

306304



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

“VARIACION INTERSEXUAL EN LA ASIGNACION DE
RECURSOS Y HERBIVORIA EN *Cecropia obtusifolia*
EN LA SELVA DE LOS TUXTLAS.”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

MARTHA IVONNE PALOMINO TOVAR

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODOLFO DIRZO MINJAREZ



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Variación intersexual en la Asignación de Recursos y Herbivoría en
Cecropia obtusifolia en la Selva de Los Tuxtlas."

realizado por Martha Ivonne Palomino Tovar

con número de cuenta 9650398-0 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjárez

Propietario

Dr. Germán Ávila Sakar

Propietario

Dra. Graciela García Guzmán

Suplente

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Suplente

Biol. Luis Fernando Rosas Pacheco

Consejo Departamental de Biología

Dra. Patricia Ramos Morales

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

A mis padres,
por su inagotable amor y dedicación,
y por haberme enseñado a volar durante mi infancia.
Este trabajo es de ustedes.

**Mi camino hacia la biología tuvo muchos peldaños.
Gracias Eugenia, porque tú fuiste uno muy importante.**

**Carmina, lamento infinitamente que en el cielo notaran
que uno de sus angelitos se había escapado.**

AGRADECIMIENTOS

Agradezco enormemente a Rodolfo Dirzo, por aceptarme como su estudiante y por participar entusiastamente en mi formación académica, por sus consejos, por las charlas y por su dedicación a este trabajo.

A los sinodales de esta tesis, Dr. Germán Ávila Sakar, Dra. Graciela García Guzmán, Dr. Eduardo Morales Guillaumin y Biol. Luis Fernando Rosas Pacheco, por haber aportado sugerencias muy valiosas y haber revisado este trabajo a velocidad luz.

A mis compañeros de laboratorio: Raulito, Gume, Betsa, Jessica, Luisito, Paula, Lucero, Lalo, Eli, Vero, Armando, César, Juanito, Sarita, Ricardo, Néstor, Germán y Raúl Iván. En especial a los que dejaron de ser mis compañeros y se convirtieron en mis amigos.

A Néstor Mariano y a Raúl Alcalá, por abrirnos las puertas hacia un mundo desconocido: el de la estadística. Gracias por su tiempo y su interés.

A Braulio, por haber aceptado colaborar conmigo en el campo, por su habilidad, su interés, su amistad y porque a pesar de mis desesperanzas él siempre podía.

A toda la gente de la estación de biología tropical "Los Tuxtlas", sus atenciones y sus servicios siempre hicieron mis estancias allá más sencillas y alegres.

A mis pas y a Hector. A mis padres, por apoyarnos a mi hermano y a mí en cada una de nuestras decisiones. A Hector, por los juegos de la infancia y por los triunfos en común. Ellos saben que ni en todo este trabajo podría resumir el amor que les tengo. Gracias por vivir la vida conmigo.

Gracias Fernando, por la luz que me dejas a cada paso. Por tu cariño, tu ayuda y tu paciencia.

A Casandra, Elsa y Escarlett, mis buenas amigas, por un sinfín de experiencias compartidas, por las confidencias, por los días de exámenes, por las fiestas y sobre todo por su amistad.

A todos los buenos amigos de la facultad.

Al laboratorio de Química de la Facultad de Ciencias, en donde se realizaron los ensayos de química de este proyecto. En especial a Paty Guevara, porque desde un inicio se entusiasmó con la idea y porque en todo momento estuvo ahí para resolver mil dudas.

Al Dr. Julio Campo y a Enrique Ortiz, por haber realizado los ensayos para la cuantificación de nitrógeno total del follaje de mis plantas.

A la Dra. Pilar Huante y en especial a Bernardo Sachman, por permitirme realizar con ellos las cuantificaciones de nitrógeno y carbono de los cuerpos de Müller.

Al Sr. Froilán Meraz del CIMMYT, por haber donado las larvas necesarias para el desarrollo de los experimentos de aceptabilidad que formaron parte de este proyecto.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por ser lugares en donde se permite pensar a la gente. A los buenos profes de la facultad, a los que nos sembraron dudas y nos dejaron con ganas de saber más.

El apoyo financiero para la realización de este trabajo se obtuvo gracias al presupuesto operativo que el Instituto de Ecología, UNAM asignó al Dr. Rodolfo Dirzo, y a la beca que me otorgó el Programa de Becas para Tesis de Licenciatura (PROBETEL).

RESUMEN

Debido a que las plantas cuentan con una cantidad limitada de recursos se ha propuesto la existencia de conflictos de asignación entre la reproducción, el crecimiento y la defensa. Se sabe que la tasa intrínseca de crecimiento determina en gran medida los niveles defensivos del tejido y que la variación asociada a la defensa influye sobre la interacción de las plantas con los herbívoros. Sin embargo se tiene poco conocimiento del efecto de la expresión de la sexualidad individual sobre la relación entre los patrones de asignación de recursos y sus consecuencias sobre la herbivoría en plantas tropicales perennes.

En este estudio se examinó la variación intersexual en la asignación de recursos y los patrones de herbivoría característicos de cada sexo en el árbol dioico *Cecropia obtusifolia*. La hipótesis subyacente a mi estudio fue que si la inversión sexual en las plantas femeninas es mayor, el crecimiento sería menor que en las plantas masculinas. Se esperaría, por lo tanto, que la inversión en defensas antiherbívoro fuese mayor en las plantas femeninas y que la herbivoría fuese menor. Las plantas masculinas, en cambio, tendrían mayor herbivoría que podrían compensarse por el mayor crecimiento.

En 25 parejas de plantas evalué el esfuerzo reproductivo, medí la tasa de crecimiento y cuantifiqué características defensivas del follaje. Dado que *C. obtusifolia* es una planta mirmecófito, como parte de la defensa se cuantificó el número de cuerpos de Müller y su calidad nutritiva. Finalmente medí la herbivoría en pie y calculé la tasa de herbivoría; además, realicé una prueba de aceptabilidad del follaje con *Spodopetra fugiperda*, un herbívoro generalista.

El esfuerzo reproductivo fue indistinguible entre sexos; sin embargo, los machos desplegaron un crecimiento mayor y el follaje de las hembras fue, en general, más defendido que el de los machos: el follaje de las hembras fue más duro y presentó concentraciones mayores de fenoles, taninos y nitrógeno. No encontré diferencias intersexuales en la densidad de tricomas, en el contenido de agua ni en la cantidad y calidad de los cuerpos müllerianos. El nivel de herbivoría medido en el campo resultó significativamente mayor en los machos. Además este resultado es consistente con la preferencia que mostró *S. fugiperda* por el follaje de los machos en la prueba de aceptabilidad. Estos resultados demuestran que el dimorfismo sexual en *C. obtusifolia* genera diferencias intersexuales en el patrón de asignación de recursos al crecimiento y a la defensa, y que dichas diferencias a su vez, tiene repercusiones notables sobre la interacción planta-herbívoro.

ÍNDICE

	Página
INTRODUCCIÓN.....	1
Conflictos de asignación de recursos en especies dioicas.....	1
Herbivoría intersexual.....	5
OBJETIVOS.....	12
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	13
SITO DE ESTUDIO.....	14
SISTEMA DE ESTUDIO.....	16
DISEÑO DEL ESTUDIO Y ANÁLISIS.....	19
MÉTODOS	
Asignación de recursos a la reproducción.....	20
Asignación de recursos al crecimiento.....	21
Asignación de recursos a la defensa.....	22
Índice de herbivoría.....	27
Tasa de herbivoría.....	28
RESULTADOS	
Asignación de recursos a la reproducción.....	30
Asignación de recursos al crecimiento.....	35
Asignación de recursos a la defensa.....	35
Índice de herbivoría.....	44
Tasa de herbivoría.....	46
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	48
LITERATURA CITADA.....	62
APÉNDICE 1.....	70
APÉNDICE 2.....	71
APÉNDICE 3.....	72

INTRODUCCIÓN

Existe mucha variación natural en los patrones de asignación de recursos que las plantas expresan. En un hábitat determinado y bajo un conjunto de interacciones bióticas, las plantas distribuyen sus recursos a diferentes funciones de tal forma que bajo ese patrón de asignación puedan maximizar su desempeño y adecuación (Stearns 1992). La diversidad que se ha encontrado en los patrones de asignación de recursos es promovida frecuentemente tanto por la variación temporal y espacial en la disponibilidad de los recursos (Coley *et al.* 1985) como por las restricciones genéticas o fisiológicas propias de las plantas.

Se sabe que la expresión de la sexualidad puede representar una fuente importante de variación en la asignación de recursos (Charnov 1982). La especialización de las funciones sexuales, en particular, puede traer consigo marcadas diferencias en los patrones de distribución de recursos entre plantas masculinas y femeninas (Lloyd y Webb 1977, Bawa 1980).

Debido a que la asignación de cualquier recurso limitante para una actividad particular ocurre a expensas de otras, se genera lo que se conoce como conflictos de asignación de recursos (Cody 1966). La forma en que estos conflictos se manifiestan en cada sexo está asociada en gran medida a las diferencias intersexuales en la distribución de recursos.

Conflictos de asignación de recursos en especies dioicas

a) Reproducción vs. Crecimiento

Uno de los conflictos fenotípicos más ubicuos en las plantas es el que se genera entre reproducción y crecimiento (Stearns 1992). Estas dos actividades comparten una serie de

moléculas y de elementos biosintéticos y por lo tanto, si la disponibilidad de estos es baja, la asignación a una de las actividades repercute negativamente sobre la asignación a la otra. De hecho, es común encontrar disyuntivas entre la reproducción y el crecimiento, sobre todo cuando las plantas son perennes (Harper 1977).

Por otro lado, existe evidencia de que en especies dioicas la “asignación óptima a la reproducción” difiere entre sexos debido a diferentes restricciones que actúan sobre la función reproductiva femenina y masculina (Lloyd y Webb 1977). Típicamente, la reproducción sexual es metabólicamente más costosa para las hembras que para los machos (Meagher y Antonovics 1982, Allen y Antos 1988, Elmqvist *et al.* 1991, Cipollini y Whigham 1994, Delph y Meagher 1995, Antos y Allen 1999), debido a que la producción y maduración de los frutos en las hembras requiere de más recursos que la producción y maduración del polen en los machos (Lloyd y Webb 1977, Antos y Allen 1994, Nicotra 1999). Hoffmann y Alliende (1984) reportaron que aún cuando en *Lithraea caustica* la inversión de recursos a la reproducción durante la época de floración es mayor en los machos, la inversión total a la reproducción (i.e. floración y fructificación) resulta significativamente superior en las hembras. Ågren (1988) demostró que en *Rubus chamaemorus* las hembras asignan menos biomasa, nitrógeno y fósforo a sus flores en comparación con los machos, sin embargo, el contenido nutritivo y la biomasa del fruto maduro son varias veces más altos que en las flores masculinas. Delph y Meagher (1995) documentaron que en *Silene latifolia*, las hembras invierten el doble de biomasa a la reproducción que los machos.

