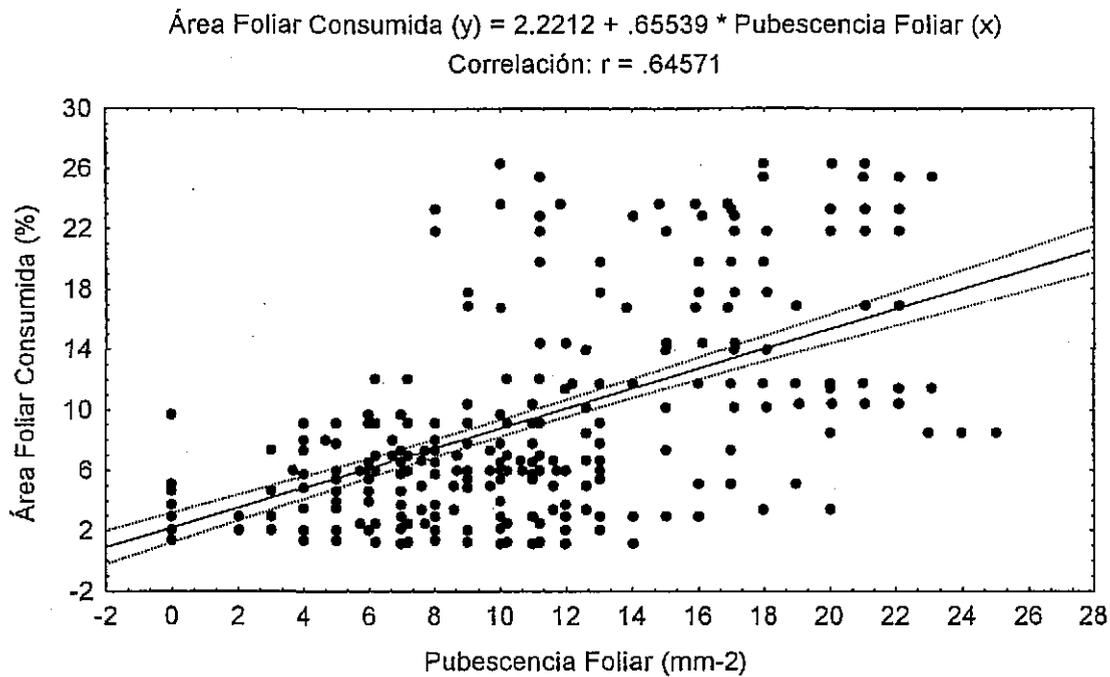


Figura 4.6. Relación entre la pubescencia foliar y la herbivoría especies representativas del BMM, Gómez Farías, Tamps.

4.4.4.3. Contenido de Agua Foliar. Al inicio de la época lluviosa (mayo - julio de 1995), el contenido promedio de agua foliar para todas las especies fue de 41.7% (± 10.1 D.E.). Al finalizar las lluvias, éste se redujo en 1.5 veces ($27.8 \pm 7.8\%$). Las especies pioneras mostraron 1.5 veces más contenido de agua foliar que las tolerantes durante la etapa temprana y final de lluvias, y 1.7 veces más durante la seca (Tabla 4.4).

Las especies pioneras al inicio de las lluvias presentaron mayor contenido de agua: *P. ovalifolium* ($47.4 \pm 4.7\%$), *C. canadensis* ($52.8 \pm 3.9\%$), y *L.styraciflua* ($51.1 \pm 4.4\%$). Hacia el final de las lluvias redujeron su contenido de agua en 1.5, 1.7, y 1.3 veces, respectivamente. Durante la época seca el contenido de agua se redujo entre 1.2 y 1.3 veces más: *P. ovalifolium* ($23.9 \pm 2.4\%$), *C. canadensis* ($22.8 \pm 2.3\%$), y *L.styraciflua* ($32.2 \pm 2.4\%$).

Las especies tolerantes en la época lluviosa presentaron los siguientes valores: *C. pringlei* ($31.9 \pm 5.7\%$), *Q. germana* ($35.1 \pm 4.1\%$), y *P. reichei* ($31.6 \pm 4.2\%$). Al finalizar las lluvias también se observó una reducción en el contenido de agua que fue 1.3, 2.3 y 1.16 veces, respectivamente. La reducción más drástica ocurrió durante la época seca: *C. pringlei* ($17.8 \pm 3.6\%$), *Q. germana* ($10.9 \pm 1.1\%$), y *P. reichei* ($15.9 \pm 3.2\%$).

El contenido de agua varió significativamente entre las estaciones ($F_{2, 354} = 12.31$; $P < 0.001$), también entre las historia de vida ($F_{1, 354} = 477.72$; $P < 0.001$) y en la interacción de ambas variables ($F_{2, 354} = 11.63$; $P < 0.001$).

Las especies con mayor contenido de agua durante la etapa temprana de lluvias, fueron en orden decreciente: *C. canadensis*, *L. styraciflua*, *P. ovalifolium*, *Q. germana*, *C. pringlei* y *P. reichei*. Esto ubica a las especies de rápido crecimiento como las de mayor contenido de agua. La tendencia para la etapa tardía de las lluvias y la época seca presentó algunas variaciones, en las cuales *L. styraciflua* fue la especie con mayor contenido de agua, y *Q. germana* la de menor contenido (Fig. 4.7).

Las especies fueron estadísticamente diferentes en el contenido de agua (%) con $F_{5, 342} = 749.6$; $P < 0.001$, también las estaciones mostraron diferencia significativa ($F_{2, 342} = 62.4$; $P < 0.001$), así como la interacción especie-estación ($F_{10, 342} = 24.7$; $P < 0.001$) (Fig. 4.7).

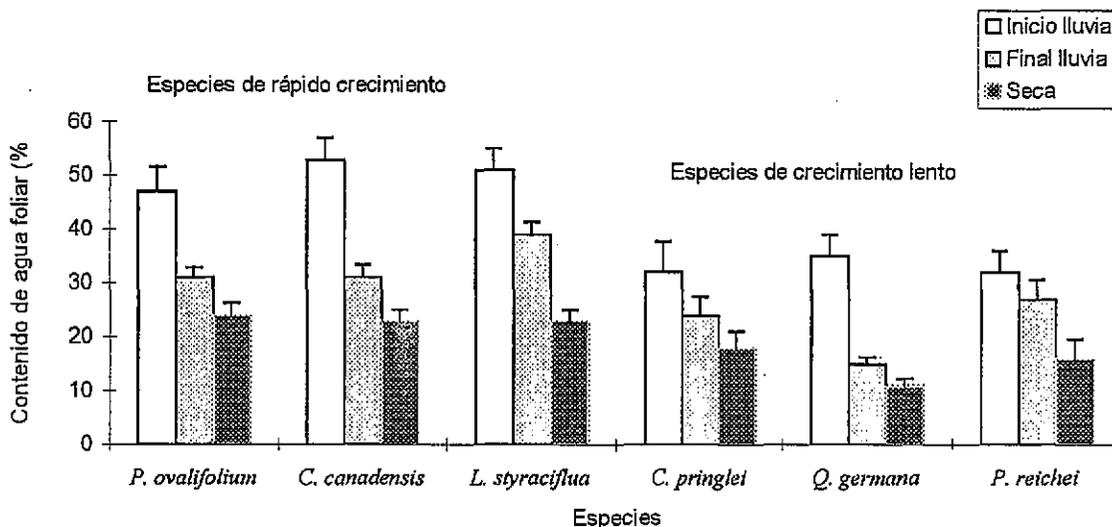


Figura 4.7. Contenido de agua foliar (%) por especie y época del año en el BMM, Gómez Farías, Tamps. Los datos son promedio (± 1 D.E.).

Al realizar un análisis de regresión lineal entre el contenido de agua foliar (como variable independiente) y la herbivoría (como variable dependiente), el ANDEVA de la regresión mostró significancia estadística ($F_{1, 358} = 189.06$; $P < 0.001$). La regresión acusó una tendencia positiva ($r = 0.58$) quedando explicado por el 34% de la varianza el daño foliar (Fig. 4.8).

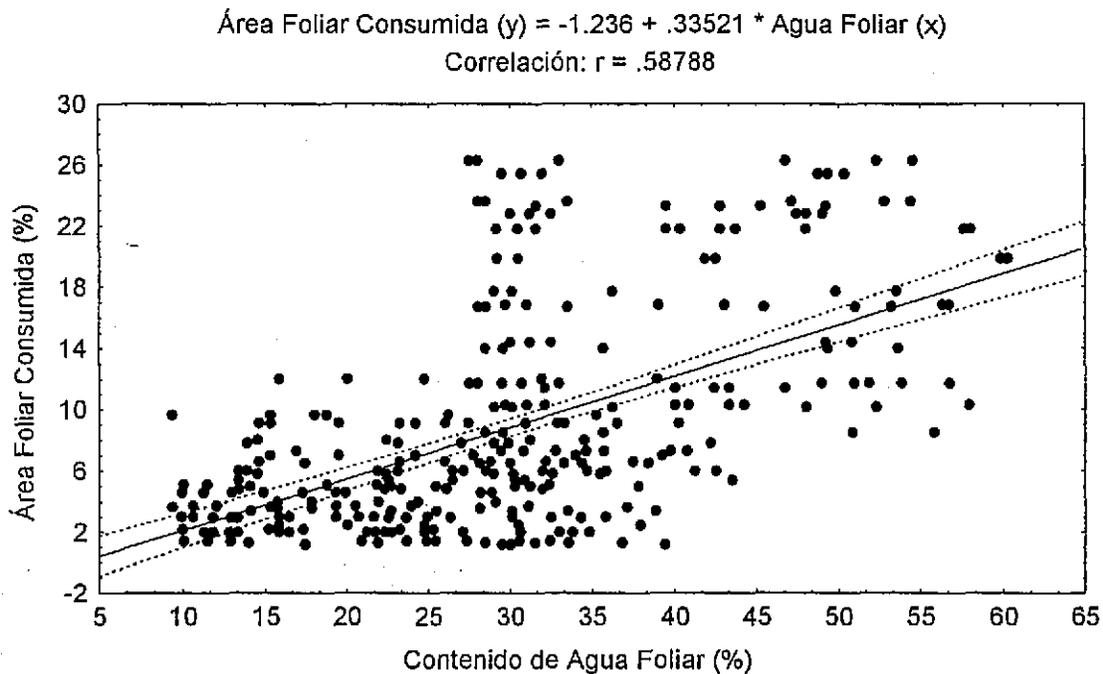


Figura 4.8. Relación entre el contenido de agua foliar y la herbivoría de las especies estudiadas en el BMM, Gómez Farías, Tamps.

4.4.5. Correlación de la herbivoría con las características foliares. Las especies pioneras presentaron menor dureza foliar (g), mayor pubescencia y mayor contenido de agua que las tolerantes al integrarlas en dos épocas: lluviosa y seca. Esta diferencia fue 1.5 veces menos en época lluviosa y de 1.2 veces menos en época seca (Fig. 4.9).

La dureza foliar es una importante característica disuasiva de los herbívoros, que explicó el 70 y 90% de la varianza en los niveles de herbivoría de las especies tolerantes para las épocas lluviosa y seca, respectivamente (Tabla 4.5). Este hecho no se presentó en las especies pioneras ($r^2 = 34$ y 0.08%; para lluviosa y seca, respectivamente). La densidad de pubescencia, por su parte, resultó ser un atributo foliar poco efectivo como mecanismo de defensa, teniendo una correlación positiva con la herbivoría en el caso de las especies pioneras. Estas especies no mostraron significancia estadística en el ANOVA de la regresión durante la época seca ($F_{1, 58} = 1.34$; $P = 0.25$). El contenido de agua foliar en las especies de rápido crecimiento acusaron una tendencia positiva y significativa durante la época lluviosa con $F_{1, 58} = 567.2$; $P < 0.001$ ($r = 0.95$) y durante la seca también ($r = 0.89$). El contenido de agua se redujo en 1.1 veces en la época seca para las pioneras y, 2.2 veces para las tolerantes. Aún con esta reducción, se observó una correlación significativa para las especies pioneras (el 79% de la varianza quedó explicado por el contenido de

agua) en tanto que para las tolerantes esta correlación fue marginal (14%) (Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Valores promedio (\bar{m}) de los atributos foliares analizados (dureza, pubescencia y agua), índice de determinación (r^2) y valor de la probabilidad (P) del ANDEVA de la regresión considerando la herbivoría (% de área foliar consumida) de las especies del BMM de Gómez Farías, Tamps.

Atributo foliar /Historia de vida	Lluvias			Secas		
	media	r^2	P	media	r^2	P
Dureza (g)						
Pioneras	4.0	0.35	0.001	14.9	0.08	0.02
Tolerantes	6.0	0.67	0.001	18.0	0.92	0.001
Pubescencia (mm⁻²)						
Pioneras	20.0	0.53	0.001	11.0	0.02	0.25
Tolerantes	17.0	0.01	0.51	7.0	0.47	0.001
Agua (%)						
Pioneras	50.0	0.90	0.001	26.0	0.80	0.001
Tolerantes	32.0	0.69	0.001	15.0	0.13	0.003

Al analizar todos los atributos foliares contra la herbivoría, en una regresión múltiple, el análisis resultó significativo ($F_{3, 356} = 187.6$; $P < 0.001$). El modelo de la regresión quedó determinado por: $(y) = \beta(\text{agua}) - 0.2 + \beta(\text{pubescencia}) 0.08 + \beta(\text{dureza}) - 0.73 (x)$. El 61% de la varianza ($r = 0.78$), que ocurrió en la herbivoría quedó explicada por la conjunción de los tres atributos foliares estudiados. Individualmente, dentro de este análisis los coeficientes de correlación en los tres parámetros foliares quedaron expresados como sigue: agua ($r^2 = 0.0004$), dureza ($r^2 = 0.53$) y pubescencia ($r^2 = 0.0064$).

Al ser analizada cada historia de vida por separado, se obtuvo significancia para las especies de rápido crecimiento ($F_{3, 176} = 7.57$; $P < 0.001$) con $r = 0.34$, aludiendo con ello, que el conjunto de atributos analizados, explican en más del 30% la varianza en la herbivoría (agua $r = -0.05$, pubescencia $r = 0.351$, dureza $r = 0.19$).

Para las especies tolerantes o de crecimiento lento también resultó significativa ($F_{3, 176} = 7.57$; $P < 0.001$), con $r = 0.66$ (43% de la varianza), y quedó expresado como sigue (agua $r = 0.11$, pubescencia $r = -0.09$, dureza $r = -0.73$).

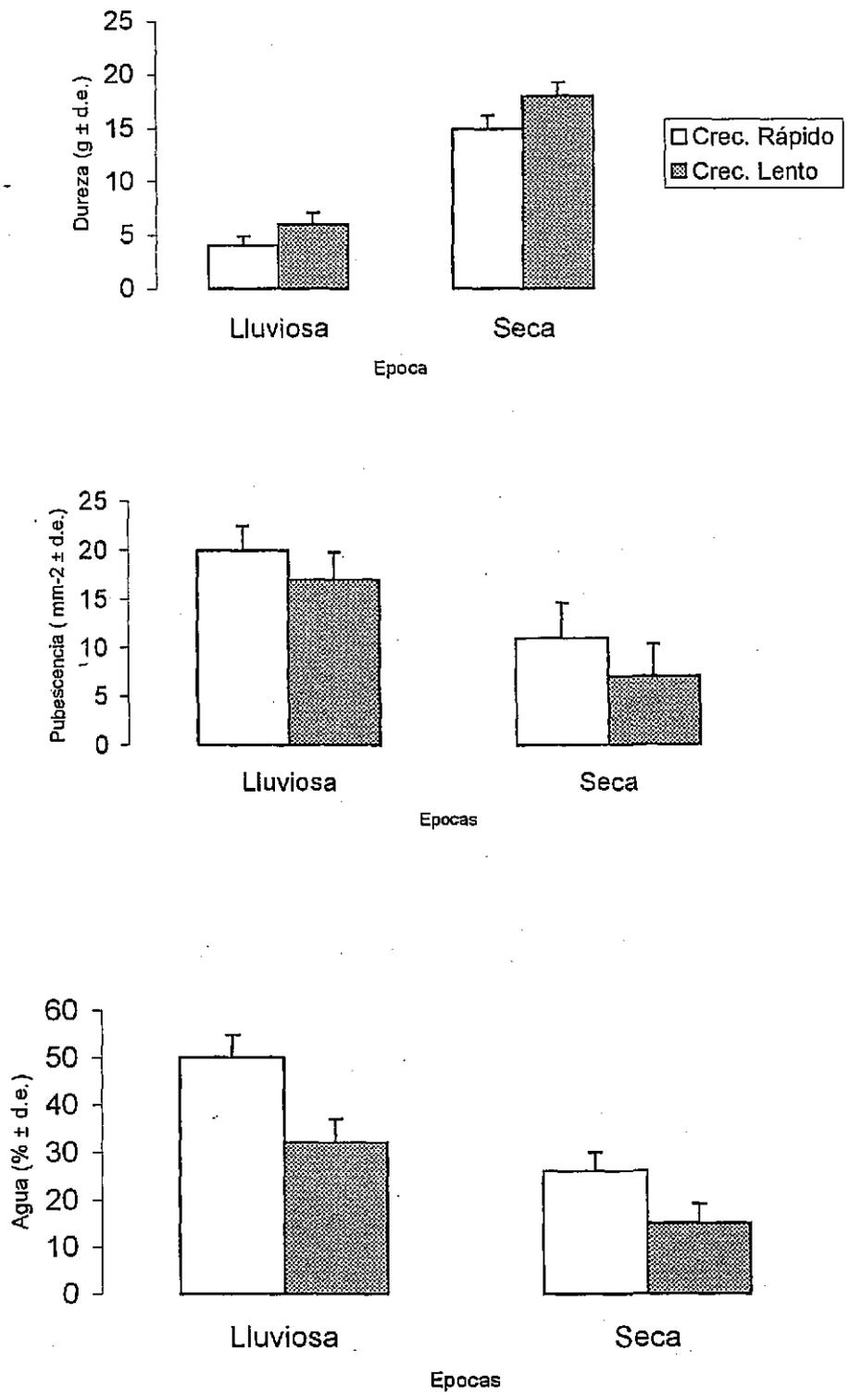


Figura 4.9. Atributos foliares en las especies de rápido crecimiento (pioneras) y lento crecimiento (tolerantes) en dos estaciones en el BMM, Tamps., México.

4.5. DISCUSIÓN

4.5.1. Herbivoría. Los resultados de la herbivoría aluden marcadas diferencias entre las especies estudiadas. Esto sugiere que la herbivoría es un fenómeno que se relaciona directamente con la historia de vida de las plantas. La diferencia en las tasas de herbivoría fue mayor al inicio de la época lluviosa para las especies de rápido crecimiento (pioneras) en 2.6 veces más que las de crecimiento lento (tolerantes) y 1.7 veces al final de la misma. La diferencia para la época seca fue de 1.5 veces más, favorable a las especies de rápido crecimiento. Esta tendencia muestra similitud con lo que Coley (1983) encontrara para 42 especies arbóreas tropicales de Barro Colorado, Panamá. La autora encontró, para la época lluviosa, 5.6 veces más herbivoría en las especies de rápido crecimiento, y 4.3 veces más daño en la época seca para esas mismas especies. La marcada variación en la herbivoría durante las épocas, es debido al incremento en la abundancia de insectos y su actividad en la remoción de follaje. Esto, sin duda, origina los altos niveles de herbivoría durante el inicio de la época lluviosa (Wolda 1978, Coley 1990).

Las especies de rápido crecimiento mostraron una tasa promedio de consumo foliar de 0.27 (%/día), valor muy próximo al reportado por Coley (1983) para 22 especies pioneras tropicales panameñas (0.24%/día). Contrastantemente, las especies tolerantes presentaron una tasa de 0.13 (%/día). Este valor es 3.2 veces mayor que el reportado por Coley (1983) dentro de su estudio para 24 especies tolerantes tropicales (0.04%/día). El rango diario de consumo foliar (0.001-0.9%/ día) se establece en el promedio reportado para especies tropicales de Barro Colorado Panamá (0.0003-0.9%/día) (Coley 1983), y de Chamela, México (0.005-1.6% por día) (Filip *et al.* 1995).

Los resultados de las tasas transformados en porciento de área foliar consumida (% AFC) de la medición largo plazo aportan un promedio global de 10.8%. Este valor sitúa a las especies estudiadas entre el promedio reportado para algunos bosques tropicales de Nueva Guinea, Puerto Rico, Panamá y Costa Rica, en el promedio también de algunos bosques templados de Europa y Norteamérica. Por arriba de algunos bosques templados caducifolios de Norteamérica y por abajo de algunos bosques tropicales, subtropicales y templados de montaña en Australia (Tabla 4.6).

El análisis de la herbivoría instantánea a nivel de comunidad del bosque mesófilo aportó el 6.0% de herbivoría para 46 especies representativas (27 árboles, nueve arbustos, dos lianas y ocho hierbas). Este valor subestima 1.8 veces que el

obtenido en el presente estudio mediante mediciones de herbivoría de largo plazo (ver Cap. III).

Tabla 4.6. Valores estimados de herbivoría (% de Área Foliar Consumida; AFC) en distintos bosques tropicales, subtropicales, templados y de montaña del mundo.

Lugar	% de AFC	Referencia
Bosques tropicales		
Puerto Rico	7.8	Odum y Ruíz-Reyes (1970)
Costa Rica	7.5	Stanton (1975)
Puerto Rico	16.1	Benedict (1976)
Panamá	8.6	Leigh y Smythe (1978)
N. Guinea	6.8	Johnstone (1981)
N. Guinea	9.0-12.0	Wint (1983)
Veracruz, México	8.9	Dirzo (1984)
África	8.0-12.0	Lowman (1993)
Gómez Farías, México	7.2-8.4	Sánchez-Ramos y Dirzo (datos no publicados)
Costa Rica	30.0	Stanton (1975)
Panamá	15.0	Leigh y Windsor (1982)
Costa Rica	13.0	Wint (1983)
Panamá	21.0	Coley (1983)
Bosques templados		
Norteamérica	7.0-10.0	Bray (1961)
Europa	7.0-10.0	Nielson (1978)
Norteamérica	1.0-5.0	Schowalter <i>et al.</i> (1981)
Norteamérica	> 1.0	Schowalter (1989)
Bosques templados de montaña		
Australia	22.0	Lowman (1984)
Australia	26.0	Lowman (1984)

4.5.2. Tasa de crecimiento. La tasa de crecimiento diferencial entre especies con diferente historia de vida quedó demostrado en el presente estudio. Las especies pioneras presentaron mayor crecimiento (altura) que las especies tolerantes (4.9 veces más). El incremento anual en altura fue de 1.18 m/año para las especies de

rápido crecimiento. Esto se aproxima al valor obtenido para 20 especies pioneras tropicales (Coley 1983), el cual fue de 0.96 m/año. Para las especies con crecimiento lento el crecimiento (tolerantes) fue de 0.24 m/año. Resultado también próximo al reportado por Coley (1983) para 21 especies tolerantes, la autora reporta 0.37 m/año.

El diámetro del tallo también ofreció diferencia significativa (2.9 veces más), siendo las de crecimiento rápido las que presentaron los mayores valores ($P < 0.001$). En un estudio similar Coley (1983), midió el crecimiento de 300 árboles (20 especies pioneras y 21 especies tolerantes), encontrando que las pioneras crecieron en promedio 2.5 veces más rápido que las tolerantes. El crecimiento máximo expresado por individuos de cada grupo de plantas fue casi tres veces más alto para las especies pioneras. Además, la producción de hojas fue mayor (2.0 veces más) para las pioneras y sus hojas más elongadas, dando por resultado que la producción total de follaje fue mayor en estas especies (Coley 1983).

4.5.3. Atributos foliares. Los atributos físicos foliares no son, sin embargo, disuasivos de alta efectividad para lograr que las especies estudiadas escapen del ataque de los herbívoros. Bajo la luz de la "Teoría de la Disponibilidad de Recursos" (Coley *et al.* 1985), el presente estudio agrupa a especies con dos historias de vida contrastante, que ejemplifican y sustentan lo propuesto por estos autores.

4.5.4. Dureza. Al inicio de la época lluviosa las especies tuvieron una dureza de foliar promedio de 4.8g. Este valor es 1.7 veces menor al promedio reportado para 16 especies tropicales caducifolias en Chamela, México (Filip *et al.* 1995). Sin embargo, la dureza foliar se incrementó 3.1 veces al finalizar la época lluviosa (14.8 g), que es 1.15 veces mayor que el reportado por estos autores al finalizar las lluvias en Chamela, México (ellos mencionan un promedio de 12.8 g).

Los valores de dureza obtenidos para las especies de rápido crecimiento en el presente estudio se encuentran muy por arriba de los reportados para 22 especies pioneras tropicales en Barro Colorado, Panamá (Coley 1983, 1987). La autora señala una dureza promedio de 3.9 g, y una máxima de 7.09 g para *Cupania fulvida* (Sapindaceae). Para las especies tolerantes dentro del presente estudio, los valores obtenidos son conspicuos respecto a los reportados por Coley (1983, 1987), donde la autora señala valores promedio de 6.2 g para 24 especies tolerantes, con un valor máximo de 12.02 g para *Swartzia simplex*.

Al comparar los resultados del presente estudio, con los obtenidos para diez especies tropicales de Veracruz, México por Dirzo *et al.* (1982), es posible categorizar a las especies estudiadas dentro del BMM como muy suaves (4.7 g promedio) al

inicio de la época lluviosa, y muy duras (14.8 y 16.3 g) al final de las lluvias y durante la época seca, respectivamente. La dureza foliar fue el mejor disuasivo antiherbívoro, sólo para las especies de crecimiento lento. En este estudio se encontró una correlación negativa, lo cual es consistente con los datos obtenidos para 46 especies por Coley (1983) en Barro Colorado, Panamá ($r = -0.51$; $P < 0.05$). También es consistente con los datos obtenidos por Tanton (1962), Feeny (1970), Grubb (1977), Milton (1979), Oates *et al.* (1980), Mansfield (1982), Coley (1983, 1987) y Raupp (1985), quienes han señalado que la dureza actúa como un atributo defensivo contra una amplia gama de herbívoros invertebrados y vertebrados, así como de patógenos. La regresión múltiple aplicada por historia de vida, sólo fue significativa para las especies de crecimiento lento y esto soporta mayormente esta aseveración ($r^2 = 70$).

4.5.5. Pubescencia foliar. La pubescencia promedio registrada para las seis especies estudiadas fue 2.0 veces mayor al reportado para 16 especies tropicales de Jalisco (10.1 mm^{-2}) por Filip *et al.* (1995). Durante el presente estudio, sólo la especie *P. reichei* no presentó pubescencia. Para este mismo ecosistema, de 46 especies representativas estudiadas (Cap. III), el 20% (nueve especies) no presentaron pubescencia. Esto es muy inferior a lo reportado por Filip *et al.* (1995), ya que estos autores señalan que siete de 16 especies (44%) no presentaron pubescencia. También es inferior al estudio con especies tropicales de Panamá, en el que se reveló que 24 de 46 especies (52%) no poseen pubescencia (Coley 1983).

Aunque la correlación entre la pubescencia y la herbivoría fue positiva, esto no indica que la pubescencia sea un atributo favorable para los herbívoros, sino que más bien se correlaciona negativamente con otras defensas (Coley 1983). De manera similar al presente estudio, Coley (1983, 1987) obtuvo también una correlación positiva entre la densidad de pubescencia y la herbivoría ($r = 0.63$; $P < 0.05$) para 42 especies tropicales de Barro Colorado, Panamá. Contrastablemente, Filip *et al.* (1995) no encontraron relación alguna entre pubescencia y herbivoría para 16 especies tropicales de Chamela Jalisco, México.

La pubescencia de las especies pioneras en este estudio es más alta a la registrada para especies con similar historia de vida de Panamá por Coley (1983 y 1987) de 5.1 (no. mm^{-2}). La autora menciona algunas especies como *Ochroma pyramidale* (con 18); *Cecropia insignis*, *C. obtusifolia*, *Luehea seemannii* (con 16) que pueden considerarse tan pubescentes como las reportadas en este estudio. Para las especies tolerantes, los resultados obtenidos en el presente estudio son superiores a los que reporta Coley (1983, 1987) para 24 especies tolerantes cuyo promedio es de

0.5 y rango de 0-34 (no. mm²).

4.5.6. Contenido de Agua Foliar. El contenido de agua foliar (%) se relacionó positiva y significativamente con la herbivoría, principalmente para las especies pioneras, las cuales mostraron consistencia estadística significativa en las tres épocas de medición con la herbivoría. Este hecho se debe a que aumenta la turgencia, contenido nutricional y apetecibilidad de la hoja ante los herbívoros. Esto es coincidente con Filip *et al.* (1995), donde los autores señalan al contenido de agua como una de las dos correlaciones (junto con el contenido de Nitrógeno) significativas con la herbivoría para 16 especies tropicales. Por otra parte, Coley (1983) menciona al contenido de agua foliar como significativamente positivo con la herbivoría, especialmente para las especies pioneras tropicales de Barro Colorado, Panamá.

El valor promedio de agua foliar obtenido en el presente estudio para las especies de rápido crecimiento (38%), dista mucho de lo reportado para 22 especies pioneras tropicales (70%) por Coley (1983 y 1987). Sin duda, este aspecto se debe a la mayor precipitación (más de 5,000mm anuales) y a la captación de agua de las especies pioneras tropicales. Para las especies de crecimiento lento Coley (1983,1987) reporta un 62% de agua foliar para 24 especies tropicales tolerantes de Panamá, esto es 2.6 veces más que las de las especies tolerantes de este bosque mesófilo.

Los resultados de los atributos foliares en las especies estudiadas dentro del bosque mesófilo, muestran que son hallazgos compatibles con el postulado de la teoría de la disponibilidad de recursos (Coley *et al.* 1985), el cual menciona que las plantas adaptadas a vivir en ambientes de alta disponibilidad de recursos (*i.e.* las plantas pioneras en los claros con abundante luz) poseen tasas de crecimiento altas que demandan una asignación limitada de recursos hacia la defensa, en contraste con las especies de crecimiento lento (tolerantes). El Cap. V del presente estudio, sobre las características químicas y la ecología de las plantas pioneras y tolerantes en el BMM de Gómez Farías, aporta un apoyo adicional a esta interpretación.

LITERATURA CITADA

- Arriaga, L. 1987. Perturbaciones naturales por la caída de árboles. Págs: 133-152. En: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Benedict, F. 1976. Herbivory rates and leaf properties in four forests in Puerto Rico and Florida. Ph. D. Thesis, University of Florida, Gainesville.

- Bliss, C.I. 1970. *Statistics in Biology*. McGraw Hill, Nueva York, U.S.A.
- Bray, J.R. 1961. Measurements of leaf utilization as an index of minimum level of primary consumption. *Oikos* 12: 70-74.
- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant leaf history patterns on herbivory. *Nature* 284: 545-546.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-33.
- Coley, P.D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: The role of habitat quality and rate of disturbance. *New. Phytol.* 106: 251-263.
- Coley, P.D. 1990. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. Págs: 191-200. En: Leigh, E.G. Jr., R.A. Stanley y D.M. Windsor (eds.). *Ecología de un bosque tropical*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defenses. *Science* 230: 895-899.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory*. Univ. of California Press. Berkeley, California. 437 pp.
- Damman, H. 1993. Patterns of interactions among herbivore species. Págs: 132-169. En: Stamp E. N. y T. M. Casey. (eds.). *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, Inc. Nueva York.
- Dirzo, R., A. F. Bremauntz, G. R. Rodríguez y V. K. González. 1982. Un aparato sencillo para medir la dureza del follaje en estudios de herbivoría. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 43: 81-88.
- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. Págs: 209-225. En: Medina, E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). *The physiological ecology of plants of the wet tropics*. W. Junk. La Haya.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. En: Clark, D.A., R. Dirzo y N. Fetcher (eds.). *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Rev. Biol. Trop.* 35: 119-131.
- Dirzo, R. y C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. Págs: 304-325. En: Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Ernest, K. A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21: 194-199.
- Farnsworth, J. E. y A. M. Ellison. 1991. Patterns of herbivory in Belizian mangrove swamps. *Biotropica* 23: 555-567.

- Feeny, P. 1970. Seasonal Changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass y J. K. 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.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen*. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: With special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 8: 83-107.
- Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- Johnstone, J. M. 1981. Consumption of leaves by herbivores in mixed mangrove stands. *Biotropica* 13: 252-259.
- Leigh, E.G. y N. Smythe. 1978. Leaf production, leaf consumption and the regulation of folivore on Barro Colorado Island. Págs: 33-50. En: Montgomery, G.G. (ed.). *Ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Leigh, E.G. y D. M. Windsor. 1982. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. Págs: 109-123. En: Leigh, E.G., A. S. Rand y D.M. Windsor (eds.). *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Lowman, M.D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* 16: 264-268.
- Lowman, M.D. 1993. Forest canopy research: New world comparisons. *Selbyana* 14:1-2.
- Lowman, M.D. 1995. Herbivory as a canopy process in rain forest trees. Págs: 433-455. En: Lowman, M. D. y N. M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic Press, Nueva York.
- Mansfield, J.W. 1982. The role of phytoalexins in disease resistance. Págs: 253-258. En: Bayle, J.A. y J. W. Mansfield (eds.). *Phytoalexins*. John Wiley, Nueva York.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: A test of some hypothesis of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.* 114: 362-378.
- Nielson, B.O. 1978. Above growth foot resources and herbivory in a beech forest. *Oikos* 31: 273-279.

- Núñez-Farfán, J. y R. Dirzo. 1985. Herbivoría y sucesión en una selva alta perennifolia. Págs: 313-415. En: Gómez-Pompa, A. y R. S. Del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México*. INIREB. Editorial Alhambra Mexicana.
- Oates, J.F., T.G. Waterman y J.M. Choo. 1980. Food selection by the south Indian leaf-monkey *Presbytis johnii*, in relation to leaf chemistry. *Oecologia* 45: 45-56.
- Odum, H.T., y H.T. Ruiz-Reyes. 1970. Holes in the leaves and the grazing control mechanism. Págs:1-69. En: Odum, H. T. y R. Pigeon (eds.). *A tropical rain forest*. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission, Tennessee.
- Puig, H, R. Bracho y V. Sosa. 1987. El bosque mesófilo de montaña: Composición florística y estructura. Págs: 55-77. En: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El Bosque Mesófilo de Montaña de Gómez Farías Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Raupp, M.J. 1985. Effects of leaf toughness on mandibular wear of the leaf beetle, *Plagioderia versicolora*. *Ecol. Entomol.* 10: 73-79.
- Sánchez-Ramos, G. 1994. La Reserva de la Biosfera El Cielo: Un patrimonio de la humanidad. *Ducks Unlimited México*. 15: 32-36.
- Schowalter, T.D. 1989. Canopy arthropod community structure and herbivory in old-growth and regenerating forest in western Oregon. *J. for Res.* 19: 318-322.
- Schowalter, T.D., J.W. Webb y D.A. Crossley. 1981. Community structure and nutrient content of canopy arthropods in clear cut and uncut forest ecosystems. *Ecology* 62: 1010-1019.
- Sosa, V. J. 1987. Generalidades de la región de Gómez Farías, Tamaulipas. Págs: 15-28. En: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña en Tamaulipas*. Instituto de Ecología A.C., México.
- Stanton, N. 1975. Herbivory pressure on 2 types of forests. *Biotropica* 7: 8-11.
- Tanton, M.Y. 1962. The effects of leaf "toughness" on the feeding of the larvae of the mustard beetle *Phaedon cochleariae fabricus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 5: 74-78.
- Wint, G. R. W. 1983. Leaf damage in tropical rain forests. Págs: 229-241. En: Sutton, S.L., T.C. Withmore y A.C. Chadwick (eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell, Oxford.
- Wold, N.E. y R.J. Marquis. 1997. Induced defense in white oak: effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology* 78: 1356-1369.

Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance on tropical insects. *J. Anim. Ecol.* 47: 369-381.

CAPÍTULO V

ESTRATEGIA QUÍMICA DEFENSIVA DE ESPECIES SELECTAS DEL BOSQUE

MESÓFILO

CAPITULO V

ESTRATEGIA QUÍMICA DEFENSIVA DE ESPECIES SELECTAS DEL BOSQUE MESOFILO

5.1. INTRODUCCIÓN

5.1.1. Los compuestos secundarios. Estos son producidos por las plantas (metabolitos secundarios, derivados del metabolismo primario) y han sido implicados como agentes defensivos en algunas interacciones bióticas (Bell 1974, Deverall 1977). Algunos estudios resaltan la asociación existente entre el efecto de la herbivoría con estos compuestos, pues ya que en la mayoría de los casos el consumo de follaje reduce substancialmente la adaptación de las plantas, los compuestos secundarios actúan mitigando o reduciendo los ataques producidos por los herbívoros (Crankshaw y Langenheim 1981, Coley 1981, 1983, Marquis 1984, Coley *et al.* 1985, Waterman y McKey 1989 y Coley y Aide 1991).

Se han propuesto varios modelos para explicar y predecir la forma en que las plantas estarán defendidas químicamente contra los herbívoros. La teoría de la apariencia propuesta por Feeny (1976) y Rhoades y Cates (1976), predice que las plantas con alta apariencia en espacio o tiempo invierten mayores recursos en la defensa y poseen defensas químicas "cuantitativas" (principalmente polímeros, e.g. taninos) que reducen su valor nutritivo, son efectivas en grandes concentraciones y son difíciles de superar evolutivamente. Las plantas que poseen menor apariencia invierten menos en defensa y poseen defensas "cualitativas" (monómeros como los alcaloides o los glucosinolatos) los cuales son disuasivos o tóxicos para casi todos los herbívoros en concentraciones bajas, excepto para unos pocos que las han superado evolutivamente y pueden atacarla. Este modelo ha sido severamente cuestionado, y se considera que lo que se puede rescatar de él es el concepto de apariencia (Fox 1981, Langenheim 1994, Espinosa-García 2001). Un modelo desarrollado posteriormente, y que tomó como base la teoría de la apariencia, fue el de la defensa óptima (Rhoades 1979). Esta teoría sostiene que las defensas son costosas en términos de adecuación, por lo que las plantas optimizan la asignación de recursos para la defensa a sus tejidos de acuerdo a su valor adaptativo. Así, los individuos menos defendidos poseen alta adaptabilidad que aquellos que son altamente defendidos cuando los herbívoros están ausentes. Este argumento se basa en que los organismos producen defensas en proporción directa al riesgo de ser consumidas por sus herbívoros, y directa también al costo del tejido

defendido. Es decir, los tejidos y órganos que se defiendan más, serán aquellos de más difícil reemplazo para la planta (Mattson y Levieux 1988) y la defensa estará ligada y en función directa a la frecuencia y nivel de herbivoría en el tiempo evolutivo (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976).

Otro modelo, relacionado con el de la defensa óptima es el de la disponibilidad de los recursos (Coley *et al.* 1985). Esta teoría propone que las plantas seleccionadas en sitios pobres en recursos crecen lentamente e invierten muchos recursos en defensa, principalmente en defensas inmóviles (e.g. paredes celulares gruesas y taninos) las cuales difícilmente se recuperan después de una defoliación parcial. En contraste, las plantas seleccionadas en sitios ricos en recursos crecen rápidamente, se recuperan más después de una defoliación parcial, invierten menos en defensas y cuentan con defensas móviles tales como alcaloides. Es decir, que la cantidad de defensas en las plantas están determinadas por los recursos disponibles en el hábitat local (Coley *et al.* 1985), y el nivel óptimo de defensa es aquel que maximizaría la relación beneficio/costo. Por ejemplo, si resulta costoso reemplazar hojas debido a que éstas son costosas (metabólicamente hablando), o porque las plantas están creciendo en condiciones limitantes en recursos, la selección también favorecerá defensas altas (Janzen 1974, McKey *et al.* 1978, Grime 1979, Southwood *et al.* 1986). Alternativamente, los niveles bajos de defensa se verán favorecidos bajo un nivel dado de herbivoría, si los costos debidos al crecimiento perdido son altos y superan a los beneficios de herbivoría reducida (Coley *et al.* 1985). Esta circunstancia aparece si hay condiciones ricas en recursos, donde una tasa de crecimiento alta es importante y los costos de oportunidad son altos. Aquí la selección natural produce defensas bajas aunque esto genere mayor herbivoría, pues el invertir en recursos para la defensa en lugar de hojas nuevas ocasionan tasas de crecimiento menores. En los ambientes ricos en recursos, la reducción en herbivoría debido a la inversión en defensa no compensa las consecuencias de la reducción del crecimiento.

La teoría de la disponibilidad de recursos propone explicar la diferencia en inversión en defensa en plantas que han sido seleccionadas en condiciones de abundancia de recursos contrastantes, sin embargo no explica la variación fenotípica en el metabolismo secundario influida por la variación que experimentan las plantas individuales. Esta variación intenta ser explicada por la teoría del balance Carbono/Nutrientes (Bryant *et al.* 1983, Tuomi *et al.* 1984). Ésta predice que las concentraciones de metabolitos secundarios basados en Carbono (por ejemplo, terpenos y compuestos fenólicos), estarán positivamente correlacionados con la relación Carbono/Nutrientes (C/N) dentro de la planta. Cuando existe

una deficiencia moderada en nutrientes, esta puede limitar más el crecimiento que la fotosíntesis. Entonces, como los carbohidratos capturados no pueden usarse en el crecimiento, éstos se dirigen al metabolismo secundario y en consecuencia se acumulan defensas basadas en carbono. La relación C/N, puede ser afectada tanto por la intensidad de luz, incrementando o decreciendo el Carbono, como por la herbivoría, que induce cambios en el balance de la planta que resultan en un aumento de defensas basadas en carbono (Bryant *et al.* 1991).

Herms y Mattson (1992) conjuntaron todos estos modelos con la hipótesis del balance crecimiento-diferenciación, que propone que existe un compromiso fisiológico entre el crecimiento y los procesos de diferenciación, incluyendo el metabolismo secundario.

5.1.2. Compuestos fenólicos: un mecanismo antiherbívoro. Los fenoles han sido considerados como una de las mayores defensas contra los defoliadores (Whittaker y Feeny 1971, Rhoades 1979) y es posible encontrarlos en el follaje de todas las plantas terrestres superiores (Harborne 1988). El término fenólico se ha utilizado para definir aquellas sustancias que poseen uno o más hidroxilos (OH), unidos a un anillo aromático (Waterman y Mole 1994). Las investigaciones efectuadas con fenoles fueron básicas para desarrollar la teoría de la apariencia (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976), así como de las ideas que explican y sustentan la distribución de los recursos (Coley *et al.* 1985). Las apreciaciones que actualmente tenemos sobre coevolución, defensas inducidas en plantas y dinámica cíclica planta-herbívoro, también han sido dependientes del estudio de los compuestos fenólicos (Schultz y Baldwin 1982).

Algunas de las hipótesis anteriormente expuestas, predicen la distribución de los metabolitos secundarios basándose en los compuestos fenólicos, argumentando que existe un crecimiento constitutivo defensivo contra los consumidores (herbívoros). En la hipótesis del balance en la diferenciación del crecimiento, el crecimiento del tejido vegetal se confronta contra la diferenciación (Loomis 1953, Herms y Mattson 1992). Para la teoría de disponibilidad de los recursos, la tasa de crecimiento inherente actúa contra el tiempo de vida de la hoja, (Coley *et al.* 1985). La hipótesis del balance carbono nutrientes (Bryant *et al.* 1983) sugiere que la distribución del carbono se confronta frente al nitrógeno foliar (Jones y Hartley 1999). En contraste con estas teorías, el modelo de competencia proteínica desarrollado por Jones y Hartley (1999) asume que la disponibilidad de carbono para la estructura fenólica no es limitado, sino más bien se basa en un intercambio proteico contra la síntesis fenólica resultado de una difusión de fenilalanina, la cual juega un

papel esencial en la incorporación como compuestos fenólicos, siendo más importante que la concentración de carbono en la planta.