Dado que en especies dioicas son las hembras las que invierten proporcionalmente más recursos a la reproducción, se espera que en ellas se manifiesten conflictos de mayor magnitud con el crecimiento que en los machos. Hoffmann y Alliende (1984) reportaron

que en *Peumus boldus* la actividad reproductiva inhibe el crecimiento vegetativo en las ramas de las plantas femeninas pero no en las de las masculinas. Ågren (1988), en un experimento de campo, determinó que las hembras de *Rubus chamaemorus* reducen el tamaño de sus hojas cuando están madurando estructuras reproductoras, efecto que no ocurre en los machos. Elmqvist y colaboradores (1991) encontraron que cuando se inhibe la formación de flores en plantas macho de la especie *Salix rigida*, las plantas no reproductivas crecen más que las plantas reproductivas, y lo mismo ocurre si se inhibe la formación de frutos en las plantas hembra.

La evidencia disponible indica que el conflicto de asignación entre la reproducción y el crecimiento se manifiesta de forma distinta entre hembras y machos. En general, el crecimiento en las hembras se ve restringido como consecuencia de la fuerte inversión de recursos que implica la reproducción. En los machos, en contraste, el conflicto entre estas dos funciones no es tan marcado debido a que la proporción de recursos que demanda la reproducción es relativamente menor al de las hembras.

b) Crecimiento vs. Defensa

Otro conflicto importante en las plantas ocurre entre el crecimiento y la defensa. Coley y colaboradores (1985) proponen la hipótesis de la asignación de recursos/tasa de crecimiento. En ella sugieren que en los ambientes con baja disponibilidad de recursos el crecimiento de las plantas está limitado. Plantean que los individuos con crecimiento lento tienen una capacidad baja para compensar la pérdida de biomasa y que por lo tanto son más susceptibles a los efectos negativos de la herbivoría. Dada esta mayor susceptibilidad, Coley y colaboradores proponen que la expresión de atributos defensivos se vería favorecida en las plantas con crecimiento lento. Así, las plantas con tasas de crecimiento

lentas estarían relativamente mejor defendidas que las plantas con tasas de crecimiento altas.

A partir de esta propuesta han surgido algunos trabajos en los que se ha evaluado la relación entre el crecimiento y la defensa. En un estudio comparativo de 41 especies de árboles en la isla de Barro Colorado (Panamá), se encontró una correlación negativa entre el incremento en altura y la inversión a la defensa (Coley 1988). Zangerl y colaboradores (1997) encontraron que la acumulación de biomasa en *Pastinaca sativa* se reduce un 8.6% después de sufrir herbivoría y atribuyen la disminución en el crecimiento a la producción de defensas inducidas como consecuencia del daño. Herms y Mattson (1992) presentan una revisión de la evidencia fisiológica y ecológica sobre el conflicto de asignación entre el crecimiento y la defensa en plantas.

Este conflicto ha sido estudiado principalmente a nivel interespecífico e intraespecífico (Coley *et al.* 1985, Coley 1986, Coley 1988, Briggs y Schultz 1990), sin embargo hasta hace relativamente poco tiempo comenzó a ser explorado a nivel intersexual (Jing y Coley 1990). Los trabajos disponibles demuestran que el sexo de la planta representa una fuente de variación determinante de la tasa de crecimiento y del nivel de defensa (Boecklen *et al.* 1990, Jing y Coley 1990, Krischik y Denno 1990). Los machos frecuentemente expresan tasas de crecimiento elevadas y niveles defensivos relativamente bajos, mientras que en las hembras las tasas de crecimiento son bajas y los niveles defensivos altos.

En especies dioicas encontramos que los patrones de asignación de recursos son distintos entre sexos. Típicamente las hembras invierten más recursos en la reproducción y en la defensa, restringiendo el crecimiento. Los machos, en contraste, asignan menos recursos a la reproducción y a la defensa mientras que su crecimiento es mayor.

El patrón de asignación de recursos puede jugar un papel importante sobre las interacciones de las plantas con otros componentes bióticos del ambiente (Sato y Yahara 1999). En particular, la asignación de recursos tiene un fuerte impacto sobre la interacción de las plantas con los herbívoros (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976, Coley *et al.* 1985, Krischik y Denno 1990, Dorn *et al.* 2001).

Dado que en especies dioicas existen diferencias en los patrones de asignación de recursos, entre machos y hembras, a la reproducción, el crecimiento y la defensa, es probable que las hembras y los machos no sean igual de aceptables para los herbívoros y que por lo tanto la frecuencia y la intensidad de la herbivoría sean diferentes entre sexos.

Herbivoría intersexual

Los herbívoros tienen la capacidad de discriminar entre diferentes fuentes de alimento. Uno de los factores que determina con más frecuencia la preferencia y la intensidad del consumo es el “nivel defensivo” del tejido (Dirzo y Harper 1982, Jing y Coley 1990, Hjältén 1992, Marquis 1992). Específicamente se sabe que la dureza, el contenido bajo de nitrógeno y agua, la presencia y concentración de algunos compuestos secundarios y la densidad de tricomas (atributos considerados como defensivos), evitan o reducen el consumo por parte de los herbívoros (Rhoades y Cates 1976, Mattson 1980, Jing y Coley 1990).

Como consecuencia de la asignación diferencial de recursos en las especies dioicas, las hembras y los machos frecuentemente expresan diferencias en la dureza (Jing y Coley 1990), en la calidad y cantidad de metabolitos secundarios (Elmqvist *et al.* 1991) y en el contenido de nutrientes y de agua (Boecklen *et al.* 1990). Se ha observado que en algunas especies la diferencia intersexual en estos atributos puede ser apenas perceptible; en otras,

sin embargo, llega a ser tan marcada que los machos y las hembras representan hábitats distintos para los herbívoros (Ågren 1987, Boecklen y Hoffman 1993).

Una pregunta que surge con frecuencia en el estudio de la interacción entre las plantas dioicas y los herbívoros, es si uno de los sexos de la especie hospedera es consistentemente más dañado que el otro y si existen diferencias intersexuales en el o los factores que pudieran estar relacionados con la palatabilidad del tejido.

Los trabajos que han evaluado la herbivoría intersexual son relativamente pocos y los resultados que surgen de ellos no son del todo consistentes. En la Tabla 1 se presenta un resumen de la evidencia disponible. Se observa una prevalencia de estudios que han reportado que los machos, en comparación con las hembras, son más consumidos por los herbívoros (Boecklen *et al.* 1990, Krischik y Denno 1990, Boecklen y Hoffman 1993, Ågren *et al.* 1999). Por ejemplo, Danell y colaboradores (1985) documentaron que en poblaciones naturales de *Salix* los árboles macho presentaban tasas de herbivoría superiores a las de las hembras. Ågren (1987) encontró que las hojas de los machos de *Rubus chamaemorus* eran más consumidas por herbívoros y más atacadas por patógenos que las hojas de las hembras. Schladweiler (citado en Jing y Coley 1990), reportó que *Bonasa umbellus*, un ave que se alimenta principalmente de plantas, forrajeaba exclusivamente en los machos de *Populus tremuloides*. Del un total de 35 estudios disponibles, 25 (71 %) presentan evidencia de mayor daño por herbívoros en las plantas masculinas (Tabla 1). Únicamente ocho de esos 25 trabajos presentan evidencia de un atributo defensivo como posible factor determinante del contraste en el daño. En la Tabla 1 también se incluyeron los casos en donde el daño había sido provocado por patógenos. De un total de cinco trabajos, tres demuestran que los machos son más dañados, mientras que dos demuestran que las hembras son más dañadas (Tabla 1).

La evidencia disponible indica que los machos son en general preferidos por los herbívoros, pero este patrón no es universal (Tabla 1). Existen algunas especies, como *Atriplex vesicaria*, en donde las hembras son más dañadas que los machos (citado en Boecklen y Hoffman 1993) o *Rumex acetosella*, en donde la preferencia por alguno de los sexos se modifica de población en población (Lovett Doust y Lovet Doust 1985). En otras especies simplemente no se han detectado diferencias intersexuales, en el nivel de herbivoría y/o en la densidad de herbívoros (Oyama y Dirzo 1991, Hjalten 1992, Boecklen *et al.* 1994, Åhman 1997).

La evidencia que apoya la existencia de la herbivoría sesgada a un sexo se ha obtenido en su mayoría a partir del estudio de poblaciones naturales. Sin embargo, la distribución de los individuos de poblaciones dioicas no siempre es aleatoria. Es frecuente encontrar que las especies dioicas exhiben dimorfismo sexual en su distribución espacial y temporal. Las hembras y los machos a menudo se desarrollan en ambientes donde la disponibilidad de recursos y las presiones selectivas difieren (Hoffmann 1981, Bierzychudek y Eckhart 1988; Bertiller *et al.* 2002). Debido a esto se vuelve común que las diferencias intersexuales en la herbivoría se confundan con diferencias en la disponibilidad de recursos o en la composición de herbívoros. Los trabajos que toman en cuenta la variación ambiental, o que aportan evidencia experimental sobre la preferencia de consumo en especies dioicas son escasos (Danell *et al.* 1985, Boecklen *et al.* 1990, Danell *et al.* 1991).

Con el fin de aportar información a esta área de estudio, en el presente trabajo evalué, con base en un diseño de muestreo pareado, los patrones intersexuales en la asignación de recursos a la reproducción, el crecimiento y la defensa en *Cecropia obtusifolia*, y cuantifiqué los niveles de herbivoría propios de cada sexo en la región de

Los Tuxtlas, Ver. Así mismo, este estudio es una contribución al entendimiento de los patrones de herbivoría en especies dioicas en zonas tropicales. *C. obtusifolia*, además de ser una de las especies predominantes en sitios abiertos en el área de estudio (y en el neotrópico en general), tiene la peculiaridad de que utiliza como mecanismo de defensa antiherbívoro a una defensa biótica, las hormigas mutualistas del género *Azteca spp.* (Frias 1996). Para mantener su colonia de hormigas, las plantas producen una recompensa alimenticia, los cuerpos de Müller, que podrían considerarse como inversiones defensivas.

Tabla 1. Lista de especies en las que se ha evaluado herbivoría intersexual. Se indica el sexo con el mayor nivel de daño y los casos en los que no se detectaron diferencias. Algunos de los estudios incluyen comparaciones intersexuales sobre algunos atributos que podrían influir en la preferencia de consumo por parte de los herbívoros. Cuando se encontraron diferencias intersexuales se indicó el sexo con el valor más alto en el atributo.