5.1.3. Concentración fenólica por edad de las hojas. Existen marcadas diferencias considerando la edad de las hojas que pueden ser explicadas bajo la perspectiva de la defensa óptima (McKey *et al.* 1978, Rhoades, 1979) . Por ejemplo, la concentración de taninos condensados en hojas maduras es casi tres veces mayor en los bosques tropicales (Becker 1981, Coley y Aide 1991, Turner 1995). Sin embargo, en los trópicos las hojas jóvenes en expansión muestran la mayor inversión en defensa química (Coley y Kursar 1996). En los árboles tropicales, los niveles de fenoles simples y de taninos condensados son casi dos veces más altos en las hojas jóvenes que en las maduras (Coley 1983).

Para los bosque templados, la mayoría del daño sucede cuando la hojas están maduras (73%), y las hojas maduras generalmente están mejor defendidas químicamente que las hojas jóvenes (Coley y Aide 1991). Por ejemplo, las hojas templadas jóvenes contienen aproximadamente el 50% más de la concentración de taninos del que tienen las maduras. Para el álamo (*Populus tremuloides*) un incremento en el nivel de nitrógeno, aumenta progresivamente el valor nutricional de la planta para su herbívoro, el lepidóptero *Choristoneura conflictana*. Este incremento está correlacionado con el incremento en el nitrógeno foliar y también con una reducción en las concentraciones de fenoles totales, taninos condensados y glucósidos fenólicos (Bryant *et al.* 1987, Mattson y Palmer 1988).

En contraste, para las especies tolerantes a la sombra de los bosques tropicales húmedos, las hojas jóvenes sufren el 70% del daño que recibirán en toda su vida, e invierten más en defensas químicas que las hojas maduras (Coley y Kursar 1996). Más aún, debido a que las hojas tropicales jóvenes son una fuente de alimentos muy efímera, los herbívoros en los trópicos deben de tener mecanismos de búsqueda de hospedero más elaborados y pueden tener historias de vida más cercanamente acopladas a sus plantas hospederas que los herbívoros de zonas templadas. Los patrones de inversión química en hojas jóvenes y maduras parece ser fundamentalmente diferente en especies tropicales comparadas con las templadas (Coley y Kursar 1996).

En el bosque mesófilo de Gómez Farías, concurren especies con afinidad boreal y neotropical. En este bosque hay especies de rápido crecimiento, demandantes de luz y que frecuentemente se encuentran en zonas perturbadas antrópicamente o por la abertura natural de claros. También se encuentran especies tolerantes a la sombra y de crecimiento lento que llegan a ser predominantes en el bosque maduro, y que de acuerdo

con Feeny (1976) y Rhoades y Cates (1976) tendrían una apariencia muy alta. Se podría esperar que los patrones de defensa química en el bosque mesófilo fueran intermedios entre los hallados en los bosques boreales y los tropicales debido a la confluencia de especies de ambos tipos de bosque. Además de las diferencias esperadas en las especies de acuerdo a su tasa de crecimiento (Coley *et al.* 1985), también se esperaría que habrá variación en las defensas basadas en carbono entre los individuos de la misma especie que crecen en condiciones contrastantes (Bryant *et al.* 1983, Jones y Hartley 1999), esto es, en claros y el bosque maduro. La hipótesis central del presente capítulo es que la herbivoría y la defensa de las especies ocurrirán diferencialmente en las dos formas de vida estudiadas (pioneras y tolerantes). Sería de esperarse que la herbivoría sea mayor en las especies pioneras, en tanto que las especies tolerantes se encuentren mejor defendidas químicamente, presentando mayores concentraciones de fenoles totales, y por lo tanto presenten menor daño foliar. Lo anterior en virtud de que la disponibilidad de recursos en el hábitat al cual se han adaptado las especies pioneras es alto, mientras que para las tolerantes es bajo. En cuanto a la incidencia de herbivoría y concentración de defensas en las hojas de acuerdo a su edad, se podría esperar que las hojas maduras de especies de afinidad boreal sufran mayor daño y estén mejor defendidas que las jóvenes, mientras que en las especies de afinidad tropical se podría esperar el patrón opuesto. La predicción apunta en el sentido de que las concentraciones de fenoles sea mayor para las especies de lento crecimiento, y que las hojas jóvenes de ambas historias de vida, resulten las mayormente defendidas (Bryant *et al.* 1983, Coley 1983, Coley y Kursar 1996).

Con la finalidad de probar cómo ocurre la variación del mecanismo antiherbívoro en un sistema tropical de montaña (con elementos florísticos tropicales y boreales), desde la perspectiva de la concentración de fenoles foliares, el presente capítulo aborda la correlación entre la herbivoría y el contenido fenólico total de seis de las especies características más importantes del BMM. Para ello se analiza la diferencia ocurrida en los dos hábitats representativos del sitio: el bosque maduro y su fase de regeneración natural.

Las seis especies utilizadas para el análisis agrupan en conjunto el 40% del valor de importancia de la comunidad vegetal (ver Cap. IV) y en su mayoría son de afinidad boreal (cinco boreales y una tropical). Estas especies representan dos historias de vida adaptadas a cada tipo de hábitat (especies de crecimiento lento tolerantes a la sombra y especies pioneras de rápido crecimiento). El objetivo central fue intentar responder la

interrogante: ¿cuál es la variación en fenoles totales en hojas de diferente edad en hábitats contrastantes del BMM? y ¿cuál es su relación con la herbivoría?

5.2. METODOLOGÍA

5.2.1. Herbivoría. De los diez sitios de bosque maduro y diez claros de regeneración natural utilizados para el censo de la vegetación (véase Cap. II) se eligieron al azar cinco sitios para cada tipo de hábitat. Dentro de cada uno de ellos, se localizó y ubicó al azar un individuo de cada una de las siguientes especies: *Qercus germana*, *Clethra pringlei*, *Podocarpus reichei*, *Perymenium ovalifolium*, *Cercis canadensis var. mexicana* y *Liquidambar styraciflua*, seleccionadas con base a su valor de importancia ecológica (para mayor detalle, véanse los Caps. II y IV). Para determinar la relación entre los compuestos fenólicos y el consumo foliar de las especies seleccionadas, se cuantificó el efecto de la herbivoría mediante tasas de consumo (% de área foliar consumida día⁻¹). Este análisis se realizó considerando a los hábitats y a las especies. Las tasas de consumo fueron medidas durante la época lluviosa del año de 1996 (mayo-septiembre). Para analizar este efecto, se consideraron cinco individuos al azar de cada especie en cada tipo de hábitat (claros de regeneración y bosque maduro). En cada árbol se eligieron, también al azar, 20 hojas de reciente expansión foliar, y sin daño aparente (similar al trabajo de Filip *et al.* 1995). Las hojas fueron marcadas con anillos de colores, asignando un color para cada número de hoja. Se efectuaron tres evaluaciones de herbivoría, la primera se realizó al inicio de las lluvias (mayo), la segunda fue hacia la etapa intermedia de las lluvias (agosto) y, la tercera se realizó al finalizar las lluvias y antes de que ocurriera la dehiscencia natural de las hojas (septiembre). La muestra quedó representada de la siguiente manera: 20 hojas x seis especies x cinco individuos x dos hábitats ($n = 1,200$) para cada una de las evaluaciones.

Para calcular la tasa de herbivoría (TH) fue utilizada la siguiente fórmula:

$$TH = \frac{[AFDf \times 100 / AFDi]}{t}$$

Donde, $AFDi$ corresponde al área foliar dañada al inicio, $AFDf$ es el área foliar dañada al final y t es el número de días transcurridos entre el registro inicial y el final.

Para medir el área foliar consumida se utilizó una gradilla plástica cuadrículada (cada cuadrícula fue de 5.0 x 5.0 mm, área = 0.25 cm²), considerándose el área foliar

ocupada por el número de cuadros y las áreas foliares consumidas (en algunos casos es necesario la restitución visual, utilizando una extrapolación de los márgenes foliares con hojas del mismo tamaño y especie) de acuerdo con Coley (1983), Dirzo (1987), Ernest (1989), Farnsworth y Ellison (1991).

5.2.2. Fenoles totales. Algunos estudios revelan que la cuantificación fenólica es un método efectivo para evaluar el nivel defensivo químico de la planta en respuesta al daño de la herbivoría (Coley 1983, Zucker 1983, Gershenzon 1984, Coley y Aide 1991, Waterman y Mole 1994). Para analizar el contenido de fenoles totales de las seis especies se utilizó la técnica de cuantificación de fenoles con el reactivo de Folin-Cicolteau (Sigma-2790) (Waterman y Mole 1989, 1994). Este método cuantifica los fenoles totales presentes en las muestras foliares, que incluye fenoles simples y taninos hidrolizables (Waterman y Mole 1994). Para llevar a cabo esta técnica fueron colectadas cinco muestras (hojas) provenientes de las seis especies, en los dos tipos de hábitats (bosque maduro y claros de regeneración), por dos edades de hojas (jóvenes y maduras) y por tres réplicas (seis especies x dos edades x dos hábitats x cinco réplicas; $n = 120$), a las cuales se les realizó el análisis de la herbivoría. Las muestras fueron colectadas en la época lluviosa (julio de 1996). Se utilizó 1g de peso fresco por cada muestra foliar. El follaje en el campo fue deshidratado totalmente para evitar pérdida o degradación del contenido fenólico (Waterman y Mole 1994). Para ello se utilizaron dos cámaras desecadoras plásticas con sellado hermético. En el interior de cada cámara se colocaron 550 g de sílica gel, con el fin de obtener la máxima extracción de humedad. Los gases presentes en cada cámara fueron extraídos mediante una bomba de vacío hidráulica por periodos continuos de 12 horas, alimentada por un generador de corriente eléctrica. Posterior a su secado, cada muestra fue molida en un mortero y después almacenada en una bolsa de plástico. Se tomó 0.05 g de peso seco de cada muestra y se le agregaron 10 ml de etanol al 80%, centrifugando a 3000 rpm durante 10 min. Posteriormente, se tomó el sobrenadante, agregándole 10 ml de etanol al 80% y repitiendo la centrifugación. Después, se tomó del sobrenadante 1 ml, a éste se le agregaron 7 ml de agua destilada y se agitó en vortex. Posterior a la agitación, a la muestra se le agregó 0.5 ml del reactivo Folin-Cicolteau agitando nuevamente en vortex. Finalmente, la muestra se dejó reposar por 3 min, agregando 1 ml de Na_2CO_3 (20%), agitando nuevamente en vortex. Esta mezcla final se reposó por 1 h, para leer finalmente en un espectrofotómetro (M-230), ultravioleta (UV) visible, calibrado a 750 nanómetros ($1\text{ nm} = 10^{-9}\text{ m}$). La solución estándar de referencia utilizada fue ácido tánico a 100 ppm para generar los puntos de la curva

patrón. Las lecturas obtenidas fueron registradas en partes por millón (ppm), y los resultados se expresan en mg /g de peso seco (Waterman y Mole 1994).

5.2.3. Análisis estadístico. Los resultados de la herbivoría (porcentajes) fueron transformados en arcoseno para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Se efectuaron análisis de varianza (ANDEVA). Los resultados fueron analizados utilizando un análisis de varianza (ANDEVA anidado), considerando la anidación de la edad de las hojas sobre los individuos (árboles estudiados). A las hojas analizadas químicamente junto con el análisis de la herbivoría, fueron correlacionadas mediante una regresión lineal y con un análisis de varianza (ANDEVA) para evaluar las diferencias en la concentración fenólica. Los resultados se presentan con los datos en su escala original. Los análisis fueron analizados con el programa STATISTICA 6.0.

5.3 RESULTADOS

5.3.1. Herbivoría. En términos generales, durante el inicio de la época lluviosa se presentó el mayor nivel de consumo foliar (porcentaje de área foliar consumida día⁻¹) con un promedio de 0.34 ($\pm 0.005\%$ E.E.). Al finalizar esta época las especies, en su conjunto, mostraron un promedio de consumo diario de 0.28 ($\pm 0.0008\%$ por día⁻¹). Estos resultados indican que hubo 1.2 veces mayor herbivoría al inicio de la época lluviosa que al término de la misma (Fig. 5.1).

5.3.1.1. Herbivoría por historia de vida. Las especies de crecimiento rápido (*L. styraciflua*, *P. ovalifolium* y *C. canadensis*) mostraron mayor tasa de herbivoría al inicio de la época lluviosa con 0.45 ($\pm 0.0009\%$ por día⁻¹), que al finalizar la misma con 0.39 ($\pm 0.0008\%$ por día⁻¹). Estas especies de rápido crecimiento mostraron mayor herbivoría en los claros de regeneración natural (0.46 $\pm 0.0008\%$ por día⁻¹), que cuando ocupaban los sitios cerrados o maduros de la vegetación (0.38 $\pm 0.0008\%$ por día⁻¹). Esta diferencia fue de 1.2 veces más para los claros de vegetación (Fig. 5.1).

Por otro lado, las especies de crecimiento lento (*Q. germana*, *C. pringlei* y *P. reichei*) presentaron al inicio de la época lluviosa un consumo foliar equivalente a 0.22 ($\pm 0.007\%$ por día⁻¹). Al finalizar la época lluviosa, se redujo a 0.17 ($\pm 0.004\%$ por día⁻¹). Estas especies también presentaron mayor herbivoría en los sitios de regeneración natural (0.23 $\pm 0.00004\%$ por día⁻¹), que en el bosque cerrado y maduro (0.16 $\pm 0.00002\%$ por día⁻¹). Esta diferencia fue de 1.4 veces más para el bosque en regeneración (Fig. 5.1).

Se detectó una importante variación entre hábitats y épocas del año. En un ANDEVA anidado (anidando hojas sobre individuos de las especies estudiadas) se

observó sólo diferencia significativa para los individuos ($F_{59,1080} = 619.9$; $P < 0.0001$), pero no para las hojas analizadas (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Efectos estadísticos en un ANDEVA de tres vías para determinar el efecto de especies, épocas y hábitats sobre la tasa de herbivoría en el BMM de Gómez Farías, Tamps. n.s.= no significativo con $P < 0.05$

Efecto	g.l.	CM	F	P
Especie (S)	5	0.0614	1,112	< 0.0001
Época (E)	1	0.0209	378.7	< 0.0001
Hábitat (H)	1	0.0375	679.3	< 0.0001
S x E	5	0.0001	1.8	n.s.
E x H	5	0.0006	10.8	< 0.0001
E x H	1	0.0002	4.2	0.0408
S x E x H	5	0.0003	6.1	< 0.0001
Error	2,376	0.0001	-	-

La variación en el consumo foliar entre especies fue estadísticamente significativa al analizar mediante un análisis (ANDEVA) de tres vías, considerando a las especies, las épocas y los hábitats como variables independientes, y las tasas de herbivoría (arcoseno) como variable dependiente. Los resultados mostraron diferencias significativas entre las especies, las épocas y entre los hábitats. Así como también para las siguientes interacciones: especie x hábitat, época x hábitat y, especie x época x hábitat. Sin embargo, no hubo significancia estadística en la interacción especie x época (Tabla 5.1).

5.3.2. Fenoles totales

5.3.2.1. Análisis contrastando historia de vida y edad de las hojas del conjunto de especies. En promedio general, la concentración fenólica de las seis especies fue de 103.28 (± 47.2 mg/g peso seco D.E.) para la época de medición (lluviosa) del presente estudio. La cuantificación fenólica entre el follaje considerando historias de vida, distinta edad y hábitats aportó diferencias tangibles, que no en todos los casos fueron significativas. En global, las especies tolerantes tuvieron 1.9 veces mayor cantidad de fenoles que las pioneras. Las especies tolerantes presentaron 136.32 (± 25.8 mg/g peso seco), en tanto que las especies pioneras tuvieron 70.24 (± 40.1 mg/g peso seco).

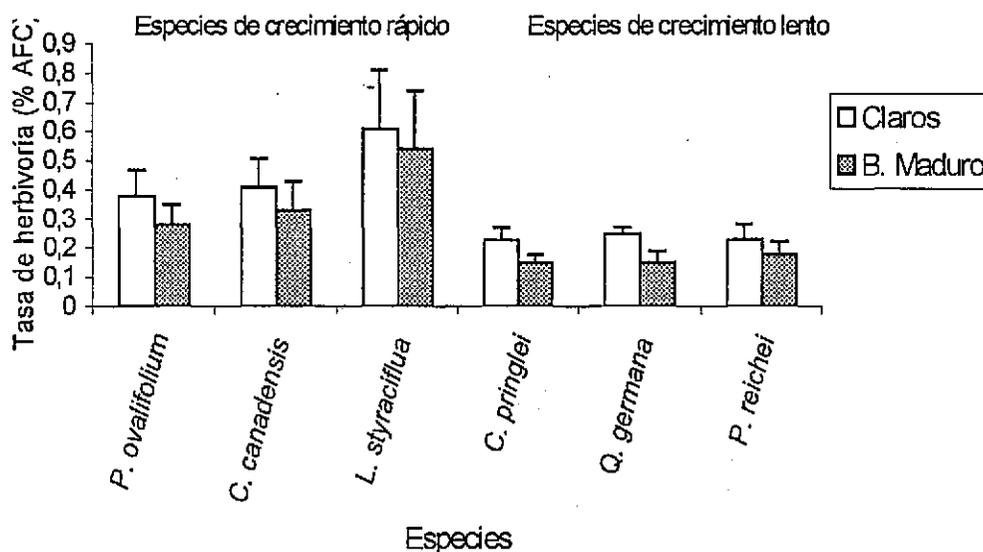


Figura 5.1. Tasas de consumo foliar (% área foliar consumida día⁻¹) en las seis especies estudiadas dentro del BMM de Gómez Farías, Tamaulipas. Los resultados se presentan en promedio (± D.E.).

Los hábitats presentaron diferencia con respecto a la concentración fenólica de las especies. Las muestras provenientes del bosque maduro presentaron ligeramente más concentración para todas las especies (1.1 veces más). La edad de las hojas también mostró una variación marginal (aunque no estadísticamente significativa), pues la concentración de fenoles fue mayor en las hojas jóvenes (107.2 ± 47.6 mg/g peso seco), que en las hojas maduras (99.36 ± 46.8 mg/g peso seco), esta diferencia fue apenas de 1.07 veces. Al efectuar un ANDEVA anidado, anidando la edad de las hojas en árboles, se advirtió sólo diferencia estadística entre los árboles pertenecientes a las seis especies ($F_{5,108} = 84.03$; $P < 0.0001$), más no entre las edades de las hojas ($F_{1,108} = 1.042$; $P = 0.402$).

La variación entre la concentración fenólica y el hábitat, la edad y la historia de vida fue evaluada mediante un análisis de varianza (ANDEVA) de tres vías. Se encontró un efecto de la historia de vida ($F_{1,112} = 117.69$; $P < 0.0001$), pero no del hábitat ($F_{1,112} = 2.75$; $P = 0.09$), ni de la edad foliar ($F_{1,112} = 1.62$; $P = 0.205$). Tampoco se encontró efecto de hábitat x edad ($F_{1,112} = 0.111$; $P = 0.91$), hábitat x historia de vida ($F_{1,112} = 2.17$; $P = 0.14$), edad x historia de vida ($F_{1,112} = 0.346$; $P = 0.557$), ni en la interacción hábitat x edad x

historia de vida ($F_{1,112} = 0.069$; $P = 0.792$) (Tabla 5.2). Al realizar las comparaciones entre grupos (Tukey) las dos especies pioneras (*P. ovalifolium* y *C. canadensis*) tuvieron todas las interacciones con alta significancia estadística ($P < 0.0001$), excepto para la pionera *L. styraciflua* en ambos hábitats (abierto y cerrado), en ambas edades de la hojas (jóvenes y maduras) quien no tuvo significancia ($P > 0.05$) con las siguientes especies, hábitats y edades de la hoja: *P. reichei*, *C. pringlei*, *Q. germana* y *C. canadensis* en ambos hábitats y ambas edades de la hojas. Adicionalmente, *Q. germana*, *C. pringlei* y *P. reichei* no observaron significancia ($P > 0.05$) con el resto de los grupos.

Tabla 5.2. Concentración de fenoles totales (mg/g de peso seco) en las seis especies estudiadas del BMM de Gómez Farías, Tamps., considerando historia de vida, hábitat y edad. Los resultados se presentan en promedio (\pm D.E.).

Historia de vida	Edad	Claros de regeneración	Bosque maduro	Agrupado (D.E.)
Pioneras				
	Jóvenes	63.8 \pm 41.8	84.4 \pm 43.2	76.2 \pm 43.2
	Maduras	53.1 \pm 36.2	71.7 \pm 35.8	64.3 \pm 36.5
Tolerantes				
	Jóvenes	138.9 \pm 28.5	137.8 \pm 27.7	138.2 \pm 27.5
	Maduras	132.3 \pm 21.5	135.8 \pm 26.4	134.4 \pm 24.2
Agrupado	Media y D.E.	97.0 \pm 50.5	107.4 \pm 44.7	103.3 \pm 47.2

La concentración fenólica por especies fue contrastante. El ámbito en la concentración de las especies, independientemente de su hábitat y edad fue 132.1 mg/g de peso seco (rango de 157.47 a 25.37), representada por las especies *P. reichei* y *P. ovalifolium*, respectivamente.

Todas las especies fueron agrupadas utilizando un criterio de tres categorías de acuerdo a su concentración fenólica: concentración baja (< 30 mg/g de peso seco), concentración mediana (de 31 a 130 mg/g de peso seco) y, concentración alta (> 130 mg/g de peso seco). En general, se advierte una sola especie con concentración baja (*P.*

ovalifolium), tres especies con concentración mediana (*L. styraciflua*, *C. canadensis* y *C. pringlei*), y dos especies con concentración alta (*Q. germana* y *P. reichei*) (Fig. 5.2).