Espece hospedera	Sexo con mayor herbivoría	Atributo defensivo o nutritivo	Fuente
<i>Acer negundo</i>	♂	dureza (♀), fenoles, astringencia, nitrógeno (N)	Jing y Coley 1990
<i>Arisaema triphyllum</i>	♂ P		Lovett Doust and Cavers 1982
<i>Atriplex vesicaria</i>	♀		*
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	ns		Faria y Fernández 2001
<i>Baccharis halimifolia</i>	♂	N, resina	Krischik y Denno 1990
<i>Canabis sativa</i>	♂ P		*
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	ns		Oyama y Dirzo 1991
<i>Ephedra trifurca</i>	ns, ♂		Boecklen y Hoffman 1993
<i>Freycinetia reineckei</i>	♂		*
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	♂		*
<i>Juniperus communis</i>	ns	N	Hjälten 1992
<i>Juniperus monosperma</i>	♀ P		Ghering y Whitham 1992
<i>Juniperus scopulorum</i>	♂	sesquiterpenos (♀) fenilpropanoides (♀)	Polhemus 1988
<i>Lindera benzoin</i>	ns		Niesenbaum 1992
<i>Myrica gale</i>	ns, ♂		**
<i>Myrica gale</i>	ns	N (♂), digestibilidad (♂), glucósidos fenólicos, fenoles, taninos	Hjälten 1992
<i>Pistacia lentiscus</i>	ns	N	**
<i>Populus tremula</i>	♂	N (♂), digestibilidad, fenoles (♂) glucósidos fenolico, taninos	Hjälten 1992

Tabla 1. Continuación

Espece hospedera	Sexo con mayor herbivoría	Atributo defensivo ó nutritivo	Fuente
<i>Populus tremuloides</i>	♂		*
<i>Prunus fasciculata</i>	♂		*
<i>Rubus chamaemorus</i>	ns, ♂	N, fósforo (P), potasio (K)	Ågren 1987
<i>Rubus chamaemorus</i>	♂ P		Ågren 1988
<i>Rumex acetosa</i>	♂	Dureza (δ)	**
<i>Rumex acetosella</i>	ns, ♂, ♀		Lovett Doust y Lovett Doust 1985
<i>Sagittaria latifolia</i>	♂		*
<i>Salix caprea</i>	♂	N (δ), digestibilidad (δ), glucósidos fenólicos, fenoles, taninos	Hjälten 1992
<i>Salix caprea</i>	♂		Danell <i>et al.</i> 1991
<i>Salix cinerea</i>	ns, ♂	N (δ)	Alliende 1989
<i>Salix lanata</i>	ns		Predavec y Danell 2001
<i>Salix lasiolepis</i>	ns		Boecklen <i>et al.</i> 1994
<i>Salix lasiolepis</i>	♂	N (δ), proteínas, K (δ), calcio (Ca), P (δ), magnesio (Mg), fenoles(δ)	Boecklen <i>et al.</i> 1990
<i>Salix myrsinifolia-phylicifolia</i>	♂		Danell <i>et al.</i> 1985
<i>Salix myrsinifolia-phylicifolia</i>	♂		Elmqvist <i>et al.</i> 1988
<i>Salix myrsinifolia-phylicifolia</i>	♂		Danell <i>et al.</i> 1991
<i>Salix pentandra</i>	♂	N, digestibilidad (♀) fenoles (♀), taninos, glucósidos fenolicos	Hjälten 1992

Tabla 1. Continuación

Espece hospedera	Sexo con mayor herbivoría	Atributo defensivo ó nutritivo	Fuente
<i>Salix viminalis</i>	ns		Åhman 1997
<i>Silene dioica</i>	♀ P		Lee 1981
<i>Silene dioica</i>	♂		Elmqvist <i>et al.</i> 1991
<i>Simarouba glauca</i>	♂		*
<i>Urtica dioica</i>	♂		**

Modificada de Ågren *et al.* 1999

* Citado en Boecklen y Hoffman 1993

** Citado en Ågren *et al.* 1999

ns No se encontraron diferencias significativas en los niveles intersexuales de herbivoría

P El daño fue realizado por patógenos

OBJETIVOS

I. Evaluar si existen diferencias intersexuales en los patrones de asignación de recursos a la reproducción, crecimiento y defensa en *C. obtusifolia*.

II. Determinar si existen diferencias intersexuales en los niveles de herbivoría en *C. obtusifolia*, y explorar las consecuencias que generan los patrones de asignación de recursos sobre el daño provocado por herbívoros en cada sexo.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Si en *C. obtusifolia* existen diferencias intersexuales en los patrones de asignación de recursos, el tejido de las plantas femeninas y masculinas diferirá en una serie de atributos relacionados con la preferencia de los herbívoros. Estas diferencias se traducirán en niveles de daño particulares para cada sexo. Dado que, en general, las plantas femeninas invierten más recursos a la reproducción se esperaría que su crecimiento fuese menor y que su inversión a la defensa antiherbívoro fuese mayor que en las plantas masculinas. En contraste, las plantas masculinas crecerían más y asignarían menos recursos a la defensa que las plantas femeninas. Por lo tanto, las plantas masculinas presentarían más herbivoría que las plantas femeninas. Las predicciones específicas al respecto se esquematizan en la Tabla 2.

Tabla 2. Predicciones específicas con respecto a la asignación de recursos y la herbivoría intersexuales. La dirección de las flechas ilustra la tendencia esperada en la asignación relativa a cada actividad en función del sexo de la planta.

	Plantas femeninas	Plantas masculinas
Reproducción	↑	↓
Crecimiento	↓	↑
Defensa	↑	↓
Herbivoría	↓	↑

SITIO DE ESTUDIO

Este trabajo se realizó en la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, México, en los alrededores de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", de la UNAM. Esta zona se encuentra localizada entre los 18°10' y 18°45' de latitud norte y los 94°42' y 95°27' de longitud oeste, abarcando un área de 90 por 50 kilómetros aproximadamente (Dirzo *et al.* 199) (Fig. 1).

El clima de la región ha sido calificado como cálido-húmedo Af(m) dentro del sistema de clasificación de Köpen (García 1981). La temperatura promedio anual en esta localidad es de 25°C y la precipitación media anual es de 4500 mm. El ecosistema predominante es la selva alta perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández X 1963). Otros ecosistemas que sobresalen en la región son las variantes de selva perennifolia sobre pedregal, la selva mediana perennifolia, la selva de altura con liquidámbar, la selva de encinos, el bosque tropical nuboso, el bosque enano, los manglares y las comunidades antropogénicas, principalmente potreros y acahuales (Dirzo *et al.* 1997).

La región de Los Tuxtlas se caracteriza por contar con una alta diversidad de especies y por el hecho de que en la actualidad es el límite boreal extremo de la distribución de la selva tropical en el continente (Dirzo y Miranda 1991). Esta situación convierte a Los Tuxtlas en una región de gran riqueza biológica en donde se pueden encontrar especies de origen tropical, de origen templado y algunas endémicas (Dirzo *et al.* 1997).

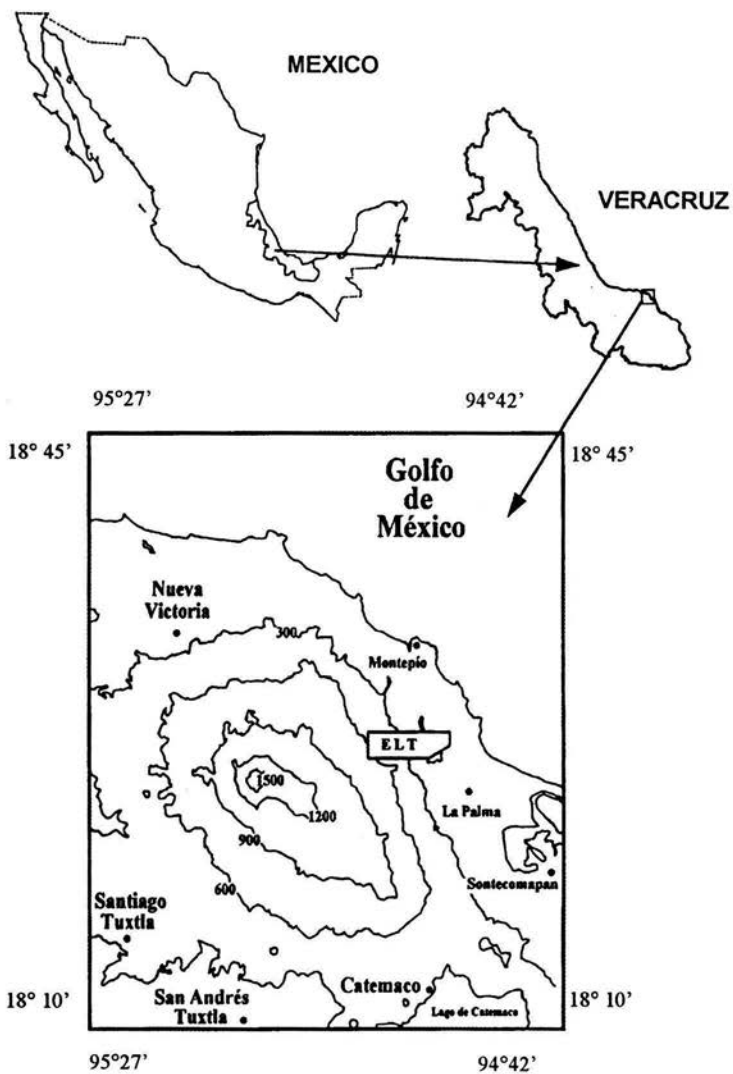


Figura 1. Ubicación geográfica de la región de “Los Tuxtlas” en el estado de Veracruz, México (modificado de Dirzo *et al.* 1997).

SISTEMA DE ESTUDIO

Cecropia obtusifolia (Cecropiaceae) es una especie dioica con una altura máxima de 20 a 35 m, con tronco monopódico y ramas de primer orden en pisos e idénticas al tronco principal, con primordios florales laterales. Cuenta con hojas dispuestas en espiral y aglomeradas en las puntas de las ramas; éstas son simples y sus láminas presentan un diámetro de 25 a 50 cm (Pennington y Sarukhán 1998).

A partir de los 80 cm de altura las hojas comienzan a lobularse llegando a tener, en los individuos adultos, más de diez lóbulos por hoja (Álvarez Buylla 1997). La lobulación de las hojas coincide con la aparición de estructuras lanosas, llamadas trichilias, en la parte basal de cada peciolo. En los trichilia se producen diariamente unos corpúsculos de color crema que se conocen como cuerpos Müllerianos (C.M.).

Fenotípicamente, el sexo de las plantas en *C. obtusifolia* sólo puede ser determinado una vez que los individuos comienzan a ser reproductivos. Su primera reproducción ocurre aproximadamente tres años después de la germinación y tanto la fecundidad en las hembras, como la producción de flores en los machos, aumentan con la edad (Álvarez Buylla 1997). Al madurar, las yemas florales femeninas producen racimos de tres a cinco espádices sésiles. Cada inflorescencia o espádice mide entre 12 y 21 cm de longitud y contiene entre 2700 y 4700 achenios. Las yemas florales masculinas dan lugar a racimos de 10 a 15 espádices sésiles que miden entre 10 y 21 cm de longitud (Álvarez Buylla 1997). Las semillas son dispersadas por murciélagos, osos hormigueros, monos y diversas especies de aves (Estrada *et al* 1984).