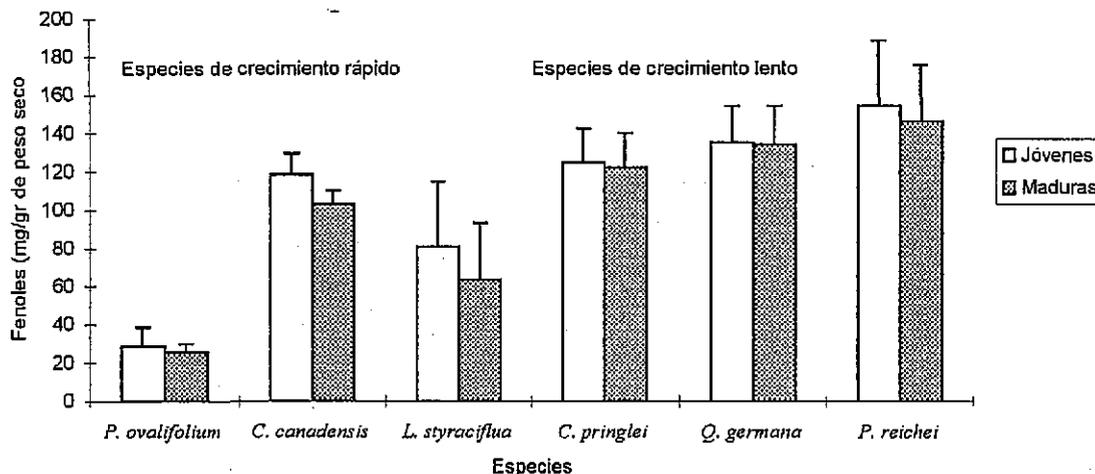


Figura 5.2. Concentración de fenoles totales (mg/g de peso seco) en relación con la edad de la hoja en las seis especies del BMM, Gómez Farías, Tamaulipas. Los resultados se presentan en promedio (\pm D.E.).

5.3.2.2. Análisis contrastando historia de vida y edad de las hojas contando a las especies como factor. Los resultados del análisis de varianza (ANDEVA de tres vías) presentaron diferencias entre las especies ($F_{5,96} = 103.57$; $P < 0.0001$), entre los hábitats ($F_{1,96} = 7.78$; $P = 0.006$), y entre la edad de la hoja ($F_{1,96} = 4.57$; $P = 0.034$). En tanto que las interacciones entre parámetros, sólo mostraron variaciones significativas en especie \times hábitat ($F_{5,96} = 5.92$; $P = 0.00008$), pero no entre especie \times edad ($F_{5,96} = 0.615$; $P = 0.688$), ni entre hábitat \times edad ($F_{1,96} = 0.031$; $P = 0.859$), tampoco hubo significancia estadística en la conjugación especie \times hábitat \times edad ($F_{5,96} = 0.120$; $P = 0.987$).

Para distinguir el efecto de la historia de vida, los hábitats y las edades respecto a la concentración fenólica, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) adicional para cada historia de vida, considerando a las especies, los hábitats y las edades como variables independientes, y la concentración fenólica como la variable dependiente. El análisis para las especies pioneras refirió diferencia estadística significativa para las especies ($F_{2,48} = 227.58$; $P < 0.0001$), para los hábitats ($F_{1,48} = 37.59$; $P < 0.0001$), para las edades ($F_{1,48} = 13.25$; $P = 0.0007$) y para la interacción especie \times hábitat ($F_{2,48} = 31.42$; $P < 0.0001$). Pero no para las interacciones especie \times edad, hábitat \times edad, ni tampoco

especie × hábitat × edad. En contraste, el análisis para las especies tolerantes sólo mostró diferencia estadística entre las especies ($F_{2,48} = 5.46$; $P = 0.0073$), pero no para ninguna otra variable o sus interacciones.

Es notable que cinco de las seis especies, cuando se encontraron en distinto tipo de hábitat mostraron muy poca variación en la concentración fenólica. Sólo la especie *L. styraciflua* presentó mayor concentración en el bosque mesófilo maduro (2.4 veces más). Incluso, *Q. germana* presentó marginalmente mayor concentración en los sitios de regeneración (Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Concentración de fenoles totales foliares (\pm D.E.) de seis especies y en dos hábitats del bosque mesófilo de montaña, Gómez Farías, Tamps.

Especie	Claros	Bosque maduro
Pioneras		
<i>Perymenium ovalifolium</i>	26.7 \pm 10.86	27.6 \pm 5.8
<i>Cercis canadensis</i> var. mexicana	109.6 \pm 10.5	112.06 \pm 13.9
<i>Liquidambar styraciflua</i>	39.02 \pm 10.3	94.5 \pm 21.3
Tolerantes		
<i>Clethra pringlei</i>	121.1 \pm 17.2	125.2 \pm 19.09
<i>Quercus germana</i>	136.4 \pm 20.9	133.7 \pm 18.7
<i>Podocarpus reichei</i>	149.2 \pm 29.2	151.4 \pm 34.24

En el análisis de regresión (concentración fenólica contra herbivoría) el ANDEVA de la regresión mostró significancia estadística ($F_{1, 118} = 110.44$; $P < 0.0001$). La regresión acusó una tendencia negativa y significativa ($r = -0.695$), quedando explicado por el 50% de la varianza en la herbivoría es atribuible a la concentración de fenoles totales en las especies analizadas (Fig. 5.3).

Adicionalmente, los resultados de dos regresiones (historia de vida contra concentración fenólica) mostraron significancia para las especies de crecimiento rápido ($F_{1,58} = 7.74$; $P = 0.007$). La regresión mostró una tendencia negativa ($r = -0.343$), explicando sólo en un 12% que la varianza en la herbivoría es atribuible a la concentración de fenoles en las especies pioneras (Fig. 5.4a). Sin embargo, las especies de crecimiento lento, mostraron mayor significancia en la tendencia negativa de la regresión (2.5 veces más). El ANDEVA de la regresión fue significativo ($F_{1, 58} = 160.0$; $P <$

0.0001), y la regresión presentó tendencia negativa y significativa ($r = -0.8576$), quedando explicado por más del 70% la varianza en la herbivoría por la concentración fenólica de las especies tolerantes. En estas especies de lento crecimiento, aunque la regresión se ajustó a una exponencial negativa, aparentemente la curva se asintotiza a partir de la concentración de 160 mg/g de fenoles, a partir de la cual ya no ocurre un descenso significativo en la tasa de herbivoría (Fig 5.4b).

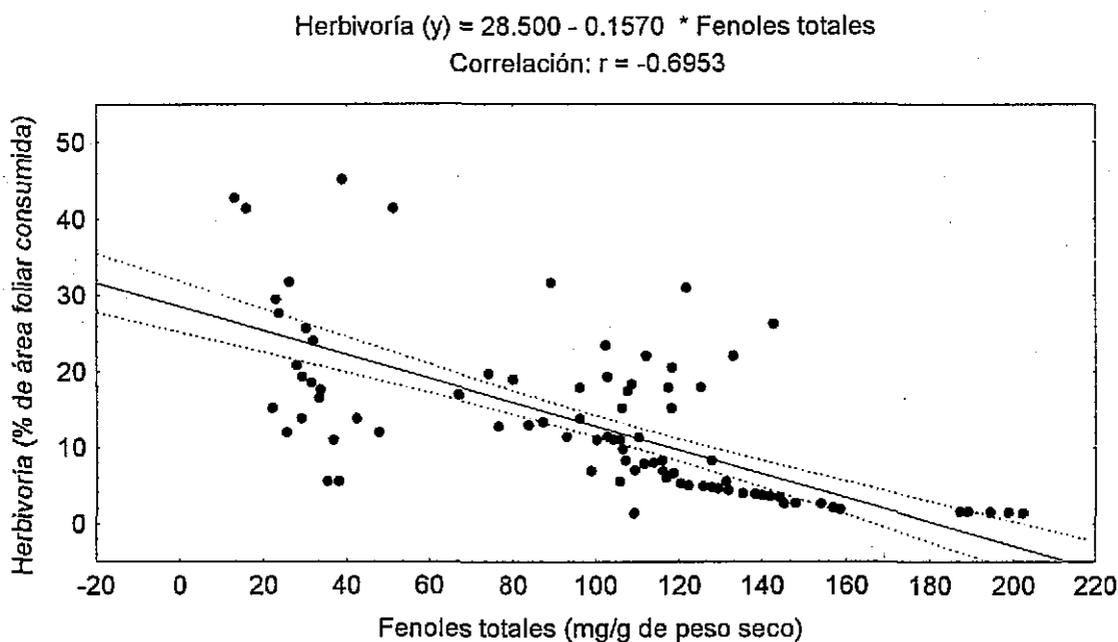
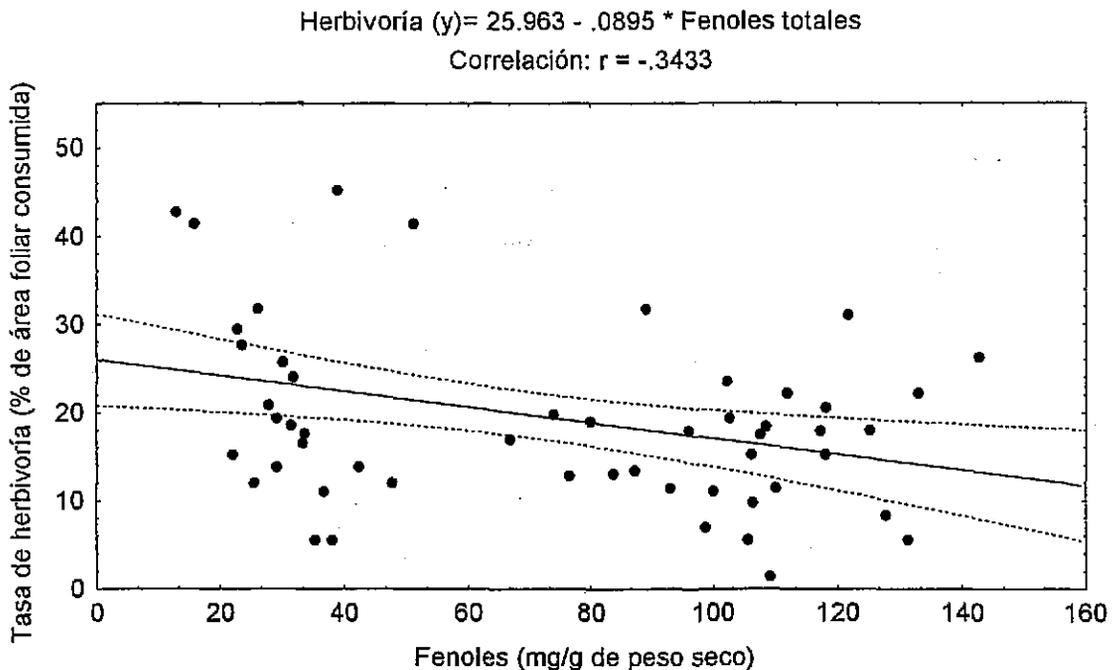


Figura 5.3. Correlación entre la concentración fenólica (mg/g de peso seco) y la herbivoría (% de área foliar consumida) de las seis especies estudiadas del BMM ($n = 120$ hojas).

Finalmente, para indicar más claramente el efecto de los fenoles sobre la herbivoría de cada especie analizada, se realizaron regresiones independientes para cada una. Los resultados muestran la mayor significancia estadística y el mayor coeficiente de regresión (r) para las especies de crecimiento lento (tolerantes), en una proporción que mantuvo un rango desde 1.6 hasta 6.1 veces más.

a) Especies pioneras



b) Especies tolerantes

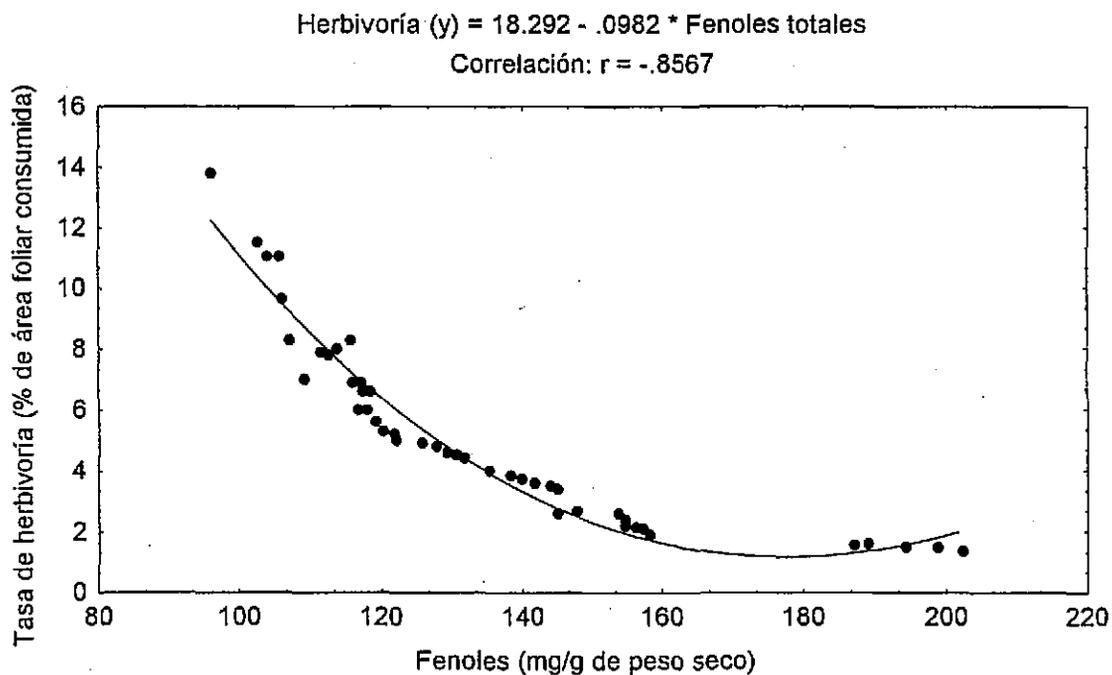


Figura 5.4. Correlación entre la herbivoría y la concentración fenólica en especies pioneras (a) y tolerantes (b) del bosque mesófilo, Gómez Farías, Tamps.

Tabla 5.4. Coeficientes de correlación y significancia estadística de contenido fenólico y la herbivoría en las seis especies estudiadas del Bosque Mesófilo, Gómez Farías, Tamaulipas.

Especie	g.l.	F	P	r	r ²
<i>Perymenium ovalifolium</i>	1	10.06	0.005	-0.59	0.36
<i>Cercis canadensis</i> var. mexicana	1	6.80	0.017	-0.52	0.27
<i>Liquidambar styraciflua</i>	1	0.406	0.53	-0.15	0.02 (n. s.)
<i>Clethra pringlei</i>	1	105.8	0.0001	-0.92	0.85
<i>Quercus germana</i>	1	318.7	0.0001	-0.97	0.94
<i>Podocarpus reichei</i>	1	105.5	0.0001	-0.92	0.85
Error	18	-	-	-	-

5.4. DISCUSIÓN

La mayoría de las variables estudiadas sitúan al BMM como intermedio entre los bosques tropicales y los templados en términos de herbivoría y concentración total de compuestos fenólicos. Las especies estudiadas representan en conjunto el 40% del valor de importancia florístico del BMM El Cielo, y no obstante que la mayoría (cinco) son de afinidad boreal, sólo *Perymenium ovalifolium* es netamente tropical, considero que son una muestra representativa de esta comunidad. Estas especies presentaron una tasa anual de consumo de 8.3%, esto significa 1.2 veces más que el promedio obtenido en los bosques templados latifoliados, y 1.3 veces menos que el promedio cuantificado para los bosques tropicales. Se sabe que las tasas de herbivoría ocurren en mayor magnitud en los bosques tropicales que en los templados (Coley y Barone 1996). En los bosques templados latifoliados, cerca del 7% de la producción anual de follaje es consumido por los insectos herbívoros. Por otra parte, las tasas de herbivoría de las especies tolerantes en los bosques tropicales húmedos ocurre en una dimensión del 11% anual, esto representa una cantidad 50% más alta que para los bosques templados (Coley y Kursar 2001).

Comparativamente, mis resultados resultan similares a los obtenidos para las especies pioneras: *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae) y *Liriodendron tulipifera* (Magnoliaceae) en los bosques templados Apalaches (EEUU), donde el nivel de consumo

foliar de estas especies oscila entre el 5-9%. Sin embargo, son menores que los exhibidos por la especie tolerante *Acer rubrum* (Aceraceae), cuyo daño foliar se estimó en 11%. En cambio dentro del mismo estudio, otra especie tolerante *Comus florida* (Cornaceae), registró el nivel más bajo (1-5%) (Shure y Wilson 1993).

El consumo foliar promedio (tasa diaria de herbivoría), de las seis especies analizadas en su conjunto, fue de 0.34% al inicio de la época lluviosa; terminando con 0.28% al finalizar la misma. La tasa promedio diaria obtenida en este estudio, resulta menor que la reportada para 46 especies tropicales de Barro Colorado Panamá (Coley 1983). Para esas especies, la autora encontró un consumo promedio de 0.52% por día⁻¹ durante la época lluviosa. En este estudio, las especies pioneras de rápido crecimiento iniciaron con un consumo de 0.45% por día, finalizando con 0.39%. En tanto que las especies tolerantes iniciaron con 0.22% y terminaron con 0.17% de consumo diario. Para las dos historias de vida (pioneras y tolerantes) el consumo foliar decreció en 1.1 veces y 1.3 veces respectivamente, al finalizar la época lluviosa.

Estos datos apoyan y refuerzan el planteamiento de la teoría de la disponibilidad de los recursos (Coley *et al.* 1985), en el sentido de que las especies de rápido crecimiento, que crecen en sitios ricos en recursos soportan las tasas más altas de herbivoría. Igualmente mis resultados, resultan concordantes con el modelo del balance C/N (Bryant *et al.* 1983) y el de la competencia de proteínas (Jones y Hartley 1999), pues en general, las mismas especies mostraron menor daño por herbívoros cuando crecían en un ambiente de bosque maduro que en un sitio abierto. Además, las mismas especies mostraron la tendencia de tener más fenoles totales cuando crecían en sitios cerrados. En términos generales, las especies cuentan con mayor disponibilidad lumínica y nutrimental en aquellos sitios abiertos que en sitios cerrados. Todo esto sugiere que los cambios en el daño del follaje observados están relacionados con la disponibilidad de los recursos de los hábitats y el balance de los nutrientes dentro de cada uno de ellos.

El patrón de concentración de fenoles totales en las especies del BMM de El Cielo (de acuerdo a la edad de la hoja), también resultó intermedio entre los patrones descritos para especies de bosques templados y tropicales. Aunque la concentración fenólica promedio para las hojas jóvenes en las especies pioneras fue 20% mayor que para las hojas maduras, y 3% mayor para las hojas jóvenes para las especies tolerantes, no se encontró diferencia estadística significativa entre edades. Esto contrasta con un análisis similar realizado en 46 especies tropicales en Panamá (Coley 1983), donde hubo una diferencia significativa de 1.5 veces mayor concentración en hojas jóvenes para especies pioneras y de

1.7 veces más para hojas jóvenes de especies tolerantes. El patrón que ocurre para las especies templadas es inverso al de las especies de árboles tropicales. Se ha documentado que la concentración de fenoles totales o de taninos se incrementa conforme avanza la maduración de las hojas (Feeny 1976). En los árboles templados, la mayoría del daño sucede cuando las hojas están maduras (73%), y las hojas maduras generalmente están mejor defendidas químicamente que las hojas jóvenes (Coley y Aide 1991). Las hojas jóvenes de las especies templadas contienen sólo la mitad de la concentración de taninos de los que tienen las maduras. Sin embargo, para las especies tolerantes a la sombra de los bosques tropicales húmedos, las hojas jóvenes sufren el 70% del daño que recibirán en toda su vida, e invierten más en defensas químicas que las hojas maduras (Coley y Kursar 1996). Estas diferencias, junto con las encontradas en la incidencia de daño en hojas jóvenes y maduras, se podrían interpretar como una inversión defensiva diferencial de acuerdo a la teoría de la defensa óptima Rhoades (1979), donde el nivel óptimo de defensa es el que maximizaría la relación beneficio/costo. En los ambientes tropicales, las hojas jóvenes serían más valiosas, o tendrían más riesgo de ataque, que aquellas en los ambientes templados. Esto sugeriría que en el BMM las hojas jóvenes y maduras tienen un valor similar para las plantas o que la relación beneficio/costo se iguala para hojas de ambas edades.

5.4.1. Tasa de herbivoría en hábitats contrastantes. Otro componente del presente estudio, fue el análisis de la herbivoría por tipo de hábitat, y sus especies adaptadas. El promedio de consumo de follaje obtenido en los claros de regeneración natural resultó 1.3 veces superior que el de sitios cerrados del bosque maduro con 0.27% de consumo diario ($P < 0.001$). La evidencia encontrada apunta, a que el mayor consumo foliar ocurrió en las especies de rápido crecimiento (pioneras). Para estas especies, los costos de oportunidad de la defensa resultan mayores que para las especies de lento crecimiento (tolerantes). Los sitios con amplia disponibilidad de recursos (claros) estuvieron asociados con los mayores niveles de herbivoría, esto sugiere un efecto causal y está de acuerdo con los preceptos en que se basa la teoría de disponibilidad de recursos propuesta por Coley et al. (1985). Mis resultados son coincidentes con otro estudio en el que se analizaron cuatro especies boreales, dos pioneras: *Robinia pseudoacacia*, *Liriodendron tulipifera*, y dos tolerantes a la sombra: *Acer rubrum* y *Cornus florida* (Shure y Wilson 1993). Los autores advirtieron mayor herbivoría para las especies de rápido crecimiento (*R. pseudoacacia* y *L. tulipifera*) utilizando cinco diferentes tamaños de claros. La proporción de mayor daño ocurrió principalmente en los tamaños de claro pequeños (0.016 a 0.08 ha), y *R. pseudoacacia* fue la que mayor herbivoría exhibió con la proporción del tamaño de claros

($P < 0.01$). Los tamaños de claro utilizados en el presente capítulo se aproximaron a 0.1 de ha. Esto brindó la oportunidad de que recursos como la luz y el agua estuvieran presentes, permitiendo crear ambientes ricos en recursos (véase el Cap. II para resultados del análisis lumínico).