Los estudios demográficos realizados en *C. obtusifolia* señalan que es una especie pionera característica ya que es intolerante a la sombra, cuenta con un ciclo de vida con una edad de maduración reproductiva temprana, y altas tasas de crecimiento (de hasta 2 cm de

incremento diametral al año), fecundidad y mortalidad. De hecho es una de las especies arbóreas pioneras más abundantes en claros formados por la caída de ramas y árboles dentro de la selva y en sitios perturbados por el hombre. Su distribución geográfica se extiende a lo largo de las costas del Pacífico y el Atlántico en México y en las selvas de Centroamérica. Su distribución altitudinal va de 0 a 800 m s.n.m. (Pennington y Sarukhán 1998).

Interacción *Cecropia-Azteca*

Existen entre 60 y 70 especies de *Cecropia*. De este número, aproximadamente el 80% son mirmecófitas, es decir, son especies que presentan una asociación simbiótica con hormigas. *C. obtusifolia* es un árbol mirmecófito que por lo general se asocia con hormigas del género *Azteca*.

Son varios los beneficios que obtiene *Cecropia* a partir de su simbiosis con *Azteca*. Las plantas en asociación presentan niveles menores de herbivoría y tasas de crecimiento mayores en comparación con plantas cuya colonia fue removida experimentalmente o por algún fenómeno natural (Schupp 1986, Fonseca 1994, Frias 1996, del Val 1999, Heil *et al.* 1999). Se ha observado también que la colonia de hormigas impide el establecimiento de lianas y epifitas (Janzen 1969), evitando así que el área fotosintética de la planta se vea reducida. Además la colonia de hormigas contribuye, por medio de detritos depositados en el interior del tronco, con el 93% del nitrógeno total de la planta (Sagers *et al.* 2000).

Adicionalmente, en otros sistemas mirmecófitos se ha demostrado que las tasas de reemplazo de hojas y de producción de semillas, considerados como indicadores de desempeño y adecuación, se incrementan en plantas que mantienen a su colonia de hormigas, en comparación con plantas que experimentalmente son privadas de ella

(Letourneau 1998). También se ha encontrado que la colonia de hormigas mutualistas contribuyen a disminuir los niveles de infección por hongos patógenos tanto en inflorescencias como en el follaje (Letourneau 1998, Heil *et al.* 1999).

Por otro lado, la colonia de hormigas se beneficia de la asociación ya que el tronco hueco de los árboles funciona como lugar de anidamiento y vivienda para ellas. Adicionalmente, la colonia de hormigas se alimenta de los cuerpos müllerianos. Estos corpúsculos están compuestos por lípidos, proteínas y carbohidratos en forma de glucógeno (Rickson 1971) y contribuyen con el 18.5% de la dieta de las hormigas obreras y con el 42.7% de la dieta de las larvas (Sagers *et al.* 2000).

DISEÑO DEL ESTUDIO Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Con el fin de controlar lo más posible la heterogeneidad ambiental y evitar que tal heterogeneidad covariase con el sexo de las plantas y afectara las comparaciones, este trabajo se realizó utilizando un diseño pareado. Se eligieron 25 parejas de árboles con diámetros ($x_{\text{♀}} = 10.9 \pm 0.84$ cm, $x_{\text{♂}} = 11.5 \pm 0.78$ cm; $t_{(2,24)} = 1.26$ P = 0.218), alturas ($x_{\text{♀}} = 5.32 \pm 0.28$ m, $x_{\text{♂}} = 5.62 \pm 0.39$ m; $t_{(2,24)} = 1.55$ P = 0.132) y número de hojas ($x_{\text{♀}} = 58 \pm 10.4$, $x_{\text{♂}} = 62 \pm 11.3$; $t_{(2,24)} = 0.48$ P = 0.63) similares. Además los árboles de cada pareja (una hembra y un macho) se hallaban a una distancia de 1-6 m. Cada una de las parejas estuvo conformada por una hembra y un macho. Debido a restricciones técnicas en algunas de las variables comparadas el tamaño de la muestra utilizada varió.

Dado el diseño utilizado, todas las comparaciones entre plantas femeninas y masculinas se analizaron mediante pruebas pareadas de *t* de Student (muestras dependientes) (StatSoft, Inc 2000. STATISTICA for Windows. Tulsa, OK.). Cuando los datos no se distribuyeron normalmente se transformaron utilizando su raíz cuadrada.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

MÉTODOS

Asignación de recursos

Dadas las restricciones logísticas que surgen de trabajar con una especie de árboles perennes, las secciones sobre asignación de recursos que se desarrollan en este trabajo se manejan como aproximaciones.

Asignación de recursos a la reproducción

A lo largo de un año realicé censos cada 30 días con el fin de registrar el número total de estructuras reproductoras producidas por cada individuo. La tasa de maduración de las yemas a flores en *C. obtusifolia* es de menos de 26 días para los machos y de menos de 30 para las hembras (Álvarez-Buylla 1986). Por lo tanto, el realizar registros cada 30 días, permitió que las yemas registradas en un censo no se registraran en el siguiente (Álvarez-Buylla 1986).

La biomasa involucrada en la producción y la maduración de inflorescencias e infrutescencias se estimó colectando tres inflorescencias masculinas maduras y tres infrutescencias maduras por pareja. Para colectar las infrutescencias sin pérdida de biomasa, las inflorescencias inmaduras se aislaron *in situ* a lo largo de su desarrollo en bolsas de tul. Una vez colectadas todas las inflorescencias, se transportaron al laboratorio y se secaron en un horno a 60 °C hasta que el peso resultó constante en dos mediciones sucesivas. Registré el peso seco de cada una y obtuve un peso promedio de todas las inflorescencias e infrutescencias maduras.

Finalmente, para tener una estimación del esfuerzo reproductivo anual de plantas masculinas y femeninas en términos de biomasa, multipliqué el número total de yemas florales producidas a lo largo del censo anual, por el peso seco promedio de las inflorescencias o infrutescencias colectadas.

En *C. obtusifolia* la asignación de recursos a la reproducción aumenta con la edad y el diámetro, tanto en plantas masculinas, como en femeninas (Álvarez-Buylla 1986). Por lo tanto y con el fin de averiguar si la acumulación de periodos reproductivos tiene un efecto sobre la proporción de recursos asignados a la reproducción en cada sexo, cuantifiqué la biomasa total asignada a esta actividad (como se describe anteriormente) en dos grupos de plantas de mayor edad y por lo tanto con un número mayor de eventos reproductivos. Cada uno de estos grupos estuvo formado por seis parejas de árboles con diámetros promedio de 24 y 34 cm respectivamente (el diámetro del tronco y la edad de las plantas esta correlacionado de forma significativa $r^2 = 0.7725$ $P = 0.001$ $N = 141$, Álvarez-Buylla 1986). Finalmente, para contrastar la asignación reproductiva de los dos sexos, comparé directamente la biomasa de las estructuras reproductivas como se describió y también ponderándola por el tamaño de cada planta individual, dividiéndola por el valor de su diámetro troncal correspondiente.

Asignación de recursos al crecimiento

En *C. obtusifolia* el DAP (diámetro a la altura del pecho) es el atributo que explica la mayor proporción de la varianza en el crecimiento en comparación con otros atributos tales como la altura (Álvarez-Buylla 1986). Por lo tanto, consideré la medición del incremento anual del DAP como un indicador adecuado del crecimiento.

Para probar si las plantas femeninas y masculinas de *C. obtusifolia* crecen a tasas diferentes, en marzo del 2000 medí y registré el DAP de 25 parejas utilizando una cinta diamétrica. En cada individuo dejé una marca de pintura permanente indicando el lugar exacto del registro inicial. En el mismo sitio hice una medición final, que se efectuó en marzo del 2001. El incremento en DAP para cada individuo se obtuvo sustrayendo al DAP

final el DAP inicial. El tiempo del registro inicial y final fue el mismo para todas las plantas.

Asignación de recursos a la defensa

Con el fin de evaluar la inversión de recursos a la defensa cuantifiqué las siguientes variables potencialmente indicativas de ello: *i)* dureza, *ii)* densidad de tricomas, *iii)* concentración de fenoles totales y taninos condensados y *iv)* el número y calidad (Nitrógeno y Carbono) de los C.M. La eficiencia de estos atributos para evitar o disminuir la herbivoría ha sido documentada en trabajos anteriores (Coley 1986, Mole y Waterman 1987, Jing y Coley 1990, Cork y Foley 1991, Marquis 1992, Coley y Barone 1996, Valverde *et al.* 2001). Por último medí, como un indicador de la calidad nutricional del follaje, el contenido de nitrógeno y agua.

Dureza

Para evaluar si existían diferencias en la dureza del follaje de árboles macho y hembra colecté cuatro hojas por individuo en 22 parejas. Debido a que las hojas aumentan su dureza conforme van envejeciendo, es común que dentro de un individuo la variación en la dureza de las hojas sea muy grande. Para disminuir esta variación procuré que las hojas colectadas, dentro de un individuo y para todos los individuos, se encontraran en el mismo estado de desarrollo, por lo que las hojas colectadas fueron de la misma posición en la filotaxia.

La prueba de dureza se realizó sobre las hojas frescas utilizando un penetrómetro (OHAUS, Chatillon), que mide la cantidad de peso necesario para atravesar la lámina de una hoja con una aguja de 3.5 mm de diámetro. En cada hoja escogí 5 lóbulos al azar y en

cada lóbulo realicé cinco mediciones. Posteriormente calculé el promedio de los datos por hoja y por individuo.

Tricomas

Para cuantificar la densidad de tricomas en *C. obtusifolia* colecté cuatro hojas de cada individuo de un total de 22 parejas. Todas las hojas colectadas se encontraban en el mismo estado de desarrollo (definido por la filotaxia) para disminuir la variación debida a su fenostado. Después de colectadas transporté las hojas al laboratorio en donde se prensaron y secaron en un horno a 60° C por 72 horas. Una vez secas obtuve ocho impresiones de la haz de cada hoja. Obtuve las improntas colocando una capa delgada de pegamento blanco sobre el tejido, esperé a que se secase y separé la capa de pegamento de la hoja. Las cuantificaciones de tricomas se realizaron en un microscopio óptico en tres campos de 10x40x, para obtener un total de 24 campos por hoja por individuo. Finalmente calculé el número de tricomas por cm² de cada hoja y obtuve un promedio por individuo.

Defensa química

La forma en que evalué la defensa química en este trabajo fue a través de la cuantificación de fenoles totales y de taninos condensados (Mole y Waterman 1987, Waterman y Mole 1994) puesto que en estudios anteriores se ha reportado la ausencia de taninos hidrolizables y de alcaloides en el follaje en diferentes especies del género *Cecropia* (Folgarait y Davidson 1994, del Val 1999).

Los detalles sobre la colecta, el secado y el molido del follaje, y sobre el proceso de extracción se presentan en el Apéndice 1. La metodología para cuantificar fenoles totales y taninos condensados se describen detalladamente en los Apéndices 2 y 3 respectivamente.