Adicionalmente, el patrón de herbivoría detectado en árboles con historia de vida diferente que crecían en claros y bosque cerrado, es concordante con la hipótesis de la disponibilidad de recursos proximal de Bryant *et al.* (1983). En ella, los autores señalan que las plantas de rápido crecimiento pueden aumentar su inversión en defensa, según la disponibilidad de recursos proximal. En tanto que las especies de crecimiento lento se encuentran limitadas en cuanto a esta capacidad. Así, las plantas con crecimiento rápido invierten menos en defensas, tienen mayor potencial de crecimiento de regeneración después de defoliaciones, habitan en hábitats ricos en recursos, y contienen hojas de vida corta.

5.4.2. Concentración fenólica. A excepción de las otras variables estudiadas, la concentración promedio de fenoles totales para el grupo de especies analizadas (103.2 mg/g de peso seco) no resulta evidentemente intermedia entre las encontradas en bosques tropicales y templados. Las especies del BMM se ubican solamente por abajo del promedio obtenido (con el mismo método de cuantificación de fenoles totales) para 46 especies tropicales (151.1 mg/g de peso seco) (Coley 1983). Al comparar de manera porcentual los resultados, El Cielo advierte una concentración de 10.3% de peso seco, cantidad superior de 1 a 2.6 veces más comparada contra 10 bosques tropicales del mundo (Tabla 5.5).

Las especies tolerantes expresaron 1.9 veces mayor cantidad de fenoles que las especies pioneras. Esto es concordante con lo encontrado para las especies tolerantes templadas (*Acer rubrum* y *Cornus florida*) y pioneras (*Robinia pseudoacacia* y *Liriodendron tulipifera*) en los Apalaches (E.E.U.U.) (Shure y Wilson 1993).

Sin embargo, estas comparaciones resultan distintas para las especies tolerantes (*Acer rubrum* y *Cornus florida*) de los Apalaches al confrontar los resultados con El Cielo. Las especies de El Cielo mostraron una concentración fenólica foliar 30% mayor en las especies pioneras (7.6 vs. 5.5%), pero menor en 80% para las especies tolerantes (13.8 vs. 24.6%) (datos tomados de Shure y Wilson 1993).

5.4.2.1. Concentración por historia de vida. La mayor concentración de fenoles ($\geq 50\%$) se registró en las especies tolerantes (de crecimiento lento), esto es consistente con lo propuesto por Coley *et al.* (1985), donde los autores mencionan que las especies con

crecimiento lento son aquellas que más recursos destinan en defensa y poseen mayor concentración de metabolitos secundarios.

Tabla 5.5. Concentración fenólica considerando: porcentaje (%) de peso seco, diferentes números de especies y sitios tropicales del mundo, comparados con el BMM El Cielo (Modificada de Waterman y McKey 1989).

Sitio	Número de especies	Fenoles totales (% de peso seco)
Barro Colorado (Panamá)	24	10.10
Douala-Edea (Cameroon)	38	7.31
Kakachi (India del Sur)	13	6.52
Kibale (Africa)	44	4.00
Kuala Lompat (Sureste de Asia)	37	4.30
Santa Rosa (Costa Rica)	78	6.20
Sepilok (Sureste de Asia)	42	6.00
Visoke (Africa)	21	5.01
Zanzibar (Sureste de Asia)	15	6.29
El Cielo (México)	6	10.32

5.4.2.2. Concentración por hábitat. En la concentración fenólica por hábitat para las especies pioneras, también ocurrió una variación, la cual fue mayor para el bosque maduro. Dicha variación resultó significativa observando sólo 1.3 veces mayor concentración en este hábitat, esto es 10% más para el bosque maduro, respecto a los claros de vegetación. Sin embargo, para las especies tolerantes no se observó variación significativa. Esta evidencia apunta a que en las especies tolerantes no se modifica la concentración de fenoles de acuerdo al hábitat. Esto es contrario a lo que determinado por Shure y Wilson (1993), en cuanto a que la concentración fenólica se incrementa con el tamaño del claro para las especies tolerantes templadas, más que para las pioneras (en un gradiente proporcional de menor a mayor, con respecto al tamaño del claro y la concentración fenólica).

Lo anterior resulta interesante desde la perspectiva de las hipótesis de la defensa de las plantas, ya que muestra que el modelo de Coley *et al.* (1985), de Bryant *et al.* (1983) junto con el de Jones y Hartley (1999) no cubren a todo tipo de plantas, y que más

bien son complementarios. Por ejemplo, el modelo de Bryant *et al.* (1983) predeciría lo que en este estudio sucedió para las especies pioneras, pero no así con las tolerantes. Con el modelo de Coley *et al.* (1985), únicamente se esperaría que las diferencias hubiesen sido encontradas entre historias de vida diferentes, pero no necesariamente entre individuos de la misma especie que crecen en hábitats contrastantes.

El hecho de encontrar mayor concentración fenólica en el bosque maduro, probablemente se relaciona con los menores niveles de herbivoría expresados en este tipo de hábitat, y principalmente con las especies adaptadas a él (especies tolerantes). La plasticidad manifiesta por las especies vegetales ocurre marcadamente en la variación, incluso, dentro de una misma forma de vida (*e.g.* especies de rápido crecimiento expuestas a dos hábitats de mayor o menor disponibilidad lumínica). Esto último, es próximo a lo que registrado por Coley y Aide (1991) para algunas especies características de los claros de regeneración. Coincidentemente, estos hallazgos son compatibles con la teoría del balance Carbono / Nutrientes (Bryant *et al.* 1983); y refuerzan sus argumentos en buena medida.

Las hojas de las especies de rápido crecimiento estudiadas resultaron mayormente atacadas y esto se reflejó en una inversión menor de defensa química (fenoles totales). En tanto que las hojas de las especies con crecimiento lento el daño fue menor, pero la inversión resultó casi dos veces más en este recurso defensivo. Incluso, las dos historias de vida presentaron mayor consumo foliar cuando estuvieron expuestas en los sitios de alta disponibilidad de recursos (claros del BMM). Esta evidencia última advierte que las diferencias pudieron ser debidas a la asignación de recursos a defensas basadas en carbono depende del balance C/N (Bryant *et al.* 1983).

De igual manera, los datos obtenidos resultan similares a los resultados encontrados por Langenheim (2001), donde la autora postuló que el abundante Carbono proveniente de la fotosíntesis, acompañado por la baja utilización de éste en árboles de crecimiento lento, en bosques maduros de suelo pobre en nutrientes, permitiría que hubiera Carbono disponible para la síntesis de resina (como una estrategia defensiva antiherbívoro) en algunas coníferas (Araucariaceae y Pinaceae), y también en algunas familias de angiospermas (Leguminosae, Burseraceae y Dipterocarpaceae).

El coeficiente de regresión entre la concentración fenólica y la herbivoría ($r = -0.69$) es mucho mayor al obtenido por Coley (1983) para las 42 especies tropicales. En ese estudio, la autora menciona un coeficiente de $r = 0.040$ para hojas jóvenes, y $r = -0.099$ para hojas maduras. Esta diferencia tan grande en los coeficientes de correlación podría

deberse, entre otras cosas, a la mayor diversidad y abundancia existente de metabolitos secundarios en los trópicos húmedos (Coley y Aide 1991). Por ejemplo, la distribución y actividad de alcaloides es más común y presentan mayor toxicidad en los trópicos que en los bosques templados (Levin y York 1978). Para los bosques templados, aproximadamente el 16% de las especies analizadas poseen alcaloides, esto es dos veces menos que lo que ocurre para las especies tropicales, donde cerca del 35% presentan estos compuestos (Levin 1976a, 1976b). Otro caso es la concentración de resinas en base a compuestos terpenoides. La mayor concentración de resinas ocurre en las especies tropicales. Un ejemplo ilustrativo es el desarrollado por Langenheim *et al.* (1981) y Langenheim (2001). La autora encontró mayores cantidades de resina en las especies tropicales *Hymenaea* y *Copaifera* que en un ejemplo modelo de *Pinus ponderosa*. Incluso, la autora señala que la mayoría de los taxa que producen copiosa resina en la actualidad o que la produjeron, viven o vivieron más comúnmente bajo condiciones del trópico o subtropico húmedos (Langenheim 1966, 1969, 1975, 1990, 1995). Así, las especies tropicales dependerían de una mayor diversidad de metabolitos secundarios para su defensa, y los compuestos fenólicos sólo serían un componente más de sus sistema defensivo. En contraste con lo anterior, las especies que estudié en el BMM El Cielo, tendrían un menor repertorio de metabolitos secundarios. Además, dado que el número de especies estudiadas es pequeño, el factor filogenético pudo haber tenido más importancia pues en las fagáceas, por ejemplo, es bien conocido que el grupo más importante de metabolitos secundarios es el de compuestos fenólicos (Schultz y Baldwin 1982).

Por otra parte, los compuestos fenólicos medidos con el ensayo de Folin-Denis, no muestran tendencias latitudinales obvias. Sin embargo, se sabe que la fertilización y las condiciones de sombra reducen la concentración de metabolitos con base Carbono (*i.e.* fenoles y terpenos) (Bryant *et al.* 1987). Esto ha sido documentado en la reducción de concentración de fenoles y taninos (por efectos de sombreado y fertilización) para los sabinos (*Salix* spp.) (Waring *et al.* 1985, Larsson *et al.* 1986, Bryant y Chapin 1986). La fertilización nitrogenada reduce la concentración de terpenos en la especie *Heterotheca subaxillaris* (Mihaliak y Lincoln 1985). Así como también, el efecto de sombra reduce la concentración de taninos en las especies *Barteria fistulosa* (Waterman *et al.* 1984) y *Vaccinium* spp. (Hanley *et al.* 1987).

Los resultados de la correlación entre fenoles totales y herbivoría muestran mayor coeficiente (r) para las especies de crecimiento lento (tolerantes) que para las de

crecimiento rápido (pioneras), en una proporción que va desde 1.6 hasta 6.1 veces más (Tabla 5.4). En el primer caso, la regresión explica el 12% de la variación mientras que en el segundo, el 70% de la variación en herbivoría se explica por los fenoles. Esto sugiere fuertemente, que las especies tolerantes estudiadas destinan mayor cantidad de recursos en la defensa como fenoles totales, y que esta inversión resulta efectiva reduciendo el daño por herbivoría. El hecho de que *Liquidambar styraciflua* no haya presentado una correlación significativa entre fenoles totales y herbivoría (Tabla 5.4) puede deberse, entre otras cosas, a que posee altas concentraciones de terpenos (Sánchez-Ramos *et al.* 1999), compuestos que tienen actividad antiherbívora (Langenhein 1994).

La línea de regresión obtenida considerando únicamente a las especies tolerantes muestra que hay una reducción lineal de la herbivoría concomitante con el aumento en fenoles totales hasta que se alcanza una concentración de 160 mg/g de fenoles, a partir de la cual la curva se asintotiza y ya no hay un descenso significativo en la tasa de herbivoría. Este comportamiento de la curva hasta los 160 mg/g de fenoles concuerda con las predicciones de la teoría de la apariencia (Fenny 1976, Rhoades y Cates 1976) donde se espera que las defensas cuantitativas sean más efectivas a medida que su concentración aumente. Sin embargo, este modelo no funciona con concentraciones mayores donde, a pesar del aumento, la herbivoría no disminuyó. De acuerdo al modelo de la apariencia y al de la defensa óptima (Rhoades 1979) debería haber selección en contra de la producción excesiva de fenoles en estas especies, pues las defensas se consideran costosas. Así, esta condición donde se producen fenoles en exceso, debería ser transitoria a menos de que el costo de los fenoles fuera menor (Bryant *et al.* 1983) o que los fenoles estuvieran funcionando de otra manera para la planta (Seigler 1977).

En términos generales, los patrones de herbivoría y de defensa obtenidos generan un escenario promisorio para el descubrimiento de nuevos hallazgos en la interacción planta-herbívoro. El hecho de encontrar diferencias en la respuesta de las plantas a las hipótesis planteadas provee de amplias expectativas en el conocimiento ecológico de estas especies. La diferencia tácita encontrada en la herbivoría entre la historia de vida de las plantas y la inversión en metabolitos secundarios, refuerza lo que al parecer es una tendencia generalizada de las plantas pioneras *versus* plantas tolerantes y plasmado en la teoría de disponibilidad de los recursos (Coley *et al.* 1985). La discrepancia en la herbivoría de los sitios (hábitats) analizados y el de las plantas adaptadas a las condiciones de vida de éstos, apoyan por otro lado la teoría del balance Carbono/Nutrientes (Bryant *et al.* 1983, Tuomi *et al.* 1984), ya que las concentraciones de

metabolitos secundarios basados en Carbono (e.g. terpenos y fenoles) se encuentran positivamente correlacionados con la relación C/N dentro de la planta. El hecho de contrastar hábitats, brindó la oportunidad de contar con sitios de alta y baja disponibilidad de nutrientes. Es la razón por la cual, los sitios con deficiencia en nutrientes limitan más el crecimiento que la fotosíntesis. Por lo tanto, los carbohidratos capturados no pueden usarse en el crecimiento, dirigiéndose al metabolismo secundario y acumulando, en consecuencia, defensas basadas en carbono (i.e. fenoles totales). Estos aspectos defensivos de las plantas deberán de considerarse aunados a otros (analizados en los Caps. III y IV de esta tesis), tales como la dureza y la pubescencia foliar, así como el contenido nutricional (e.g. agua). El conjunto de factores analizados en el presente estudio, ofrece una punta de arranque para el entendimiento de este valioso ecosistema.

Estudios fitoquímicos detallados posteriores, que permitan observar la variación de grupos de compuestos secundarios bien definidos y cuantificados, así como el estudio de su relación con el consumo foliar (herbivoría) considerando otras especies con historias de vida distinta, hábitats diferenciables y edades contrastantes de la planta, pueden arrojar resultados que refuercen, aún más, las aseveraciones encontradas para el presente estudio.

LITERATURA CITADA

- Becker, P. 1981. Potential physical and chemical defenses of *Shorea* seedling leaves against insects. *Malay. For.* 23:346-56.
- Bell, E.A. 1974. Proc. Summer Inst. Biol. Control Plant Insects Dis. California. pp. 403.
- Bryant, J.P. y F.S. Chapin III. 1986. Browsing-woody plant interactions during boreal forest plant succession. Págs: 213-225. En: Cleve, K.V., F.S. Chapin III, P.W. Flanagan, L.A. Viereck y C.T. Pyne (eds.). *Forest ecosystems in the Alaska taiga*. Springer-Verlag, Nueva York, N.Y.
- Bryant, J.P., F.S. Chapin III y D.R. Klein 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Bryant, J.P., T.P. Clausen, P.B. Reichardt, M.C. McCarthy y R.A. Werner. 1987. Effect of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) leaves for the large aspen tortrix (*Choristoneura conflictana* Walker). *Oecologia* 73: 513-517.

- Bryant, J.P., I. Heitkonig, P. Kuropat y N.Owen-Smith. 1991. Effects of severe defoliation on the long-term resistance to insect attack and on leaf chemistry in six woody species of the southern African savanna. *American Naturalist* 137: 50-63.
- Coley, P.D. 1981. Ecological and evolutionary responses of tropical trees to herbivory: a quantitative analysis of grazing damage, plant defenses, and growth rates: Dissertation. University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-33.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defenses. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P.D. y T.M. Aide 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaves forests. Págs: 25-49. En: Price, P.W., T.M. Lewinson, T.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.). *Plant-Animal Interaction: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John & Wiley Sons, Nueva York.
- Coley, P.D. y J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology & Systematics* 27:305-335.
- Coley, P.D. y T.A. Kursar. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs. Págs: 305-36. En: Smith, A.P., S.S. Mulkey, y R.L. Chazdon (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Coley, P.D. y T.A. Kursar. 2001. Herbivoría, defensas vegetales y enemigos naturales en bosques tropicales. Págs: 401-424. En: Anaya, A.L., F.J. Espinosa-García y R. Cruz-Ortega (eds.). *Interacciones químicas entre organismos. Aspectos básicos y perspectivas de su aplicación*. Universidad Nacional Autónoma de México y Plaza y Valdés. México, D.F.
- Crankshaw, D.R. y J.H. Langenheim. 1981. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. *Biochem. Syst. Ecol.* 9: 115-124.
- Deverall, B.J. 1977. *"Defense Mechanisms of Plants"*. Cambridge Univ. Press, London and New York. pp. 240.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. En: Clark, D.A., R. Dirzo y N. Fetcher (eds.) *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Rev. Biol. Trop.* 35: 119-131.

- Ernest, K.A. 1989.** Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21: 194-199.
- Espinosa-García, F.J. 2001.** La diversidad de los metabolitos secundarios y la teoría de la defensa vegetal.- Págs: 231-250. En: Anaya, A.L., F.J. Espinosa-García y R. Cruz-Ortega (eds.). *Interacciones químicas entre organismos. Aspectos básicos y perspectivas de su aplicación.* Universidad Nacional Autónoma de México y Plaza y Valdés. México, D.F.
- Farnsworth, J.E. y A.M. Ellison. 1991.** Patterns of herbivory in Belizian mangrove swamps. *Biotropica* 23: 555-567.
- Feeny, P. 1976.** Plant apparency and chemical defense. Págs: 1-40. En: Wallace, J. y R.L. Mansell (eds). *Biochemical interactions between plants and insects. Recent Advances in Phytochemistry.* Plenum Press, Nueva York.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Maass y J. K. 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.
- Fox, L. R. 1981.** Defense and dynamics in plant-herbivore systems. *American Zoologist* 21: 853-864.
- Gershenzon, J. 1984.** Changes in the level of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. Págs: 273-320. En: B. Timmermann, C. Steelink y F. Loewus (eds.). *Phytochemical adaptations to stress.* Plenum Press, Nueva York.
- Grime, J.P. 1979.** *Plant Strategies and Vegetation Processes.* J. Wiley and Sons, Chichester, Gran Bretaña.
- Hanley, T.A., R.G. Cates, B. Van Horne y J.D. McKendrick. 1987.** Forest stand age-related difference in apparent nutritional quality of forage for deer in southeastern Alaska. Págs: 9-17. En: Provenza F.D., G.A. Flinders y D. McArthur (eds.). *Proc. 4th Ann. Wildland Shrub Symp.* Brigham Young Univ. Press, Provo, Utah.
- Harborne, J.B. 1988.** *Introduction to ecological biochemistry.* 3d edición. London Academic Press. 320 pp.
- Harms, D. A. y W.J. Mattson. 1992.** The dilemma of plants: To grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Jones, C.G. y S.E. Hartley. 1999.** A protein competition model of phenolic allocation *Oikos* 86: 27-44
- Janzen, D.H. 1974.** Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6:69-103.

- Langenheim, J. H. 1966. Botanical source for amber from Chiapas, Mexico. *Ciencia* 24: 201-211.
- Langenheim, J. H. 1969. Amber: a botanical inquiry. *Science* 163: 1157-1169.
- Langenheim, J. H. 1975. *Role of the tropics in evolution of resin-producing trees*. Pág: 116. En: Proc. VII International Bot. Congress, Leningrado.
- Langenheim, J. H. 1990. Plant resins. *Amer. Scientist* 70: 16-24.
- Langenheim, J.H. 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20 :1223-1280.
- Langenheim, J. H. 1995. Biology of amber-producing trees: focus on case studies of *Hymenaea* and *Agathis*. Págs: 1-30. En: Anderson, K. B. y J. C. Crelling (eds.). *Amber, resinites and fossil resins*. Amer. Chem. Soc. Symposium Series No. 607, Washington, D. C.
- Langenheim, J.H. 2001. Contribuciones de los estudios de largo plazo a la teoría de la defensa química: Perspectivas con árboles resinosos de zonas templadas y tropicales. Págs: 251-304. En: Anaya, A.L., F.J. Espinosa-García y R. Cruz-Ortega (eds). *Interacciones químicas entre organismos. Aspectos básicos y perspectivas de su aplicación*. Universidad Nacional Autónoma de México y Plaza y Valdez.
- Langenheim, J.H., S.P. Arrhenius y J.C. Nascimento. 1981. Relationship of light intensity to leaf resin composition and yield in the tropical leguminous genera *Hymenaea* and *Copaifera*. *Biochemical Systematics and Ecology* 9: 27-37.
- Larsson, S., A. Wiren, T. Ericsson y L. Lundgren. 1986. Effects of light and nutrient stress on leaf phenolic chemistry in *Salix dasyclados* and susceptibility to *Galerucella lineola* (Coleoptera) *Oikos* 47: 205-210.
- Levin, D.A. 1976a. Alkaloid-bearing plants: An ecogeographic perspective. *American Naturalist* 110:261-84.
- Levin, D.A. 1976b. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 121-159.
- Levin, D.A. y B.M. York. 1978. The toxicity of plant alkaloids: an ecogeographic perspective. *Biochemical Systematics and Ecology* 6: 61-76.
- Loomis, W.E. 1953. Growth and differentiation: An introduction and summary. Págs: 1-17. Loomis, W.E. (ed.). Ames: Iowa State College Press.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.

- McKey, D.D., P.G. Waterman, C.N. Mbi, S.J. Gartlan y T.T. Struhsaker. 1978.** Phenolic content of vegetation in two African rain forests: ecological implications. *Science* 202:61-64.
- Mattson, W.J. y R.K. Levieux. 1988.** *Mechanisms of woody plants defenses against insects search for pattern.* Spring-Verlag. Nueva York.
- Mattson, W.J. y S.R. Palmer. 1988.** Changes in the foliar minerals in trembling aspen, *Populus tremuloides*, in response to artificial defoliation. Págs: 155-168. En: Mattson, W.J. y R.K. Levieux (eds.). *Mechanisms of woody plants defenses against insects search for pattern.* Spring-Verlag. Nueva York.
- Mihaliak, C.A. y D.E. Lincoln. 1985.** Growth pattern and carbon allocation to volatile leaf terpenes under nitrogen-limiting conditions in *Heterotheca subaxillaris* (Asteraceae). *Oecologia* 66: 423-426.
- Rhoades, D. F. 1979.** Evolution of plant chemical defense against herbivores. Págs: 4-54. En: Rosenthal G.A. y D.H. Janzen (eds.). *Herbivores their interaction with secondary plant metabolites.* Academic Press. Nueva York.
- Rhoades, D.F. y R. G. Cates. 1976.** Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Págs: 168-213. En: Wallace, J. y R. L. Mansell (eds.). *Biochemical interactions between plants and insects.* Recent Advances in Phytochemistry. Plenum Press, Nueva York.
- Sánchez-Ramos, G., R. Dirzo y F.J. Espinosa-García. 1999.** Terpenoid variability in young and mature leaves of *Liquidambar styraciflua* from gap and closed forest in relation to herbivory. *XVI Congreso Internacional de Botánica*, 1-7 de agosto de 1999, St. Louis Missouri, E.U.A. Abstracts, pág. 498.
- Schultz, J.C. y I.T. Baldwin. 1982.** Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science* 217: 149-151.
- Shure, D.J. y L. A. Wilson. 1993.** Patch-size effects on plant phenolics in successional openings of the Southern Appalachians. *Ecology* 74: 55-67.
- Seigler, D. S. 1977.** Primary roles for secondary compounds. *Biochemical Systematics and Ecology* 5: 195-199.
- Southwood, T.R.E., V.K. Brown y P.M. Reader. 1986.** Leaf palatability, life expectancy and herbivore damage. *Oecologia* 70:544-48.
- Tuomi, J. P., E. Niemelä, S. S. Haukioja y S. Neuvonen. 1984.** Nutrient stress: An explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. *Oecologia* 61: 208-210.

- Turner, I.M. 1995. Foliar defenses and habitat adversity of three woody plant communities in Singapore. *Functional Ecology* 9:279-84.
- Waring, R. H., A.J.S. McDonand, S. Larsson, T. Ericsson, A. Wiren, E. Arwidsson, Ericsson y T. Lohammar. 1985. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia* 66: 157-160.
- Waterman, P. G., J.A.M. Ross y D.B. McKey. 1984. Factors affecting levels of some phenolic compounds, digestibility and nitrogen content in the mature leaves of *Barteria fistulosa* (Passifloraceae). *Journal of Chemical Ecology* 10: 387-401.
- Waterman, P. G. y D.B. McKey. 1989. Herbivory and secondary compounds in rain forest plants. Págs: 513-536. En: Lieth, H. y M.J.A. Werger (eds.). *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam.
- Waterman, P. G. y S. Mole. 1989. Extrinsic factors influencing production of secondary metabolites in plants. Págs: 107-134. En: Bernays, E.A. (ed.). *Focus on plant-Insect interactions*. CRC Press, Boca Raton.
- Waterman, P. G. y S. Mole. 1994. *Analysis of phenolic plant metabolites*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 238 pp.
- Whittaker, R.H. y P.P. Feeny . 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species *Science* 71: 757-770.
- Zucker, W.V. 1983. Tannins: Does structure determine function? An ecological perspective. *American Naturalist* 121: 335-365.

CAPÍTULO VI

**ESPECIFICIDAD Y HERBIVORÍA DE
LEPIDOPTERA SOBRE ESPECIES PIONERAS
Y TOLERANTES DEL BOSQUE MESÓFILO DE
LA RESERVA DE LA BIOSFERA EL CIELO,
TAMAULIPAS, MÉXICO**

ESPECIFICIDAD Y HERBIVORIA DE LEPIDOPTERA SOBRE ESPECIES PIONERAS Y TOLERANTES DEL BOSQUE MESOFILO DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA EL CIELO, TAMAULIPAS, MEXICO

Gerardo SÁNCHEZ-RAMOS¹, Rodolfo DIRZO² y Manuel A. BALCÁZAR-LARA³

¹ Instituto de Ecología y Alimentos, Universidad Autónoma de Tamaulipas,
13 Blvd. Adolfo L. Mateos No. 928, CP. 87040. Cd. Victoria, Tam. MEXICO

² Instituto de Ecología, UNAM, Apdo. Postal 70-275, CP. 04510 México, D.F. MEXICO

³ Instituto de Biología, UNAM, Apdo. Postal 70-153, CP. 04510 México, D.F. MEXICO

RESUMEN

Se reconocen las principales especies de Lepidoptera asociadas a seis especies de plantas con alto valor de importancia ecológico y distinta historia de vida: tres pioneras (*Perymenium ovalifolium*, *Cercis canadensis* var. *mexicana* y *Liquidambar styraciflua*) y tres tolerantes (*Clethra pringlei*, *Quercus germana* y *Podocarpus reichei*) del bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Cielo de Gómez Farías, Tamaulipas. Se llevó a cabo una cuantificación de la herbivoría (% de área foliar) para cada especie vegetal efectuada por larvas de lepidópteros en función del tiempo durante la época lluviosa, analizando el efecto del consumo foliar de cada especie y la historia de vida de las plantas estudiadas.

Con la finalidad de reconocer el efecto de la relación generalismo: especificidad para cada lepidóptero, se realizaron pruebas de selectividad manteniendo larvas de cada especie en cautiverio, ofreciéndoles diferentes hospederos y evaluando su consumo foliar. Los resultados muestran ocho diferentes especies de Lepidoptera asociados a las seis especies vegetales. Colectivamente estos lepidópteros consumieron 7% del área foliar disponible de sus hospederos. Las especies de plantas pioneras mostraron ca. 3 veces más herbivoría por lepidópteros que las especies tolerantes. En general, los lepidópteros mostraron una tendencia hacia la especialización, principalmente los asociados a las especies tolerantes. Palabras Clave: bosque mesófilo, especies pioneras, especies tolerantes, herbivoría, Lepidoptera, Reserva de la Biosfera El Cielo.

ABSTRACT

We investigated the species of Lepidoptera associated with the six most important plants, three gap-colonizing species (*Perymenium ovalifolium*, *Cercis canadensis* var. *mexicana* and *Liquidambar styraciflua*) and three shade-tolerant species (*Clethra pringlei*, *Quercus germana* and *Podocarpus reichei*) in the Biosphere Reserve El Cielo at Gómez Farías, Tamaulipas cloud forest. The levels of herbivory (% leaf area eaten) by each lepidopteran larvae were measured during the rainy season. Selectivity tests were carried out evaluating the generalist-specialist insect effect. The results showed eight different lepidopteran species. They consumed 7% of the available leaf area within the six plant species. For pioneer species the % of leaf area grazed was ca. 3 times greater than for shade-tolerant species leaves. The insects associated with shade-tolerant species were more specialist than the insects associated with pioneer species.

Key Words: Biosphere Reserve El Cielo, cloud forest, pioneer species, tolerant species, herbivory, Lepidoptera.

INTRODUCCION

Una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades naturales es la herbivoría (Crawley, 1983; Dirzo 1984). Se estima que aproximadamente el 10% de la productividad primaria terrestre se mueve en dirección de los herbívoros (Coley *et al.* 1985). Estos también pueden influir significativamente en la riqueza de especies de plantas, la abundancia relativa de éstas, y ser componentes causales de la heterogeneidad espacial (Crawley, 1983). Incluso, se argumenta que pueden influir en el ciclaje de nutrientes del ecosistema (Schowalter, 1981). Al nivel de las poblaciones de plantas se ha demostrado que los herbívoros tienen un impacto significativo, afectando incluso la demografía, distribución y abundancia de las plantas (Louda, 1982; Dirzo, 1984). En el nivel del individuo, es reconocido que los herbívoros pueden afectar negativamente uno o más componentes de la adecuación de las plantas (e.g. crecimiento, sobrevivencia, reproducción), y han sido considerados como importantes agentes selectivos en la evolución de las mismas (Ehrlich y Raven, 1964; Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Whithman y Mooper, 1985; Marquis, 1984).

En estudios recientes se ha demostrado además que la herbivoría afecta a su vez a otros componentes bióticos que interactúan con las plantas, por ejemplo las micorrizas (Gehring y Linhart, 1993), particularmente en sistemas de condiciones abióticas tensionantes como los sistemas áridos y semiáridos (Gehring y Linhart, 1993; Whitham y Mopper, 1985). Lo anterior, hace evidente que la gran mayoría del conocimiento disponible se ha obtenido a partir de estudios en zonas templadas, tropicales, áridas y semiáridas. En contraste, prácticamente no hay información al respecto de los bosques mesófilos tropicales y subtropicales, a pesar de su gran importancia florística (Rzedowski, 1986; Dirzo, 1994) y como sistema que aporta servicios ecológicos de gran importancia, tales como el aprovisionamiento de agua y control de ciclos hidrológicos (Dirzo, 1994). Recientemente se ha concluido un estudio sobre los patrones de herbivoría para el bosque mesófilo de montaña El Cielo, Tamaulipas (Sánchez-Ramos, 1998). Un aspecto relevante en dicho estudio fue el análisis de la detección de los principales herbívoros presentes en el bosque mesófilo.

Se considera que los insectos son los principales herbívoros en una gran variedad de comunidades vegetales, que incluyen tanto bosques templados (ver Crawley, 1983) como diversos tipos de bosques tropicales (Janzen, 1981; Dirzo, 1987). Dentro de los insectos, las larvas de Lepidoptera pueden considerarse como uno de los grupos de mayor representatividad e impacto en las comunidades. Por

ejemplo, constituyen hasta 90% de los defoliadores del complejo genérico *Quercus* (Marquis y Whelan, 1994; Wold y Marquis, 1997), y en selvas tropicales húmedas de México son uno de los tres principales consumidores de follaje (de la Cruz y Dirzo, 1987), junto con algunos coleópteros y las hormigas arrieras (Attini). Nuestros estudios en el bosque mesófilo de Gómez Farías, confirman que los insectos, y dentro de éstos los lepidópteros, son uno de los grupos principales de herbívoros del follaje. Con el fin de caracterizar el papel que juegan los Lepidoptera del bosque mesófilo de Gómez Farías, en el presente estudio abordamos las siguientes preguntas:

¿Cuáles son los principales folívoros lepidópteros dentro de un grupo de especies vegetales representativas de esta comunidad?

¿cómo es la relación generalismo: especificidad dentro de este grupo de herbívoros?

¿cuál es la magnitud de consumo foliar por herbívoros lepidópteros presentes en las seis especies representativas con historia de vida contrastante del bosque mesófilo de Gómez Farías?

MATERIAL Y METODOS

Sitio de estudio

El sitio estudiado corresponde a un bosque mesófilo de montaña situado en la región de Gómez Farías, Tamaulipas, al noreste de la República Mexicana (23°06'13" N y 99°25'43" W), con altitud de 1130 msnm, temperatura promedio anual de 14°C y una precipitación pluvial promedio anual entre 2,000 y 2,500 mm (Puig y Bracho, 1987). El bosque mesófilo en esta región tiene una superficie de 200 km² (Puig y Bracho, 1987) y actualmente está protegido por un decreto de Reserva de la Biosfera-UNESCO denominada El Cielo. Este tipo de vegetación se representa por elementos arbóreos como *Acer skutchii*, *Cercis canadensis* var. *mexicana*, *Clethra pringlei*, *Liquidambar styraciflua*, *Magnolia tamaulipana*, *Podocarpus reichei*, *Quercus germana* y *Quercus sartorii* (Puig, 1993). En este ecosistema de montaña es posible reconocer dos tipos de hábitats en su estado natural: el bosque maduro y las fases de regeneración natural (claros) por el efecto de la caída de árboles sobremaduros (Arriaga, 1987; Sánchez-Ramos, 1998).

Las especies vegetales

Fueron consideradas seis especies con historia de vida contrastante: tres pioneras, demandantes de luz y tres tolerantes a la sombra. La selección de éstas se basó en su alto valor de importancia (VI = Densidad relativa + Frecuencia relativa + Dominancia relativa; ver Sánchez-Ramos, 1998) y representatividad ecológica en los hábitats característicos de este ecosistema. Las especies elegidas, sus historias de vida, hábitat y valor de importancia se presentan en el Cuadro 1.

Mediante un análisis florístico-estructural basado en el estudio de 20 sitios elegidos aleatoriamente, se calculó el valor de importancia (VI) y se eligieron las seis especies vegetales en el bosque mesófilo de Gómez Farfás (Sánchez-Ramos, 1998). Colectivamente, estas 6 especies agrupan el 33% del total registrado en el estudio florístico. Dado que en dicho estudio se detectaron 51 especies de plantas en total, y el promedio por especies fue de 5.8%, el grupo de las seis especies elegidas puede considerarse como representativo del bosque mesófilo El Cielo. Sobre estas especies se registró periódicamente la presencia de herbívoros. Además, se registró el tipo de daño en un grupo aleatorio de hojas marcadas de las seis especies de plantas.

Cuadro 1

Especies seleccionadas para estudio de los lepidópteros herbívoros en el bosque mesófilo, Gómez Farfás, Tamaulipas.

Especies	Hábitat	Historia de vida	Valor de importancia (VI)
<i>Quercus germana</i> Cham et Schlectht. (Fagaceae)	BM*	Tolerante	27.0
<i>Clethra pringlei</i> S. Wats (Clethraceae)	BM	Tolerante	17.1
<i>Podocarpus reichei</i> Buchlz et Gray (Podocarpaceae)	BM	Tolerante	9.2
<i>Liquidambar styraciflua</i> L. (Hammamelidaceae)	Claros	Pionera	20.6
<i>Cercis canadiensis</i> var. <i>mexicana</i> L. (Fabaceae)	Claros	Pionera	10.7
<i>Perymenium ovalifolium</i> (A. Gray) B. Turner (Asteraceae)	Claros	Pionera	14.11

* BM = Bosque mesófilo maduro

El método

Para evaluar el daño por lepidópteros, en primera instancia se identificó a cada larva hasta especie. Se consideró toda la diversidad de larvas de lepidópteros encontradas alimentándose de cada especie de planta. La representación relativa de lepidópteros con los avistamientos, y las cicatrices foliares registradas fueron usadas como criterios para definir los grupos de herbívoros predominantes.

Para la identificación de los lepidópteros detectados, las orugas de éstos fueron mantenidas bajo cautiverio alimentándolas hasta el estadio de pupa en bolsas plásticas; al emerger los imagos fueron trasladados para su determinación al laboratorio de entomología del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México, D.F.

Para detectar diferencias en la preferencia alimenticia de cada especie se designaron cuatro categorías de especificidad: muy alta, alta, media y baja. Lo anterior, bajo el supuesto de que un insecto se alimente de más de una especie de planta en un sistema natural. Las categorías y su equivalencia quedaron integradas como sigue:

Categoría I. Muy alta = aquellos insectos que no fueron localizados en el campo alimentándose de otras plantas y no aceptaron otro alimento al estar en cautiverio

Categoría II. Alta = que no fueron localizados en el campo alimentándose en otra planta, pero que aceptaron alimento de una especie próxima (i.e. mismo género, diferente especie)

Categoría III. Media = que fueron esporádicamente localizadas en el campo en otra especie, aunque de plantas próximas (i.e. mismo género, diferente especie); y que aceptaron alimento de otras plantas.

Categoría IV. Baja = que fueron localizados alimentándose de taxa diferentes de plantas y aceptaron alimento de otras especies.

Para la cuantificación de la magnitud del consumo foliar se midió la herbivoría durante un tiempo determinado en ausencia de enemigos naturales de los lepidópteros. Dichas mediciones reflejan la magnitud de consumo potencial y las tasas de herbivoría de manera comparable entre especies de lepidópteros y de plantas. Para estandarizar aún más estas mediciones se utilizaron plantas ubicadas en el estrato bajo (< 2.5 m) y en la época lluviosa, que es la de mayor consumo foliar (Coley, 1983; Filip *et al.* 1995; Sánchez-Ramos, 1998). Debido a que una

misma especie de lepidóptero (*H. variabilis*) estuvo presente en dos diferentes hospederos (*L. styraciflua* y *P. ovalifolium*), las mediciones se realizaron desde la perspectiva del daño foliar que las larvas efectuaron sobre sus distintos hospederos. Para ello, se utilizaron nueve réplicas de cada especie de lepidóptero sobre su hospedero y dentro de cada réplica se consideraron 10 hojas quedando la muestra representada como sigue: 9 lepidópteros (una larva sobre su hospedero particular) x 9 réplicas x 10 hojas por réplica, $n = 810$ unidades experimentales.

Cada larva de lepidóptero fue excluida en una rama con las 10 hojas terminales (jóvenes) dentro de una cámara construida con red mosquitera fina y soportes de alambre (que por su ductibilidad permitía darle la forma requerida por cada rama) quedando, de esta forma, las cámaras sujetas al árbol. La utilización de las cámaras obedeció a dos razones prácticas fundamentales: i) las larvas quedaban circunscritas a la parte del árbol a estudiar, y ii) estaban protegidas del ataque de posibles depredadores y parasitoides durante el periodo de estudio. Cada hoja dentro de la cámara se identificó mediante anillos de colores. Las hojas fueron analizadas antes y después del periodo de consumo, cuantificando el área foliar verde (AFV) y el área foliar consumida (AFC). Para ello, se utilizó una hoja de acetato con una gradilla cuadrada de 5 x 5 mm (área = 0.25 cm²), cuantificándose el área foliar ocupada por el número de cuadros y las áreas foliares que el lepidóptero consumió en el periodo de evaluación, (ver Coley, 1983; Dirzo, 1987; Ernest, 1989; Farnsworth y Ellison, 1991). Los porcentajes de área foliar consumida en 15 días (18 de agosto -1 de septiembre de 1996) fueron transformados a arcoseno (para que cumplieran con los supuestos de normalidad y homocedasticidad). Se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) anidado, anidando las hojas en los hospederos consumidos por larvas de lepidópteros en relación a su consumo foliar. Adicionalmente, con una prueba de t se determinó la diferencia estadística entre las dos historias de vida de los hospederos (pioneras y tolerantes) en relación al consumo foliar.

Para conocer la selectividad de cada especie se realizaron recorridos de campo, en los dos hábitats (bosque maduro y claros) ubicando a cada lepidóptero identificado sobre sus hospederos e indagando sobre la posibilidad de poder ubicarlos en otras plantas distintas. En el caso de encontrar un lepidóptero consumiendo dos o más hospederos, se evaluó el consumo foliar de ésta, utilizando similar metodología.

Adicionalmente, cinco individuos de cada lepidóptero fueron recluidos en jaulas entomológicas de madera con tela mosquitera plástica, con una dimensión de 30 x 30 x 45 cm para evaluar el grado de generalismo de cada lepidóptero. Para ello, las larvas permanecieron separadas una de otra, y se ofreció a cada larva una muestra de hoja joven, constituida por una porción de hoja extraída con un

sacabocado ($3.5 \text{ cm}^2 \times 5 = 17.5 \text{ cm}^2$ por lepidóptero) de 12 especies arbóreas representativas de este ecosistema, adicionales a las seis estudiadas. Estas especies se definieron con base en un trabajo florístico previo en el sitio de estudio (Sánchez-Ramos, 1998), y fueron las siguientes: *Quercus xalapensis* (Fagaceae); *Quercus sartorii* (Fagaceae); *Exostema mexicana* (Rubiaceae); *Ilex discolor* (Aquifoliaceae); *Rhamnus caroliniana* (Rhamnaceae); *Meliosma alba* (Sabiaceae); *Sapindus saponaria* (Sapindaceae); *Prunus serotina* (Rosaceae); *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae); *Rapanea myricoides* (Myrcinaceae); *Cestrum oblongifolium* (Solanaceae) y *Acer skutchii* (Aceraceae).

Se ofreció a cada larva una especie vegetal diferente por día, junto a la que se consideró la hospedera preferencial (i.e. donde se encontró frecuentemente en el campo). Los resultados fueron medidos en cm^2 de materia vegetal consumida. Para determinar el grado de especificidad de los lepidópteros y la historia de vida de las plantas se efectuó un análisis de contingencia (χ^2).

RESULTADOS

Del total de avistamientos de fitófagos sobre el follaje de las especies estudiadas (19 plantas de cada especie vegetal; $n = 114$ plantas), el 81.8% correspondió a lepidópteros. Asimismo, de las 256 cicatrices foliares cuantificadas el 74.8% fueron de Lepidoptera. Estos datos apuntan a que los lepidópteros son claramente uno de los grupos predominantes en el consumo de follaje en el bosque mesófilo de Gómez Farías.

Diversidad de Lepidoptera

Se registró un total de ocho especies de lepidópteros alimentándose sobre las seis especies vegetales estudiadas en el bosque mesófilo El Cielo (Cuadro 2). Una especie (*Hyperia variabilis*) se encontró indistintamente sobre dos de las plantas estudiadas (*L. styraciflua* y *P. ovalifolium*). Agrupados por familias taxonómicas, la familia Geometriidae quedó mejor representada con cinco especies (56%), la familia Noctuidae con dos especies (22%) y las familias Arctiidae y Hesperidae con una especie cada una (22%). Tres de las especies vegetales estudiadas presentaron sólo una especie de lepidóptero asociado, ésta representación quedó como sigue: 1) *Quercus germana* con un geométrido (no identificado); 2) sobre *Podocarpus reichei* se identificó la especie *Anisodes gigantula* (Geometriidae); y 3) en *Liquidambar styraciflua* se identificó el noctuído *Hyperia variabilis*. En las tres especies vegetales restantes se identificaron dos especies de lepidóptero para cada una: 1) *Perymenium ovalifolium* con *Oleus calavius* (Hesperidae) e *Hyperia*

variabilis (Noctuidae); 2) sobre *Cercis canadensis* se observó a *Microgonia* sp., y a *Oxydia* sp. (ambos Geometriidae); y 3) sobre *Clethra pringlei* fueron identificadas las especies *Halysota fugilinoso* (Arctiidae) y *Melese russata* (Geometriidae).

Generalismo y especificidad

De las especies de Lepidoptera estudiadas, cuatro especies (*A. gigantula*, *H. fugilinoso*, *M. russata* y *Oxydia* sp.) presentaron muy alta especificidad, dos (especie 1 y *O. calavius*) presentaron especificidad alta, una especie (*Microgonia* sp.) mostró especificidad media, y una más (*H. variabilis*) especificidad baja (Cuadro 2). En global, los datos del Cuadro 2 sugieren una marcada especialización dentro de los lepidópteros detectados. No obstante, es de interés analizar la variación entre especies dentro del grupo.

Cuadro 2

Especies de Lepidoptera y especies que consumen en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biósfera EL Cielo. Se enlistan las especies preferenciales (las plantas de las cuales se alimentan comúnmente) hospederos adicionales registrados en el campo y hospederos aceptado en laboratorio. Entre paréntesis aparece el número de larvas encontradas sobre otra especie en los recorridos de campo y las que aceptaron follaje de otra especie en laboratorio.