Defensa mirmecófila

Dado que el tamaño de la colonia de hormigas se correlaciona negativamente con el daño provocado por los herbívoros (Duarte y Godoy 1992), y que el tamaño de la colonia a su vez está determinado por la cantidad de alimento que provee la planta hospedera (Heil *et al.* 2001), un indicador indirecto del potencial defensivo de la colonia de hormigas en un determinado hospedero, es el número y/o calidad de la recompensa ofrecida por la planta a la colonia de hormigas.

En el presente trabajo estimé la asignación de recursos que realizan las plantas femeninas y masculinas de *C. obtusifolia* a la defensa mirmecófila contando el número de cuerpos de Müller producidos por planta y cuantificando el contenido de carbono y nitrógeno de los mismos.

Para ambos casos se escogieron, al azar, seis de las 25 parejas mencionadas en el diseño. En cada una de estas parejas marqué una rama para realizar en ella los censos y las colectas. Los trichilia de todas las hojas de esa rama particular se aislaron individualmente, aplicando una resina pegajosa (Tangletrap, Tanglefoot Corp., USA) a su alrededor para evitar que las hormigas colectaran los C.M. Una vez que los trichilia se encontraron aislados de las hormigas se “ordeñaron” con el fin de que los C.M. que aún no salían completamente del trichilia fueran expuestos y eliminados para comenzar los conteos con los trichilia de todos los individuos en las mismas condiciones. Los trichilia se ordeñaron en periodos de 24 horas durante seis días. Después de realizar los conteos, los C.M. de cada individuo fueron colectados y secados en un horno a 60° C por 24 horas y una vez secos, se determinó su porcentaje de nitrógeno y de carbono.

Calidad nutritiva del follaje

La calidad nutritiva del follaje influye sobre los patrones de consumo de los herbívoros. Los beneficios que se derivan de alimentarse de material rico en proteínas o en lípidos pueden rebasar los costos que surgen de consumir follaje con altas concentraciones de metabolitos secundarios (Smallwood y Peters 1986). Si bien el tipo y concentración de algunos metabolitos secundarios afecta el nivel de herbivoría, también lo hace la cantidad y calidad de los nutrientes del follaje (Waterman *et al.* 1988).

Para evaluar la calidad nutritiva del follaje de *C. obtusifolia* cuantifiqué el porcentaje de nitrógeno total y el contenido de agua. Para tal motivo colecté cuatro hojas por individuo de 17 parejas.

Para conocer el contenido de agua registré el peso fresco del follaje en el campo. Las hojas se transportaron al laboratorio y se secaron en un horno a 50° C hasta que el peso de cada hoja fue constante en dos mediciones sucesivas y registré el peso seco de todas las hojas. El porcentaje de agua en el follaje de cada individuo se obtuvo con base en la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de agua} = \frac{\text{peso fresco} - \text{peso seco}}{\text{peso fresco}}$$

Para conocer el porcentaje de nitrógeno del follaje aplique el método de Kjeldahl, que mide el nitrógeno total de una muestra (Pierce y Haenisch 1948) utilizando el mismo material vegetal seco descrito anteriormente para calcular el porcentaje de agua.

Prueba de aceptabilidad

La cantidad de fenoles totales, de taninos, de agua y de nitrógeno existentes en una planta son un buen indicador del estado defensivo y nutritivo del follaje y podrían estar

determinando la preferencia de consumo de los herbívoros (Mole y Waterman 1987, Waterman y Mole 1994). Sin embargo, factores externos a la planta, como depredadores, parasitoides y mutualistas, también pueden estar influyendo directa o indirectamente sobre la intensidad de herbivoría en una planta (Lill *et al.* 2002).

Una forma de discernir si los patrones de consumo están determinados por atributos propios de la planta ó por factores externos a ella es mediante el desarrollo de pruebas de aceptabilidad, en donde el follaje de las plantas se ofrece a un herbívoro generalista bajo condiciones controladas (Dirzo 1980).

Para realizar este experimento utilicé larvas del herbívoro generalista *Spodoptera fugiperda* (Lepidoptera: Nocturnidae: Amphiphyrinae), obtenidas en el Centro Internacional para el Mejoramiento del Maíz y el Trigo (CIMMYT) en México. Las larvas fueron del mismo estado de desarrollo (primer estadio), y durante dos semanas se alimentaron exclusivamente de lechuga. Cuando los organismos llegaron al 3er estadio de desarrollo se les sometió a un ayuno de 8 h. Unos minutos antes de terminar el ayuno monté el experimento de la siguiente manera. De un total de 20 parejas, corté una hoja por individuo. De esta hoja corté, con tijeras, un cuadro de follaje con área conocida (4cm^2) por individuo. Las porciones de follaje se colocaron en una caja de Petri de tal forma que en cada caja tuvo una muestra pareada de follaje proveniente de una planta macho y de una planta hembra. En el centro de cada caja Petri coloqué un algodón húmedo para evitar desecación.

Posteriormente coloqué una larva en cada caja, justo encima del algodón húmedo. Los cuadros de follaje se expusieron al herbívoro por un periodo de 12 horas. Cuantifiqué el área remanente con un medidor de área foliar (Delta-T Devices Ltd.) y el programa

WinDIAS (ver. 2.0 Delta T Devices Ltd). El área remanente permite una cuantificación por diferencia, de la aceptabilidad del follaje.

Herbivoría

Evalué el daño provocado por herbívoros de dos formas: calculando un índice de herbivoría “instantáneo” y estimando la tasa de herbivoría (Dirzo y Domínguez 1995).

Índice de herbivoría

El índice de herbivoría (IH) mide la magnitud de daño del follaje en pie y se obtiene asignando a cada hoja de un individuo una de las seis categorías de daño visual propuestas por Dirzo y Domínguez (1995) (Tabla 2). Posteriormente se calcula el IH para cada una de las plantas según la siguiente fórmula:

$$IH = \frac{\sum (n_j) i}{N}$$

donde n_j es el número de hojas en la categoría i de daño, i es la categoría (0-5) y N el número total de hojas que se clasificaron dentro de la planta. El índice de herbivoría puede tomar valores de 0 (plantas sin daño) a 5 (plantas que presentan de un 50 a un 100 % de daño).

Tabla 2. Categorías de daño foliar utilizadas para calcular el nivel de herbivoría por planta (según Dirzo y Domínguez 1995)

Categoría (i)	% del área foliar dañada
0	0
1	1 a 6
2	6 a 12
3	12 a 25
4	25 a 50
5	50 a 100

Para asignar las hojas de cada planta en las categorías de daño busqué una ubicación cercana a la planta, desde donde pudiera observar el total o una porción mayoritaria de la copa. Desde ahí, y con la ayuda de binóculos, observé cada hoja y dicté su categoría de daño a un anotador.

Medí el índice de herbivoría en dos ocasiones en este estudio; una en la época seca (mayo del 2000) y otra en época de lluvias (enero del 2001).

Tasa de herbivoría

Por medio de la tasa de herbivoría (TH) se conoce el área dañada o consumida durante un intervalo (t_x) determinado. Para conocer la tasa de herbivoría marqué hojas nuevas (la más joven completamente expandida o en proceso de expansión), sin daño. Después de un periodo de tiempo (ver Tabla 3) colecté las hojas marcadas, las preñe y las seque. Estimé el área foliar total y dañada en un medidor de área foliar (Delta-T Devices, Cambridge, UK.) con el programa WinDIAS (ver. 2.0 Delta T Devices Ltd). Obtuve el porcentaje de área foliar dañada dividiendo el área foliar dañada entre el área foliar total y multiplicándolo por 100.

Finalmente, calculé la tasa de herbivoría mediante la siguiente fórmula:

$$TH = \frac{PAFD}{t}$$

donde PAFD es igual al porcentaje de área foliar dañada y t es igual al número de días transcurridos entre el tiempo 0 y el tiempo 1.

Tabla 3. Fechas de inicio, término y número total de días en los que se midió la tasa de herbivoría.

Época del año	Tiempo 0	Tiempo 1	Número total de días
Seca	31 / 03 / 00	26 / 06 / 00	87
Lluvias	06 / 08 / 00	11 / 11 / 00	98

La tasa de herbivoría se midió en dos ocasiones: una en la época seca y otra en época de lluvias. El número de parejas en cada época fue de 11 y de 22 respectivamente.

RESULTADOS

Asignación de recursos

Asignación de recursos a la reproducción

El número de yemas florales producidas por las plantas masculinas y femeninas de esta especie en condiciones naturales varió considerablemente. En el 100% de los casos ($N = 18$ parejas) el número de yemas florales fue mayor en las plantas masculinas que en las femeninas (Fig. 2). Las diferencias intersexuales en la producción anual de estructuras reproductivas fueron significativas ($t_{(2,17)} = 5.59$ $P < 0.0001$). El promedio (\pm DE) de yemas florales producidas por las plantas macho fue de 425 ± 328 y de 80 ± 115 para las hembras.

En contraste, la maduración de las infrutescencias involucró una cantidad de biomasa mayor que la maduración de las inflorescencias masculinas ($t_{(2,17)} = 10.73$ $P < 0.0001$). En las 18 parejas estudiadas, el peso de las infrutescencias supero al de las inflorescencias (Fig. 3). El peso seco promedio de las infrutescencias fue de 23.7 ± 6.71 g mientras que el de las inflorescencias masculinas maduras fue de 4.71 ± 2.08 g.

No encontré diferencias entre hembras y machos en la biomasa total anual asignada a la reproducción en *C. obtusifolila* (estimada como el producto del número promedio de inflorescencias / infrutescencias por individuo, por el peso seco promedio por inflorescencia / infrutescencia; $t_{(2,17)} = 0.19$ $P = 0.84$). En resumen, al evaluar el número de estructuras reproductivas producidas a lo largo de un año se encontró que los machos producen más unidades reproductivas (inflorescencias) que las hembras. Sin embargo, la cantidad de recursos que se requiere para madurar cada una de las unidades reproductivas es notablemente mayor en las hembras. El resultado fue que, en términos de biomasa, la

asignación a la reproducción resultó indistinguible entre sexos. Asimismo, al ponderar los datos de asignación total de biomasa por planta, tomando en consideración el tamaño individual con base en su DAP, se observó el mismo patrón: la asignación total de biomasa es indistinguible estadísticamente entre sexos ($t_{(2,17)} = 1.44$ $P = 0.16$; Fig. 4).

La biomasa total asignada a la reproducción en plantas con un número mayor de eventos reproductivos (categorías de tamaño mediano y alto) no difirió entre plantas femeninas y masculinas (mediano: $t_{(2,5)} = 0.68$ $P = 0.52$; alto: $t_{(2,5)} = 1.38$ $P = 0.22$).

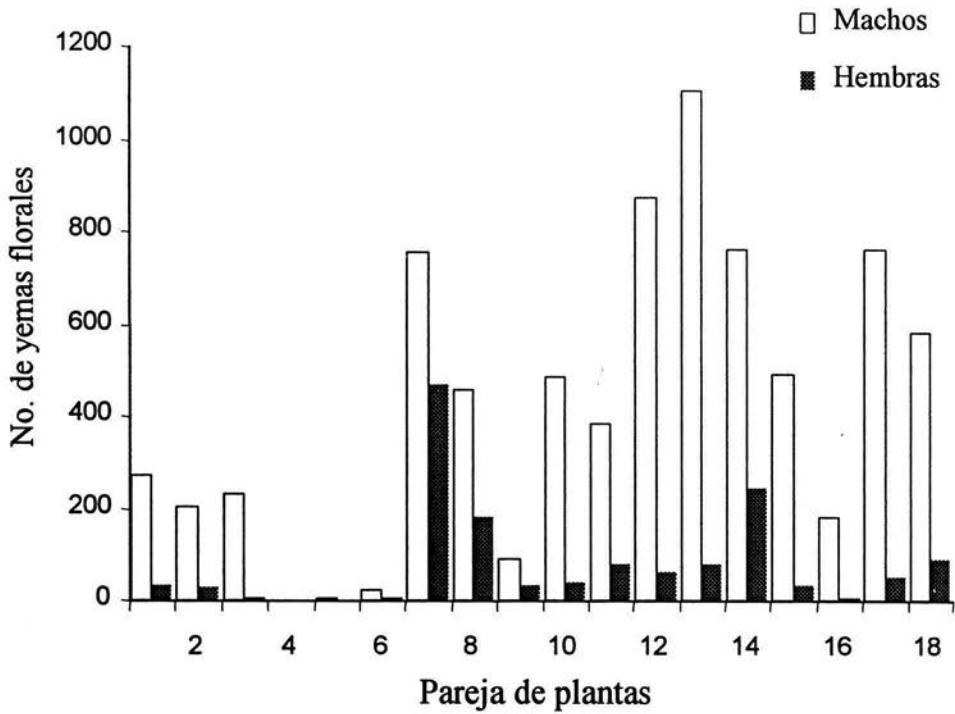


Fig. 2. Número total de yemas florales producidas por individuo en 18 parejas de plantas de *C. obtusifolia* en los Tuxtlas, Ver.

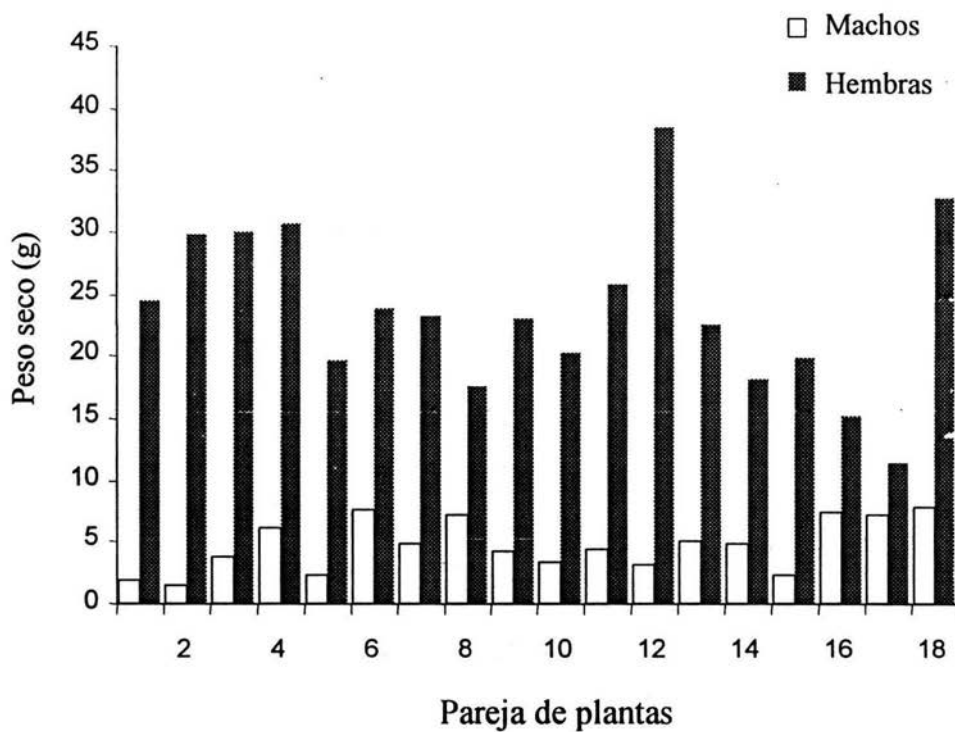


Fig. 3. Peso seco de inflorescencias e infrutescencias maduras de 18 parejas de plantas de *C. obtusifolia* en Los Tuxtlas, Ver.

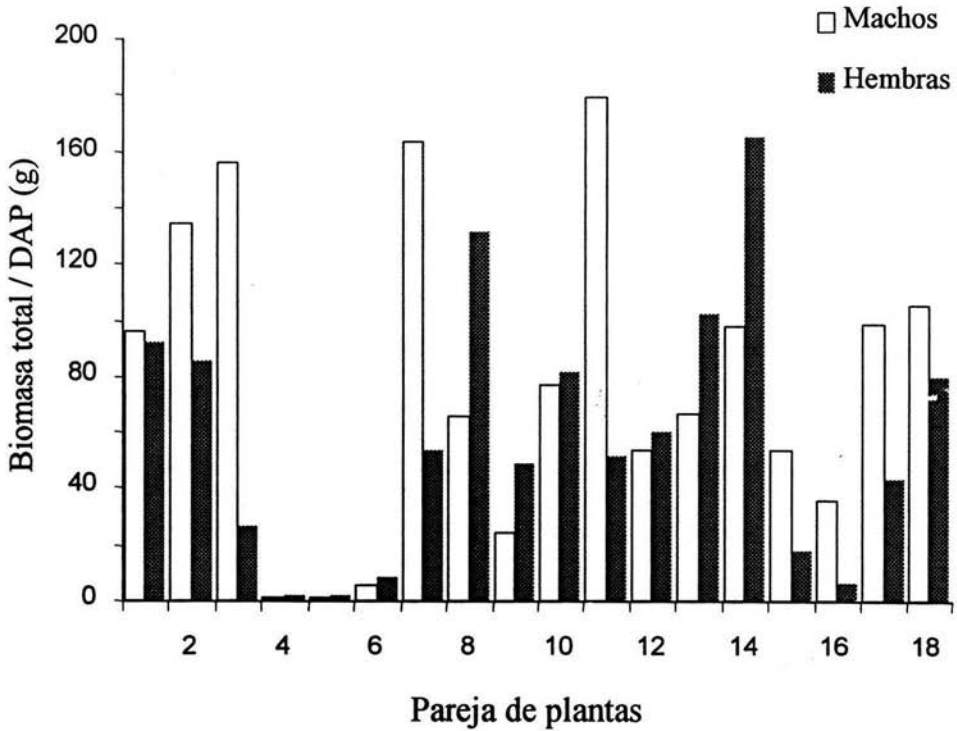


Fig. 4. Biomasa total anual asignada a la reproducción por individuo en 18 parejas de plantas de *C. obtusifolia* en Los Tuxtlas, Ver., ponderada por el DAP de cada individuo.

Asignación de recursos al crecimiento

El incremento anual del diámetro a la altura del pecho fue 2.1 veces mayor para las plantas masculinas en relación con las femeninas ($t_{(2,24)} = 2.37$ $P = 0.025$). En 18 de 25 parejas el crecimiento fue mayor en las plantas masculinas (Fig. 5). Las plantas femeninas incrementaron su diámetro en promedio 3.6 ± 4.5 mm/año, mientras que en las plantas masculinas el incremento promedio fue de 6.88 ± 6.3 mm/año.

Asignación de recursos a la defensa

Dureza

De un total de 22 parejas analizadas, en 17 casos la dureza del follaje fue mayor en las plantas femeninas ($t_{(2, 21)} = 3.72$ $P = 0.0012$; Fig. 6). En particular, la fuerza necesaria para atravesar la lamina foliar de las hembras fue en promedio, de 42 ± 5.5 g, mientras que en los machos fue necesario aplicar una fuerza de 37 ± 4.0 g. Esto indica que si bien la diferencia es de apenas 5 g. en promedio, tal diferencia es consistente y significativa, sugiriendo que el follaje de plantas femeninas podría estar más defendido contra herbívoros.

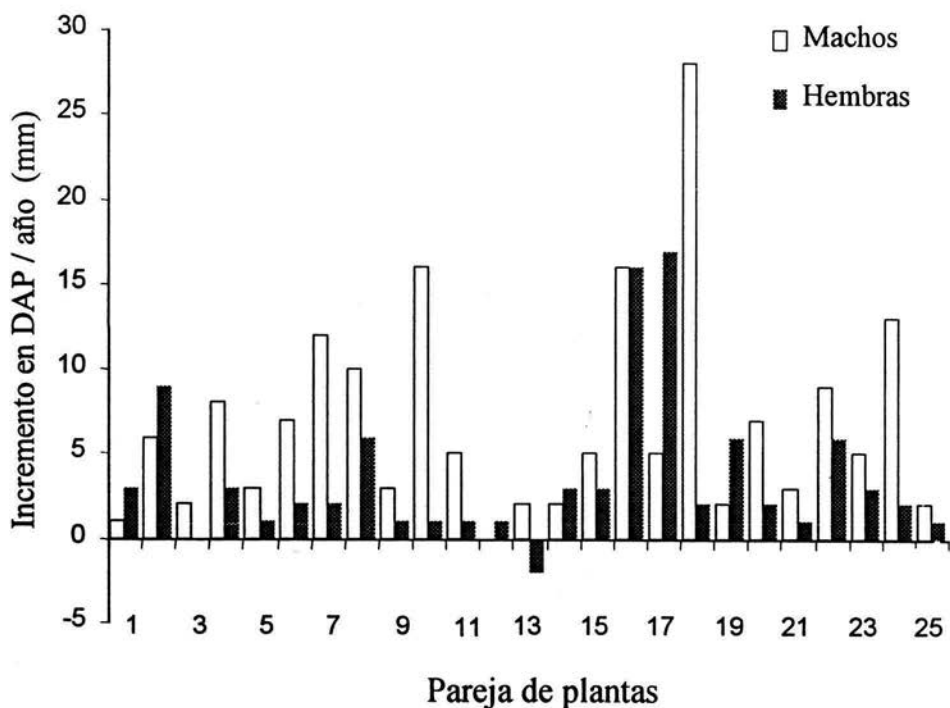


Fig. 5 Incremento anual en el diámetro a la altura del pecho (DAP) de 25 parejas de plantas de *C. obtusifolia* en Los Tuxtlas, Ver.