Especie y familia de Lepidoptera	Especie de hospedero preferencial	Otras spp. en el campo (# de larvas)	Aceptación de otras spp. en laboratorio (# de larvas) *
Especie 1 (Geometriidae)	<i>Quercus germana</i>	-	<i>Quercus sartorii</i> (2)
<i>Anisodes gigantula</i> (Geometriidae)	<i>Podocarpus reichei</i>	-	-
<i>Halysota fugilinoso</i> (Arctiidae)	<i>Clethra pringlei</i>	-	-
<i>Melese russata</i> (Geometriidae)	<i>Clethra pringlei</i>	-	-
<i>Hyperia variabilis</i> (Noctuidae)	<i>Liquidambar styraciflua</i>	<i>Peryerium ovaliforium</i> (indefinido) **	<i>Peryerium ovaliforium</i> (5) <i>Rapanea myricoides</i> (2)
<i>Microgonia</i> sp. (Geometriidae)	<i>Cercis canadensis</i>	<i>Acer skutchii</i> (2)	<i>Acer skutchii</i> (2)
<i>Oxydia</i> sp. (Geometriidae)	<i>Cercis canadensis</i>	-	-
<i>Oleus calavius</i> (Hesperiidae)	<i>Perymenium ovalifolium</i>	-	<i>Cestrum oblongifolium</i> (1)

* de un total de 5 larvas a las que se les ofreció follaje.

** Indefinido = que se encontraron por igual en ambos hospederos pero no se contaron.

El Noctuidae *Hyperia variabilis* fue encontrado alimentándose en el campo invariablemente en dos especies pioneras distintas (*Liquidambar styraciflua* y *Perymenium ovalifolium*). Bajo condiciones de laboratorio *H. variabilis* aceptó limitadamente (3 de 10 de las larvas) a otra especie pionera (*Rapanea myricoides*), pero no se le detectó en campo alimentándose sobre dicha especie.

Del total de los 17.5 cm² ofrecidos de *P. ovalifolium* a las cinco larvas de *H. variabilis*, ésta consumió 12.3 (media) \pm 1.3 (D.E.) cm (70.3%). De *L. styraciflua* las cinco larvas defoliaron 13.8 \pm 2.1 cm² (ca. 79%). La aceptación de *Rapanea myricoides* en laboratorio fue baja, sólo en una ocasión una larva consumió 1.4 cm² (8% del total ofrecido) de la hoja, y en la segunda ocasión entre dos larvas defoliaron 2.1 \pm 1.9 cm² de dos hojas (12% del total). Esta fue la especie que presentó el mayor grado de generalismo (Cuadro 2).

La especie no identificada *Microgonia* cuyo hospedero principal es *Cercis canadensis*, fue encontrada en el campo alimentándose de otra especie pionera (*Acer skutchii*). Es destacable que el número de individuos observados bajo condiciones de campo fue apenas perceptible (sólo dos larvas) sobre un árbol joven de *A. skutchii*. Sin embargo, en el laboratorio dos de las cinco larvas estudiadas (40%) aceptaron a *Acer skutchii* como alimento. Las dos larvas de *Microgonia* sp. que aceptaron *Acer skutchii* consumieron 3.2 \pm 1.3 cm² (18.3%) del total de la materia verde ofrecida. Para esta especie de *Microgonia* la especificidad puede considerarse como media (Cuadro 2).

La especie 1 (Geometriidae), que se alimenta sobre *Quercus germana*, no fue observada en el campo sobre otros hospederos. Sin embargo, en condiciones de laboratorio dos de las cinco larvas (40%) aceptaron otra especie de *Quercus* (*Q. sartorii*), por lo que su especificidad se puede considerar como alta. El hespérido *Oleus calavius* (consumidor de *P. ovalifolium*) mostró también especificidad alta, ya que en el campo no se le encontró sobre ningún otro hospedero, si bien una larva de las cinco evaluadas aceptó alimento de la Solanaceae pionera *Cestrum oblongifolium* (1.9 cm² = 10.8%).

Finalmente, las especies *Anisodes gigantula* (de *Podocarpus reichei*); *Halysota fugiliosa* y *Melese russata* (consumidores de *Clethra pringlei*); así como *Oxydia* sp. (de *Cercis canadensis*), no fueron encontradas bajo condiciones de campo sobre ninguna otra especie y tampoco aceptaron follaje proveniente de ninguna de las otras especies en el laboratorio. Estas especies podrían catalogarse como de muy alta especificidad. El geométrido *Anisodes gigantula* llega a consumir ca. 80% del follaje de *P. reichei* (G. Sánchez. obs. pers.).

Considerando la historia de vida de las plantas, se percibe una mayor especificidad de consumo en el caso de las especies tolerantes, en contraste con las pioneras. Para interpretar esto se llevó a cabo un análisis de contingencia (χ^2),

bajo el supuesto de independencia entre el grado de especificidad y la historia de vida de las plantas (considerando dos categorías de lepidópteros, los catalogados como de especificidad muy alta y el resto de las categorías como generalistas). Se advierte un patrón significativo (Cuadro 3). Hay una sobre-representación de los muy selectivos entre las especies tolerantes, y de los herbívoros más generalistas en las plantas de historia de vida pionera ($\chi^2 = 56.4$; $P < 0.001$).

Cuadro 3

Valores observados y esperados (entre paréntesis) del número de larvas de lepidópteros ($n=98$) considerando el grado de especificidad de las larvas y la historia de vida de las plantas.

Especificidad	Pioneras	Tolerantes	Total
Específicos	9 (27.55)	51 (32.44)	60
Generalistas	36 (17.44)	2 (20.55)	38
Total	45	53	98

Consumo foliar

a) Por especie de Lepidoptera

El consumo (%) de área foliar por los lepidópteros, independientemente de las especies vegetales, resultó altamente variable entre especies de lepidópteros, y dicha variación fue estadísticamente significativa entre los lepidópteros con $F_{(8, 800)} = 20.12$; $P < 0.001$. Los resultados obedecen a una clara diferenciación de dos grupos de lepidópteros en función de la magnitud del consumo (Fig. 1). En el primer grupo, la especie *Hyperia variabilis*, registrada en dos hospederos diferentes (*Liquidambar styraciflua* y *Perymenium ovalifolium*), mostró un nivel de consumo entre 10.4% (media) \pm 3.6% (E.E.) y 8.8% \pm 2.8%, relativamente similar al de los geométridos *Microgonia* sp. (10.3 \pm 3.6%) y *Oxydia* sp. (9.17 \pm 2.9%), así como al del hespérido *Oleus calavaius* (8.5 \pm 2.8%) y el noctuido *Hyperia variabilis* (8.8 \pm 2.8%). Estas cinco especies constituyen un grupo estadísticamente homogéneo de consumo relativamente alto (9.39%) (Fig. 1).

En el segundo grupo se encuentran *Melese russata* (3.3 \pm 1.7%) y *Halysota fugiliosa* (3.4 \pm 1.7%), la especie de geométrido no identificado (3.7 \pm 1.9%) y el geométrido *Anisodes gigantula*, que mostró el valor más bajo de consumo de

todas las especies ($3.08 \pm 1.7\%$). Este grupo homogéneo (Fig. 1) consumió en promedio 3.34% .

b) Por hospedero

Se detectó una considerable variación del consumo foliar entre las especies hospederas, con un ámbito que varió por un factor de ca. 3 veces (Fig. 2). Debido a que la relación de especies de lepidóptero/especies hospederas es cercana a 1:1, no es de extrañar que se obtuvo un patrón muy similar al de los lepidópteros con dos grupos distinguibles (Fig. 2). Así, el mayor consumo foliar registrado correspondió a *Liquidambar styraciflua* con una media de $10.4 \pm 3.6\%$ (E.E.) seguido por *Cercis canadensis* ($9.7 \pm 3.3\%$) y *Perymenium ovalifolium* ($8.6 \pm 2.8\%$) de consumo por día. En las otras tres especies *Clethra pringlei*, *Podocarpus reichei* y *Quercus germana*, los valores oscilaron alrededor de 3.4% ($3.4 \pm 1.7\%$, $3.1 \pm 1.8\%$ y $3.7 \pm 1.9\%$ respectivamente).

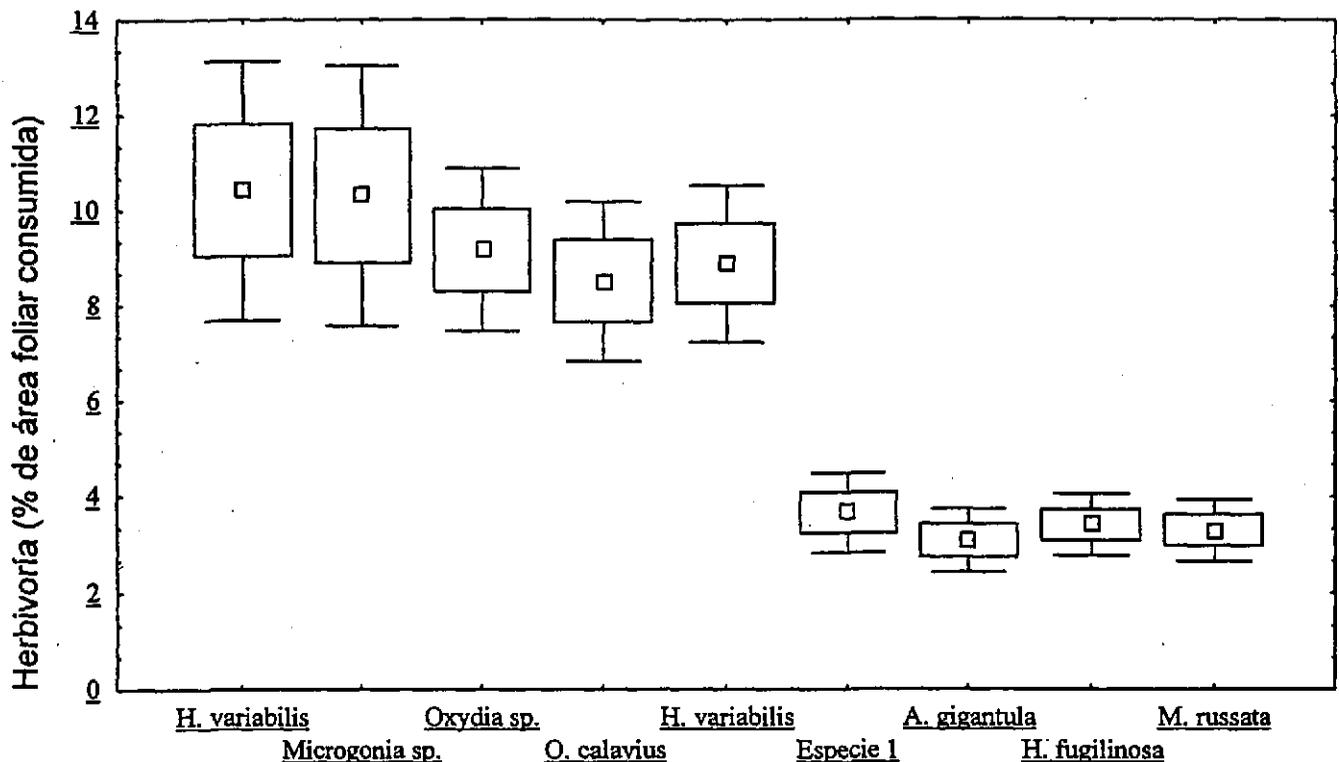


Figura 1

Consumo foliar total (% de área foliar/15 días) de los diferentes herbívoros lepidópteros presentes en las seis especies evaluadas del bosque mesófilo, Gómez farías, Tamaulipas. Los datos corresponden al promedio (± 1 error estándar; $n = 81$ larvas). Los cuadros grandes muestran el error estándar y los cuadros pequeños el valor de la media.

Lo más sobresaliente al analizar los datos desde la perspectiva de los hospederos es que los dos grupos definidos corresponden a las dos historias de vida de las plantas analizadas, pioneras y tolerantes. Del contingente de las 810 hojas analizadas, las especies pioneras tuvieron, en promedio $9.5 \pm 3.2\%$ (E.E.) de área foliar consumida, en tanto que en las tolerantes el promedio fue $3.4 \pm 1.8\%$. Al ser analizada la diferencia entre el daño que los hospederos presentaron en un ANOVA anidado se observa que las hojas (al anidarse en los hospederos) no mostraron significancia estadística $F_{(54, 749)} = 1.16$; $P = 0.15$. Sin embargo, entre los hospederos la diferencia fue muy significativa ($F_{(5, 749)} = 33.80$; $P < 0.001$). El número de hojas sanas promedio para las especies pioneras fue de 9.4 ± 2.6 ; mientras que para las tolerantes el valor fue 20.3 ± 1.7 . La diferencia fue estadísticamente significativa entre los dos grupos con $t_{(1, 808)} = 10.63$; $P < 0.001$.

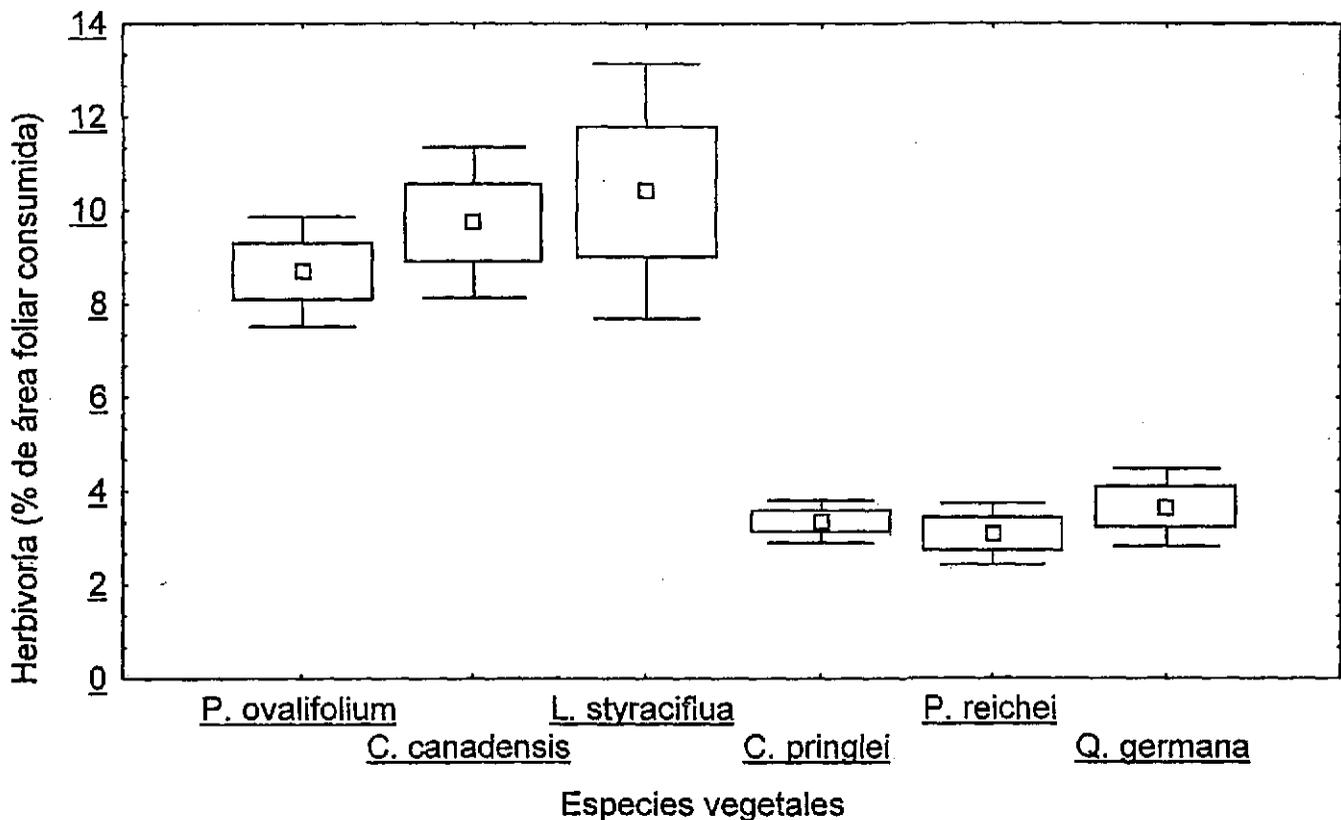


Figura 2

Consumo foliar (% área foliar/15 días) por larvas de Lepidoptera, de las seis especies de plantas en el bosque mesófilo, Gómez farías, Tamaulipas. Los datos corresponden al promedio (± 1 error estándar; $n=81$ larvas). Los cuadros grandes muestran el error estándar y los cuadros pequeños el valor de la media.

DISCUSION

Los resultados del estudio muestran la prevalencia de los lepidópteros como folívoros en un grupo de plantas representativas de la comunidad. Este hallazgo es consistente con lo encontrado en otros ecosistemas tropicales (Janzen, 1981; Dirzo, 1987), aunque no existen datos comparables para otros bosques mesófilos de montaña. El contingente de lepidópteros asociados a este grupo de plantas representativas está constituido por ocho especies de cinco familias. La actividad trófica de las larvas de éstos, observadas como predominantes en el campo se confirmó con las cámaras de exclusión colocadas en las plantas. Bajo estas condiciones las larvas consumieron consistentemente el follaje de sus hospederos.

Por otra parte, los lepidópteros estudiados se ubicaron hacia el extremo de la monofagia a lo largo del gradiente generalismo-especialización. La concentración en un solo hospedero, por parte de *Halysota fugilinoso*, *Melese russata* y *Anisodes gigantula* remarca la alta especificidad de estos herbívoros sobre especies tolerantes en el bosque mesófilo de Gómez Farías. Además, considerando que los insectos especializados han sido definidos como aquellos que se alimentan en forma restringida sobre una familia de plantas, y los generalistas en más de una familia (Damman, 1993), la especie 1 (Geometriidae), que bajo condiciones de laboratorio (pero no de campo) se alimentó sobre otra especie del mismo género y diferente especie (*Q. sartorii*), es también considerada como de alta especificidad.

El noctuido *Hyperia variabilis* mostró las más baja especificidad, alimentándose en el campo de dos especies pioneras y en el laboratorio de un tercer hospedero (*Rapanea myricoides*). El generalismo de esta especie es compatible con el hecho de que en un análisis comparativo de macrolepidópteros de las Islas Británicas, Gaston y Reavey (1989) encontraron que la familia Noctuidae es la que posee el mayor número de especies con hábitos generalistas. Además, el generalismo de esta especie es consistente con el patrón que detectamos en este estudio, de que el generalismo es más prominente entre las especies que se alimentan de plantas pioneras que en el área de estudio parecen ser las de mayor valor nutricional (mayor contenido de agua y nitrógeno foliar, menor dureza y menor concentración de fenoles) que las especies tolerantes (Sánchez-Ramos, 1998; ver también Coley, 1983).

La marcada tendencia hacia la especialización detectada en las especies de esta zona merece estudios futuros. Un primer paso es investigar la consistencia de nuestros resultados con otros bosques mesófilos de montaña y a lo largo del tiempo en éste y otros sitios. Sin duda, este es un aspecto que se perfila como promisorio.

Colectivamente los lepidópteros analizados consumen aproximadamente el 7% del área foliar disponible. Este valor es menor que la cifra típicamente citada de ca. 9-15% (Dirzo, 1987). Con los datos obtenidos se pueden calcular las tasas de herbivoría por día e intentar confrontarlas con las calculadas en otros sitios. En general, nuevamente, los valores obtenidos con las especies del bosque mesófilo de Gómez Farías resultan entre 1.5 y 5 veces más bajos que las estimadas en mediciones comparables con plantas tropicales en la Isla Barro Colorado en Panamá (Coley, 1983). Sin embargo, es necesario considerar que en el presente estudio sólo fue cuantificado el daño foliar causado por los lepidópteros identificados, aislando al resto de los herbívoros. Si considerásemos que los datos de Barro Colorado como representativos de las plantas tropicales podríamos especular que los lepidópteros contribuyen con un tercio a un quinto de la herbivoría total por insectos. Esto, nuevamente, enfatiza la importancia de este grupo como consumidores de follaje.

Finalmente, la herbivoría por lepidópteros mostró una variación significativa entre especies de plantas, en la que la fuente sobresaliente de la variación es la historia de vida de las plantas. Las plantas pioneras mostraron un nivel de daño ca. 3 veces mayor, en promedio, que las plantas tolerantes. Estos hallazgos son compatibles con las expectativas de la teoría de la disponibilidad de recursos (Coley et al. 1985), que postula que las plantas adaptadas a vivir en ambientes de alta disponibilidad de recursos (i.e. las plantas pioneras en los claros con abundante luz) tienen tasas de crecimiento altas que demandan una asignación limitada de recursos hacia la defensa, en contraste con las especies tolerantes. Nuestro estudio sobre las características químicas y la ecología de las plantas pioneras y tolerantes en el bosque mesófilo de Gómez Farías (ver Sánchez-Ramos, 1998) aporta un apoyo adicional a esta interpretación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Depto. Rancho del Cielo de la Universidad de Texas en Brownsville, Texas (USA), especialmente a Larry Lof. Al Sr. Juan Córdova por su apoyo en el trabajo de campo y a Elizabeth Martínez-Niño por los análisis de herbivoría. Esta investigación fue parcialmente financiada por el CONACyT (3687-N) y COTACyT otorgados a GSR. La colecta del material biológico estuvo autorizada por el permiso No. A00.70(2) 04400 de la SEMARNAP.

LITERATURA CITADA

Arriaga, L. 1987. Perturbaciones naturales por la caída de árboles. In: Puig H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. pp. 133-152.

- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monog.* 53: 209-33.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resources availability and plant antiherbivore defenses. *Science* 230: 895-899.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory*. Univ. of California Press. Berkeley. USA. 437 pp.
- Damman, H. 1993. Patterns of interaction among herbivore species. In: Stamp, E.N. y T.M. Casey (eds.). *Caterpillars ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall Inc. USA. pp. 132-169.
- de la Cruz, M. y R. Dirzo. 1987. A survey of standing levels of herbivory on seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica* 19: 98-106.
- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. In: Medina, E., H.A. Mooney and C. Vázquez-Yanes (eds.). *The physiological ecology of the wet tropics*. W. Junk La Haya. pp. 209-225.
- _____. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. In: Clark, D.A., R. Dirzo y N. Fetcher (eds.). *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Rev. Biol. Trop.* 35. Supl. 1 pp. 119-131.
- _____. 1994. *Diversidad de la flora mexicana*. CEMEX y Agrupación Sierra Madre. México. 199 p.
- Ehrlich, P.R. & P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Ernest, K.A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21: 194-199.
- Farnsworth, J.E. & A.M. Ellison. 1991. Patterns of herbivory in Belizian mangrove swamps. *Biotropica* 23: 555-567.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.* 10:1-40.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Masss & J. Sarukhán. 1995. Within-among year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27: 78-86.
- Gaston, K.J. & D. Reavey. 1989. Patterns in the life histories and feeding strategies of British macrolepidoptera. *J. Linn. Soc.* 37: 367-381.
- Gehring, J.L. & Y.B. Linhart. 1993. Sexual dimorphisms and response to low resources in the dioecious plant *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Int. J. Plant Sci.* 154: 152-162.
- Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Haploppapus squarrosus* (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. *J. Ecology* 70: 43-53.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 223: 537-539.
- Marquis, R.J. & C.J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf chewing insects. *Ecology* 75: 2007-2014.
- Puig, H. 1993. *Arboles y arbustos del bosque mesófilo de montaña*. Instituto de Ecología, A.C., C.N.R.S., UNESCO Xalapa, Ver. México. 84 pp.
- Puig, H. & R. Bracho. 1987. *El bosque mesófilo de montaña en Tamaulipas*. Instituto de Ecología A.C. México. D.F. 186 pp.

- Rhoades, D.F. & R.G. Cates. 1976. Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 168-213.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. 2a. ed. Limusa, México, D.F. 432 pp.
- Sánchez-Ramos, G. 1998. *Estudio en la interacción planta-herbívoro en el bosque mesófilo de montaña, Gómez Farías Tamaulipas, México*. Tesis Doctoral. Inédita. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 112 pp.
- Schowalter, T.D. 1981. Insect herbivory relationships to the state of the host plant: Biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos* 37: 126-130.
- Whithman, T.G. & S. Mopper. 1985. Chronic herbivory: Impacts on architecture and sex expression of pinyon pine. *Science* 228: 1089-1091.
- Wold, E.N. & R.J. Marquis. 1997. Induced defense in white oak: Effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology* 78: 1356-1369.

Recibido: 16 de junio 1998

Aceptado: 15 d enero 1999

CAPÍTULO VII

DISCUSIÓN GENERAL

CAPÍTULO VII

DISCUSIÓN GENERAL

7.1. INTRODUCCIÓN

Del presente estudio en el bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps., se derivan varios aspectos de discusión relacionados con los siguientes aspectos: i) análisis florístico, ii) búsqueda de los principales herbívoros asociados a los diferentes estratos representativos y la herbivoría de todas las especies, iii) herbivoría de un juego de especies con distinta historia de vida y sus atributos defensivos, iv) análisis químico de las especies antes evaluada, considerando edad de las hojas y hábitats diferenciables y v) la identidad de los insectos asociados a estas especies, su consumo, generalismo y especificidad.

7.1.2. Estudio florístico. En el censo florístico realizado en el bosque mesófilo de Gómez Farías se encontraron un total de 1,554 plantas representadas por 51 especies dentro de 33 familias. El bosque maduro presentó 1.2 veces más número de especies que los sitios perturbados, aunque con un menor número de individuos. Esta riqueza de especies no se correlaciona con la lluvia utilizando el método de Gentry (1988) para selvas y para bosque mesófilos (Gentry 1995), no se advirtió correlación positiva. Sin embargo, con la latitud sí se obtuvo correlación positiva y esto puede deberse a tres aspectos fundamentales: el primero es que este BMM corresponde a la distribución del límite norte de este tipo de vegetación para el Continente Americano, el segundo a la marcada estacionalidad del sitio, con seis meses secos donde apenas ocurre el 31% de la lluvia y otros seis meses con altos valores de precipitación (69%) y en tercer lugar a la presencia de fuertes heladas y temperaturas bajas características del sitio estudiado (Puig y Bracho 1987). Dentro de este bosque fueron reconocidos y estudiados dos hábitats característicos: el bosque maduro y los claros de regeneración del bosque.

En los claros, el 60% de las especies identificadas fueron tolerantes, y el 40% fueron pioneras. El 45% del valor de importancia (VI) lo aportaron las especies pioneras y el 55% las tolerantes. Estos datos apuntan a la predominancia de especies tolerantes en este bosque, situación similar a la encontrada en selvas tropicales (cf. Martínez-Ramos 1985). Esta tendencia resultó más marcada en el bosque maduro.

7.1.3. Herbívoros y daño foliar. Los resultados obtenidos en el análisis de los herbívoros demuestran dos hechos fundamentales: por un lado, la ausencia de herbívoros vertebrados en los tres estratos de la vegetación analizada (arbóreo,

arbustivo y herbáceo), y por otro, la importancia que los insectos poseen como efectivos removedores de follaje, cuya magnitud cuantificada fue de 44% en el daño exclusivo, y de cerca del 72% considerando su interacción con los agentes patógenos. En el primer aspecto, relacionado con los herbívoros vertebrados, resalta la ausencia de estos consumidores. En todo el análisis para la búsqueda de los principales agentes causales de la herbivoría, el daño por vertebrados fue casi siempre nulo. Muy leve (0.5%) en el estrato arbustivo.

Por todo esto, se sugiere que: i) los herbívoros vertebrados registrados para el BMM de Gómez Farías, Tamaulipas, se encuentran en densidades muy bajas, o bien, sus poblaciones han sido restringidas o en vías de extinción local (e.g. por efecto de sus depredadores, o por las comunidades humanas, o por la pérdida de su hábitat) y ii) que la distribución boreal de este BMM ha reducido evolutivamente la diversidad de vertebrados, comparada con las selvas tropicales (e.g. Los Tuxtlas en Veracruz y Montes Azules en Chiapas).

Al analizar la asociación de los agentes causales de daño y los patógenos se advierte que para el estrato arbóreo ocurre una asociación negativa en ambas épocas, en tanto que para el estrato arbustivo en ambas épocas se detectó un índice de asociación positiva. El estrato herbáceo acusó índice de asociación positiva sólo durante la época lluviosa. En general la mayor interacción entre insectos y patógenos ocurre en la época lluviosa en un 16.3%, en tanto que en la seca es del 13.2%. Durante la época lluviosa, el estrato con la mayor asociación fue el arbustivo (38%), y el menor el herbáceo (25%).

En el daño por patógenos y su interacción, debe ser considerado el posible sesgo que este análisis pudiera tener. Debido principalmente a que el vector inicial pudo haber sido un insecto picador-chupador (e.g. hemípteros, homópteros), y el manchado foliar esté en base a las punciones ocasionadas, o debido a daños mecánicos (e.g. ruptura de ramas que generan daño al follaje), o por la acción directa de patógenos (e.g. hongos) que no requieren de una ventana biológica de entrada.

El consumo promedio foliar del BMM (5.9%) es uno de los más bajos publicados en la literatura, pero similar al obtenido para algunos bosques tropicales de Australia (6.1%), este valor es bajo en comparación con otros bosques tropicales de América. Sin embargo, este valor muestra una afinidad mayor con sitios de zonas templadas que con sitios tropicales (Coley y Barone 1996). Es posible que la posición latitudinal extrema de este sitio sea determinante de los resultados encontrados.

7.1.4. Tasas de herbivoría. El nivel de daño foliar encontrado alude que este fenómeno se relaciona directamente con la historia de vida de las plantas. La

diferencia en las tasas de herbivoría fue mayor al inicio de la época lluviosa para las especies pioneras en 2.6 veces más que las de crecimiento lento (tolerantes) y 1.7 veces al final de la misma.

La diferencia para la época seca fue de 1.5 veces más, favorable a las especies de rápido crecimiento. Esta tendencia muestra similitud con lo que Coley (1983) encontrara para 42 especies arbóreas tropicales de Barro Colorado, Panamá. La marcada variación en la herbivoría durante las épocas, es debido al incremento en la abundancia de insectos y su actividad en la remoción de follaje. Esto, sin duda, origina los altos niveles de herbivoría durante el inicio de la época lluviosa (Wolda 1978, Coley 1990).

Las especies de rápido crecimiento mostraron una tasa promedio de consumo foliar de 0.27 (%/día), valor muy próximo al reportado por Coley (1983) para 22 especies pioneras tropicales panameñas (0.24%/día). Contrastantemente, las especies tolerantes presentaron una tasa de 0.13 (%/día). Los resultados de las tasas transformados en porcentaje de daño aportan un promedio global de 10.8%. Este valor sitúa a las especies estudiadas entre el promedio reportado para algunos bosques tropicales de Nueva Guinea, Puerto Rico, Panamá y Costa Rica, en el promedio también de algunos bosques templados de Europa y Norteamérica. Por arriba de algunos bosques templados caducifolios de Norteamérica y por abajo de algunos bosques tropicales, subtropicales y templados de montaña en Australia.

La tasa de crecimiento fue mayor para las especies pioneras en 4.9 veces más. Esto se aproxima al valor obtenido para 20 especies pioneras tropicales (Coley 1983), el cual fue de 0.96 m/año.

7.1.5. Atributos foliares. Los atributos físicos foliares no fueron disuasivos de alta efectividad para las especies tolerantes, ya que al aplicar una regresión múltiple sólo favoreció a las especies pioneras. Los resultados estos atributos muestran que son hallazgos compatibles con el postulado de la teoría de la disponibilidad de recursos (Coley *et al.* 1985), el cual menciona que las plantas adaptadas a vivir en ambientes de alta disponibilidad de recursos (*i.e.* las plantas pioneras en los claros con abundante luz) poseen tasas de crecimiento altas que demandan una asignación limitada de recursos hacia la defensa, en contraste con las especies de crecimiento lento (tolerantes). Tasa de herbivoría en hábitats contrastantes. El promedio de consumo de follaje obtenido en los claros de regeneración natural resultó 1.3 veces superior que el de sitios cerrados del bosque maduro con 0.27% de consumo diario ($P < 0.0001$). La evidencia encontrada apunta, a que el mayor consumo foliar ocurrió en las especies de rápido crecimiento (pioneras). Para estas especies, los costos de

oportunidad de la defensa resultan mayores que para las especies de lento crecimiento (tolerantes). Los sitios con amplia disponibilidad de recursos (claros) estuvieron asociados con los mayores niveles de herbivoría, esto sugiere un efecto causal y está de acuerdo con los preceptos en que se basa la teoría de disponibilidad de recursos propuesta por Coley *et al.* (1985).

Adicionalmente, el patrón de herbivoría detectado en árboles con historia de vida diferente que crecían en claros y bosque cerrado, es concordante con la hipótesis de la disponibilidad de recursos proximal de Bryant *et al.* (1983). En ella, los autores señalan que las plantas de rápido crecimiento pueden aumentar su inversión en defensa, según la disponibilidad de recursos proximal. En tanto que las especies de crecimiento lento se encuentran limitadas en cuanto a esta capacidad. Así, las plantas con crecimiento rápido invierten menos en defensas, tienen mayor potencial de crecimiento de regeneración después de defoliaciones, habitan en hábitats ricos en recursos, y contienen hojas de vida corta.

7.1.6. Concentración fenólica. Las especies tolerantes expresaron 1.9 veces mayor cantidad de fenoles que las especies pioneras. Esto es concordante con lo encontrado para las especies tolerantes templadas (*Acer rubrum* y *Cornus florida*) y pioneras (*Robinia pseudoacacia* y *Liriodendron tulipifera*) en los Apalaches (E.E.U.U.) (Shure y Wilson 1993).

Sin embargo, estas comparaciones resultan distintas para las especies tolerantes (*Acer rubrum* y *Cornus florida*) de los Apalaches al confrontar los resultados con El Cielo. Las especies de El Cielo mostraron una concentración fenólica foliar 30% mayor en las especies pioneras (7.6 vs. 5.5%), pero menor en 80% para las especies tolerantes (13.8 vs. 24.6%) (datos tomados de Shure y Wilson 1993).

La mayor concentración de fenoles ($\geq 50\%$) se registró en las especies tolerantes (de crecimiento lento), esto es consistente con lo propuesto por Coley *et al.* (1985), donde los autores mencionan que las especies con crecimiento lento son aquellas que más recursos destinan en defensa y poseen mayor concentración de metabolitos secundarios.

En la concentración fenólica por hábitat para las especies pioneras, también ocurrió una variación, la cual fue mayor para el bosque maduro. Dicha variación resultó significativa observando sólo 1.3 veces mayor concentración en este hábitat, esto es 10% más para el bosque maduro, respecto a los claros de vegetación. Sin embargo, para las especies tolerantes no se observó variación significativa. Esta evidencia apunta a que en las especies tolerantes no se modifica la concentración de fenoles de acuerdo al hábitat. Esto es contrario a lo que determinado por Shure y

Wilson (1993), en cuanto a que la concentración fenólica se incrementa con el tamaño del claro para las especies tolerantes templadas, más que para las pioneras (en un gradiente proporcional de menor a mayor, con respecto al tamaño del claro y la concentración fenólica).

Lo anterior resulta interesante desde la perspectiva de las hipótesis de la defensa de las plantas, ya que muestra que el modelo de Coley *et al.* (1985), de Bryant *et al.* (1983) junto con el de Jones y Hartley (1999) no cubren a todo tipo de plantas, y que más bien son complementarios. Por ejemplo, el modelo de Bryant *et al.* (1983) predeciría lo que en este estudio sucedió para las especies pioneras, pero no así con las tolerantes. Con el modelo de Coley *et al.* (1985), únicamente se esperaría que las diferencias hubiesen sido encontradas entre historias de vida diferentes, pero no necesariamente entre individuos de la misma especie que crecen en hábitats contrastantes.

El hecho de encontrar mayor concentración fenólica en el bosque maduro, probablemente se relaciona con los menores niveles de herbivoría expresados en este tipo de hábitat, y principalmente con las especies adaptadas a él (especies tolerantes). La plasticidad manifiesta por las especies vegetales ocurre marcadamente en la variación, incluso, dentro de una misma forma de vida (e.g. especies de rápido crecimiento expuestas a dos hábitats de mayor o menor disponibilidad lumínica). Esto último, es próximo a lo que registrado por Coley y Aide (1991) para algunas especies características de los claros de regeneración. Coincidentemente, estos hallazgos son compatibles con la teoría del balance Carbono / Nutrientes (Bryant *et al.* 1983), y refuerzan sus argumentos en buena medida.

Las hojas de las especies de rápido crecimiento estudiadas resultaron mayormente atacadas y esto se reflejó en una inversión menor de defensa química (fenoles totales). En tanto que las hojas de las especies con crecimiento lento el daño fue menor, pero la inversión resultó casi dos veces más en este recurso defensivo. Incluso, las dos historias de vida presentaron mayor consumo foliar cuando estuvieron expuestas en los sitios de alta disponibilidad de recursos (claros del BMM). Esta evidencia última advierte que las diferencias pudieron ser debidas a la asignación de recursos a defensas basadas en carbono depende del balance C/N (Bryant *et al.* 1983).

Los resultados de la correlación entre fenoles totales y herbivoría mostraron mayor coeficiente para las especies tolerantes que para las pioneras, en una proporción desde 1.6 hasta 6.1 veces más. Esto sugiere fuertemente, que las especies tolerantes estudiadas destinan mayor cantidad de recursos en la defensa como fenoles totales, y que esta inversión resulta efectiva reduciendo el daño por herbivoría.

En términos generales, los patrones de herbivoría y de defensa obtenidos generan un escenario promisorio para el descubrimiento de nuevos hallazgos en la interacción planta-herbívoro. El hecho de encontrar diferencias en la respuesta de las plantas a las hipótesis planteadas provee de amplias expectativas en el conocimiento ecológico de estas especies. La discrepancia en la herbivoría de los sitios (hábitats) analizados y el de las plantas adaptadas a las condiciones de vida de éstos, apoyan por otro lado la teoría del balance Carbono/Nutrientes (Bryant *et al.* 1983, Tuomi *et al.* 1984), ya que las concentraciones de metabolitos secundarios basados en carbono (e.g. terpenos y fenoles) se encuentran positivamente correlacionados con la relación C/N dentro de la planta. El hecho de contrastar hábitats, brindó la oportunidad de contar con sitios de alta y baja disponibilidad de nutrientes. Es la razón por la cual, los sitios con deficiencia en nutrientes limitan más el crecimiento que la fotosíntesis.

Estudios fitoquímicos detallados posteriores, que permitan observar la variación de grupos de compuestos secundarios bien definidos y cuantificados, así como el estudio de su relación con el consumo foliar considerando otras especies con historias de vida distinta, distinto hábitat y distinta edad de la planta, pueden arrojar resultados que refuercen, aún más, las aseveraciones encontradas para el presente estudio.

7.1.7. Identidad de herbívoros, su generalismo y especificidad. Las pruebas de selectividad de los lepidópteros *Halysota fugiliosa*, *Melese russata* y *Anisodes gigantula* herbívoros de *C. pringlei* y de *P. reichei* sugiere la alta especificidad de éstos herbívoros en el bosque mesófilo, Gómez Farías Tamaulipas. En general, los insectos que presentaron muy alta especificidad fue el 45%, alta especificidad 22%, mediana 11% y baja 22%. Esto es, que más de la mitad (70%) presentaron hábitos monofágicos dentro de sus hospederos.

Los niveles de herbivoría (% de AFC) mostraron a los Lepidoptera asociados a especies pioneras como responsables de mayor herbivoría, respecto a las tolerantes (tres veces más). Esto coincide con algunos trabajos realizados con historias de vida contrastante vs. herbivoría (Coley 1983, 1990, Gaston y Reavey 1989, entre otros). Las especies tolerantes mostraron un rango máximo de folivoría de 28.3 (*Quercus germana*), mientras que en las pioneras fue de 76.4 (*Perymenium ovalifolium*). Finalmente, el ámbito mayor correspondió a las especies pioneras con mínimo = 30 (*Hyperia variabilis* en *P. ovalifolium*) y máximo = 71.6 (*Oleus calavius* en *P. ovalifolium*). En cambio, el ámbito en las especies tolerantes fue el mínimo = 7.5 (*Anisodes gigantula* en *Podocarpus reichei*) y máximo = 26.3 (*morfoesp. 1* en *Quercus germana*).

En cuanto a las tasas de consumo diario (%herbivoría/día), las especies pioneras también mostraron tres veces mayor nivel de consumo foliar, respecto a las tolerantes. Las especies pioneras mostraron 0.61% de consumo diario, otro estudio muestra a las hojas jóvenes de especies pioneras en la época lluviosa con 0.89 en 20 especies tropicales (Coley 1983), esto es, 1.5 veces más. Aún más contrastante resultó la tasa promedio de consumo en especies tolerantes con 0.21%/día, mientras que en estudio de Coley (1983) la autora reporta 1.03%/día, esto significa ca. 5 veces más en lo reportado por Coley (1983) para especies tropicales. Sin embargo, es necesario considerar que en el presente estudio fue cuantificado solo el daño foliar por los lepidópteros identificados, aislando del resto de los herbívoros, que pueden ser más de una especie (Wold y Marquis 1997, Bernays y Minkenberg 1997), y que llegan a establecer una competencia (Connell 1983, Schoener 1983) resultando con ello, mayores niveles de herbivoría.

Dentro de los hallazgos más trascendentes de la presente tesis destaca el hecho de haber analizado un sistema muy poco explorado y en verdadero riesgo de reducción en su superficie. La diferenciación en los valores encontrados entre el daño y el contenido químico foliar experimentados por las especies vegetales de este ecosistema, sin duda tienen gran parte de respuesta por la posición latitudinal que guardan, así como por la conjunción de especies con afinidad fitogeográfica distinta. Posteriores estudios en este sistema y otros similares, permitirán continuar poniendo a prueba las hipótesis de la teoría de defensa de las plantas, así como profundizar en estudios a detalle sobre las estrategias físico y químicas defensivas de las especies representativas de estos ecosistemas de montaña.

LITERATURA CITADA

- Bernays, E.A. y O.P. Minkenberg. 1997. Insects herbivores: Different reasons for being a generalist. *Ecology* 78: 1157-1169.
- Bryant, J.P., F.S. Chapin III y D.R. Klein 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-33.
- Coley, P.D. 1990. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. Págs: 191-200. En: Leigh, E.G. Jr., R.A. Stanley y D.M. Windsor (eds.). *Ecología de un bosque tropical*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.

- Coley, P.D. y T.M. Aide 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaves forests. Págs: 25-49. En: Price, P.W., T.M. Lewinson, T.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.). *Plant-Animal Interaction: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John & Wiley Sons, Nueva York.
- Coley, P.D. y J.A. Baronē. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology & Systematics* 27:305-335.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defenses. *Science* 230: 895-899.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Gaston, K.J. y D. Reavey. 1989. Patterns in the life histories and feeding strategies of British macrolepidoptera. *Journal of the Linnean Society* 37: 367-381.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- Gentry, A.H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. Págs: 103-126. En: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest*. The New York botanical Garden, Nueva York.
- Jones, C.G. y S.E. Hartley. 1999. A protein competition model of phenolic allocation *Oikos* 86: 27-44.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Págs: 191-239. En: Gómez-Pompa, A. y R.S. Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*.
- Puig, H. y R. Bracho. 1987. *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C., México. 186 pp.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Shure, D.J. y L. A. Wilson. 1993. Patch-size effects on plant phenolics in sucesional openings of the Southern Appalachians. *Ecology* 74: 55-67.
- Tuomi, J. P. Niemelä, E. Haukioja, S. Sirén y S. Neuvonen. 1984. Nutrient stress: An explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. *Oecologia* 61: 208-210.
- Wold, N.E. y R.J. Marquis. 1997. Induced defense in white oak: effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology* 78: 1356-1369.

Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance on tropical insects. *J. Anim. Ecol.* 47: 369-381.