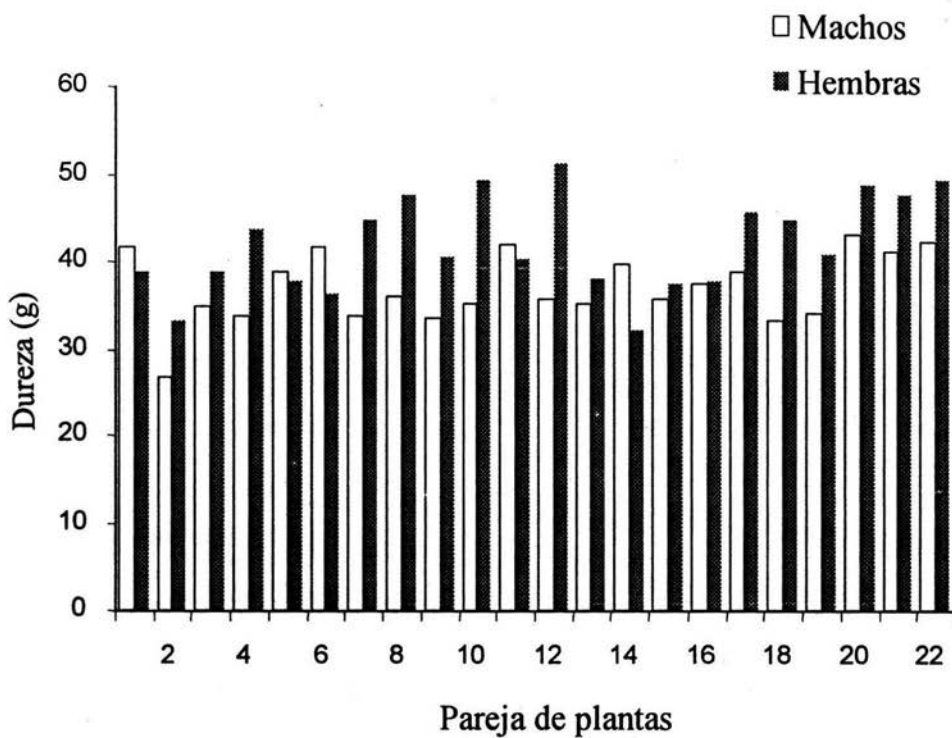


Fig. 6. Dureza del tejido foliar por individuo correspondiente a 22 parejas de plantas de *C. obtusifolia* en Los Tuxtlas, Ver.

Tricomas

La densidad de tricomas promedio del tejido foliar en las plantas masculinas fue de 350.2 ± 105 tricomas / cm^2 , mientras que en las femeninas fue de 368 ± 134 . En el 50 % de los casos la densidad de tricomas fue mayor en los machos y en el resto de los casos el valor superior se encontró en las hembras. El análisis pareado mostró que no existen diferencias intersexuales significativas ($t_{(2,22)} = 0.63$ $P = 0.53$).

Defensa química

Los resultados de los análisis químicos demuestran que la concentración de fenoles totales y de taninos condensados difirieron consistentemente entre sexos. En el caso de los fenoles totales se encontró que en 13 de 17 casos el follaje de las hembras presentó una mayor concentración de fenoles ($t_{(2,16)} = 2.20$ $P = 0.042$; Fig. 7A). En promedio el contenido de fenoles fue de 43.02 ± 10 mg de fenoles / g de peso seco en las plantas femeninas, y de 34.6 ± 12 mg / g de peso seco en las masculinas.

El método de la proantocianidina utilizado en este trabajo para cuantificar taninos condensados, requiere de quebracho purificado para realizar la curva estándar (P. Coley com. pers). Debido a que no se logró obtener dicho compuesto los resultados de este ensayo se reportan únicamente como absorbancia.

Al analizar los datos sobre taninos condensados se encontró que de un total de 17 parejas, en 13 casos la absorbancia resultó mayor en el tejido de las plantas femeninas ($t_{(2,16)} = 2.51$ $P = 0.022$; Fig. 7B). La absorbancia promedio (\pm DE) fue de 0.54 ± 0.13 nm en las plantas femeninas y de 0.41 ± 0.15 nm en las masculinas.

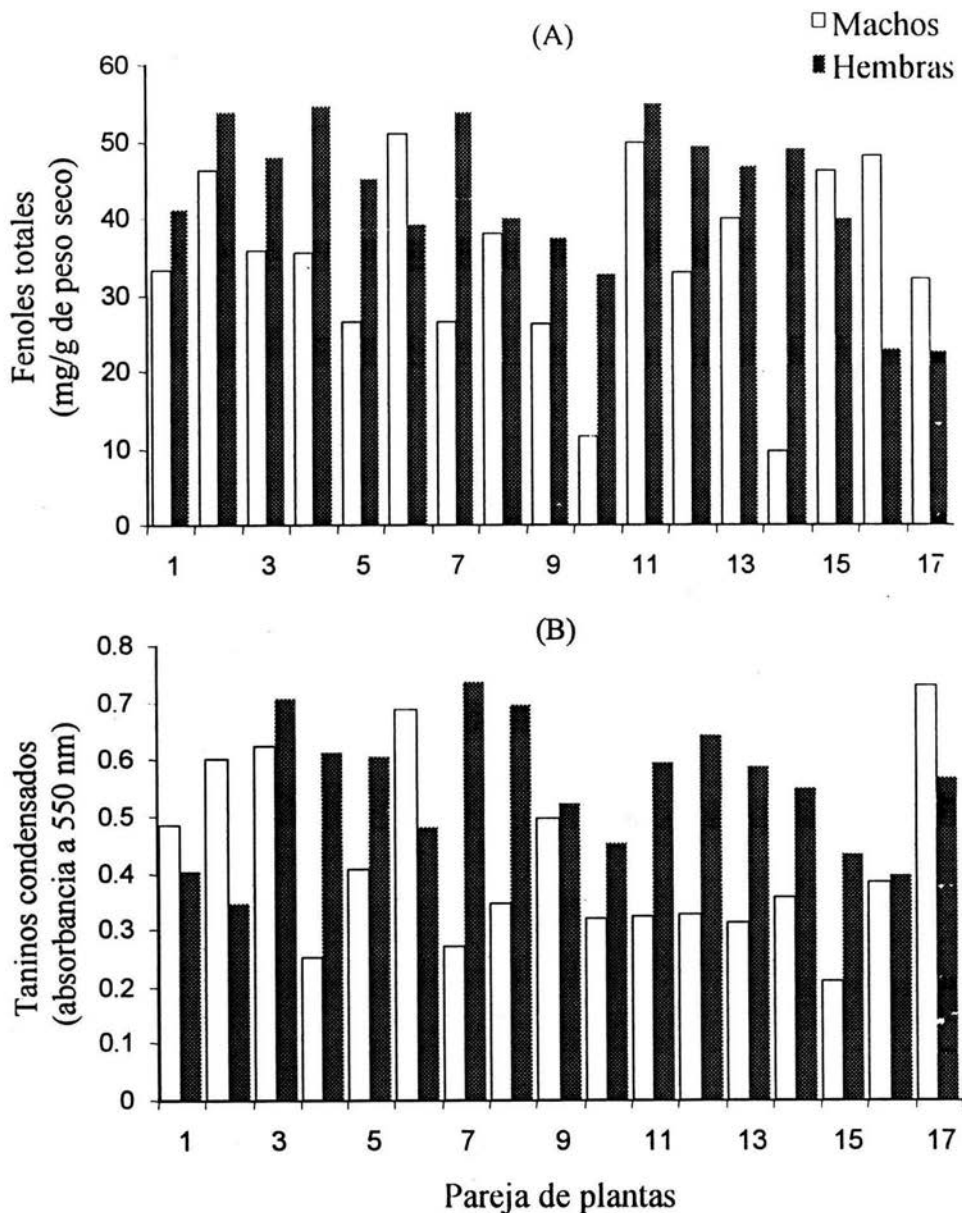


Fig. 7. Contenido de fenoles totales (A) y de taninos condensados (B) en el follaje de 17 parejas de plantas de *C. obtusifolia*. en Los Tuxtlas, Ver.

Defensa mirmecófila

Para evaluar la inversión de recursos a la defensa mirmecófila se contó el número de C.M. producidos a lo largo de seis días en los trichilia de las hojas de posición 2 y 3 de una rama por cada individuo. El número promedio de C.M. producidos por día fue cercano a 125, tanto en las plantas femeninas como en las masculinas (Tabla 4). Es decir, la producción de C.M. por día resultó prácticamente idéntica en las plantas de ambos sexos ($t_{(2,5)} = 0.045$ $P = 0.96$).

Similarmente, tanto el contenido de carbono como de nitrógeno tisular en los C.M. colectados fue prácticamente el mismo en plantas masculinas y femeninas (contenido de carbono ($t_{(2,5)} = 0.78$ $P = 0.46$; nitrógeno $t_{(2,5)} = 0.34$ $P = 0.74$) (Tabla 4).

Tabla 4. Promedio (\pm EE) del número de C.M. producidos por día y del porcentaje de nitrógeno y carbono de los mismos en *C. obtusifolila*. (N = 6 parejas)

	Hembras	Machos	p
No de C.M / día	124.9 \pm 48.2	126.0 \pm 48.5	0.96
% Carbono	53.84 \pm 1.74	53.35 \pm 2.26	0.46
% Nitrógeno	2.19 \pm 0.36	2.30 \pm 0.8	0.74

Calidad nutritiva

No encontré diferencias en el contenido de agua en el follaje entre plantas masculinas y femeninas ($t_{(2,16)} = 0.56$ $P = 0.57$). El contenido promedio de agua en las plantas femeninas fue 67.5%, mientras que en las masculinas fue de 68.11%.

En 14 de 17 casos el porcentaje de nitrógeno fue superior en las hembras ($t_{(2,16)} = 3.44$ $P = 0.003$; Fig. 8). El porcentaje de nitrógeno promedio fue de 1.2 ± 0.21 en las plantas femeninas, mientras que en las masculinas fue de 0.95 ± 0.23 .

Prueba de aceptabilidad

El área consumida durante la prueba de aceptabilidad fue consistentemente mayor en el caso del follaje de plantas masculinas. De las 20 parejas de plantas analizadas, en 17 casos el consumo fue mayor en plantas masculinas ($t_{(2,19)} = 3.71$ $P = 0.0014$; Fig. 9). El análisis pareado mostró que la diferencia en el consumo fue altamente significativa). En promedio, el área foliar consumida fue de 2.74 ± 1.14 cm² en los machos, y de 1.76 ± 1.35 cm² en las hembras.

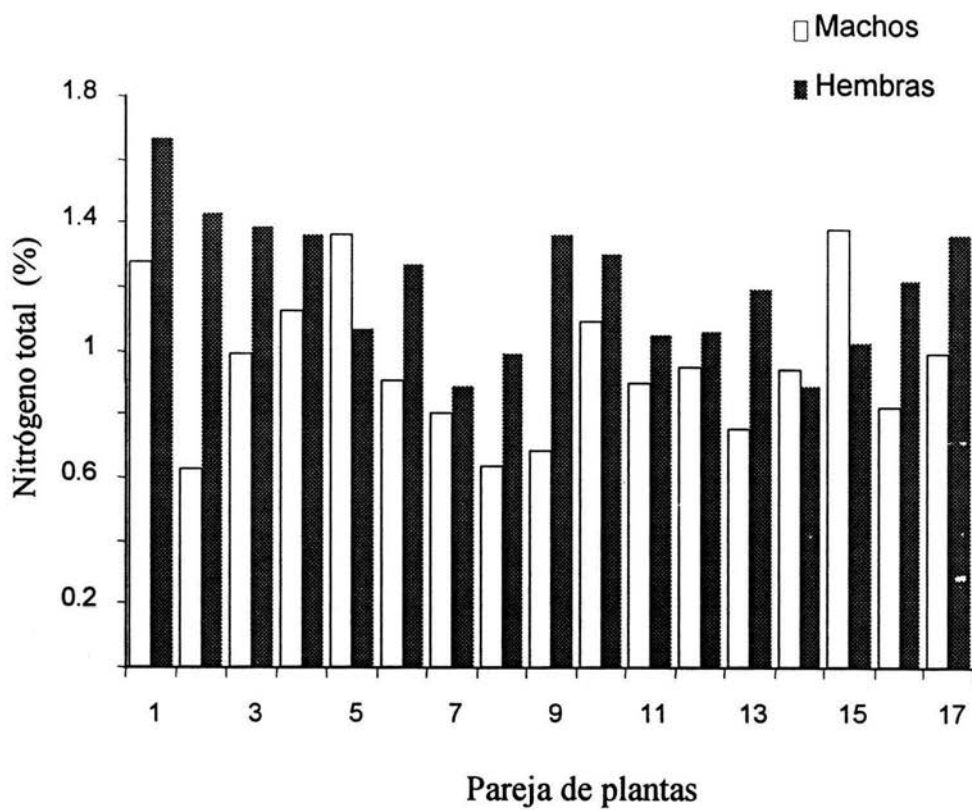


Fig. 8. Contenido de nitrógeno total en el follaje de 17 parejas de plantas de *C. obtusifolia*. en Los Tuxtlas, Ver.

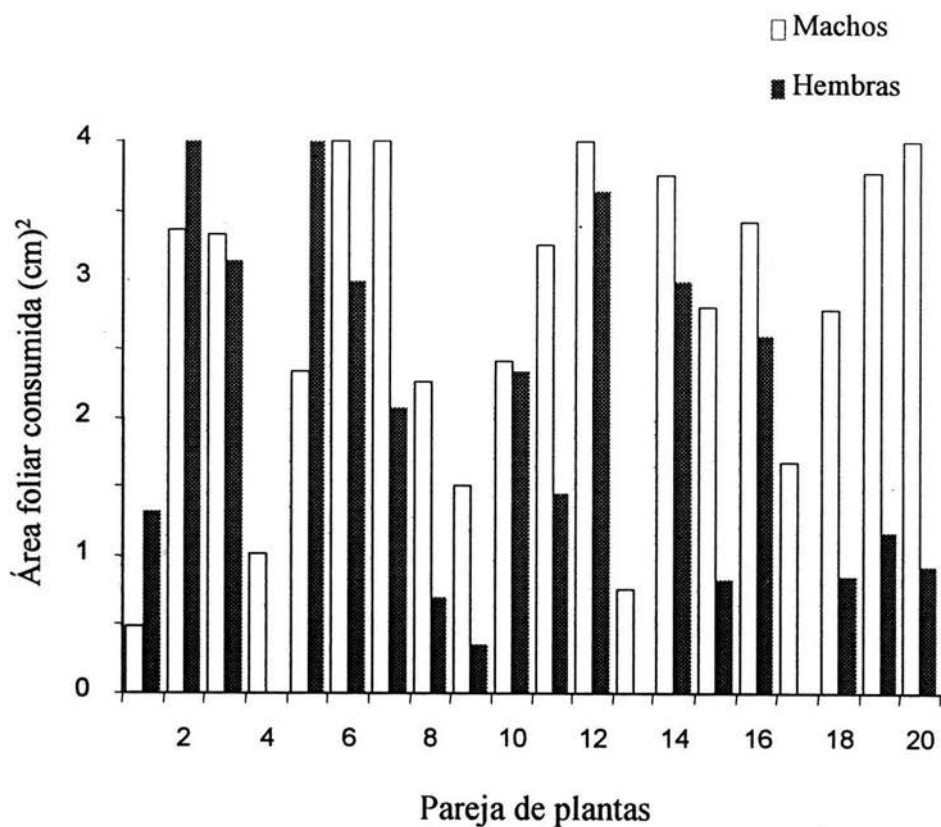


Fig. 9. Área foliar consumida por un herbívoro generalista durante una prueba de aceptabilidad realizada en 20 parejas de plantas de *C. obtusifolia*. en Los Tuxtlas, Ver.

Herbivoría

Índice de herbivoría

La comparación del índice de herbivoría reveló marcadas diferencias intersexuales en la magnitud del daño provocado por herbívoros. Estas diferencias fueron consistentes en las dos épocas del año (seca y lluvias). Durante la temporada seca en 19 de 26 casos los machos mostraron un índice de herbivoría mayor que el de las hembras (Fig. 10A). En la temporada de lluvias el número de parejas en las que las plantas masculinas tuvieron un índice de herbivoría mayor aumentó a 23 (Fig. 10B).

Las pruebas pareadas mostraron que en ambas temporadas los machos sufren más herbivoría que las hembras (época seca $t_{(2,25)} = 2.70$ $P = 0.012$; época de lluvias $t_{(2,25)} = 6.28$ $P < 0.0001$).

El índice de herbivoría promedio durante la temporada seca fue de 1.24 ± 0.51 en las plantas masculinas y de 0.87 ± 0.41 en las femeninas, mientras que en la temporada de lluvias fue de 1.94 ± 0.64 en las plantas masculinas y de 1.06 ± 0.38 en las femeninas.

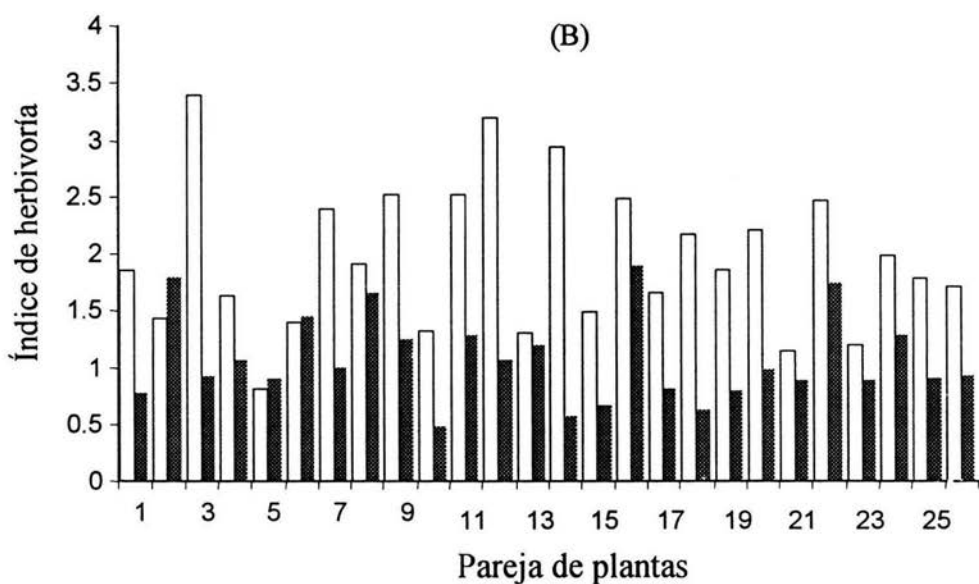
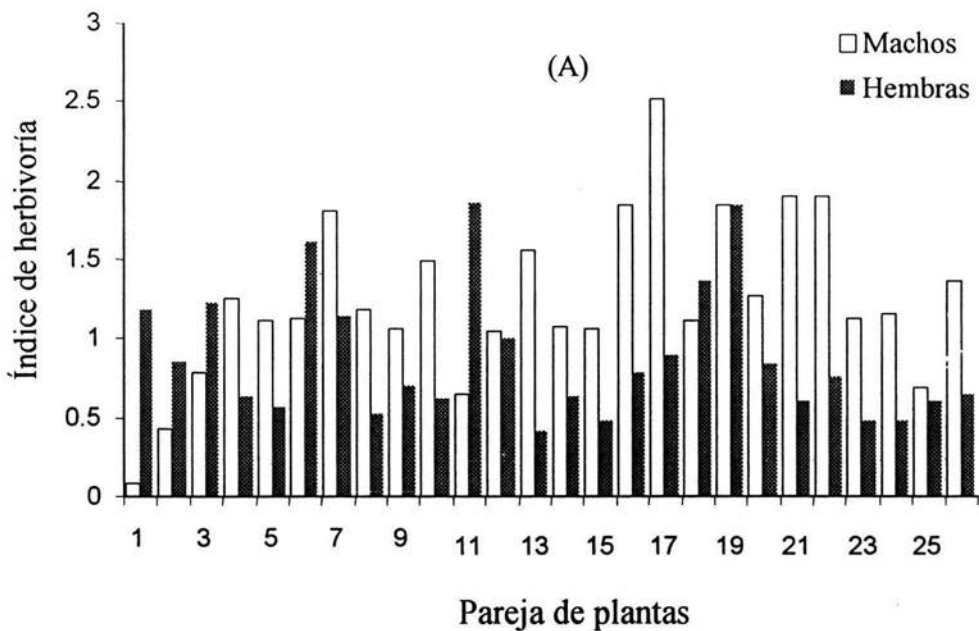


Fig. 10. Índice de herbivoría estimado para 26 parejas de plantas de *C. obtusifolia* en Los Tuxtlas, Ver., durante época de secas (A) y durante época de lluvias (B).

Tasa de herbivoría

El porcentaje de área consumida por día fue consistentemente diferente entre plantas masculinas y femeninas. Durante la temporada seca cuantifiqué la herbivoría en 9 parejas, y en 8 de los casos la tasa de herbivoría fue mayor en plantas masculinas (Fig. 11A). En tiempo de lluvias el total de muestras fue de 22 y en 17 de los casos las plantas macho tuvieron una tasa de herbivoría superior (Fig. 11B). El análisis pareado muestra que en ambas temporadas las diferencias intersexuales son significativas (época seca $t_{(2, 8)} = 3.85$ $P = 0.0048$; época de lluvias $t_{(2, 21)} = 3.33$ $P = 0.003$).

Durante la temporada seca el área foliar consumida por día fue en promedio de 0.03 ± 0.01 % en las plantas hembra y de 0.07 ± 0.02 % en las macho. En lluvias, el valor fue de 0.06 ± 0.03 % para las plantas femeninas y de 0.1 ± 0.05 % para las masculinas.

Debido a que en la época seca la vida media de las hojas de *C. obtusifolia* fue menor que en la época de lluvias (obs. pers.), en la época seca se perdió gran parte de las hojas que habían sido marcadas para cuantificar la tasa de herbivoría. A pesar del reducido número de parejas analizadas en esta temporada ($N = 9$) las diferencias entre sexos resultaron altamente significativas.

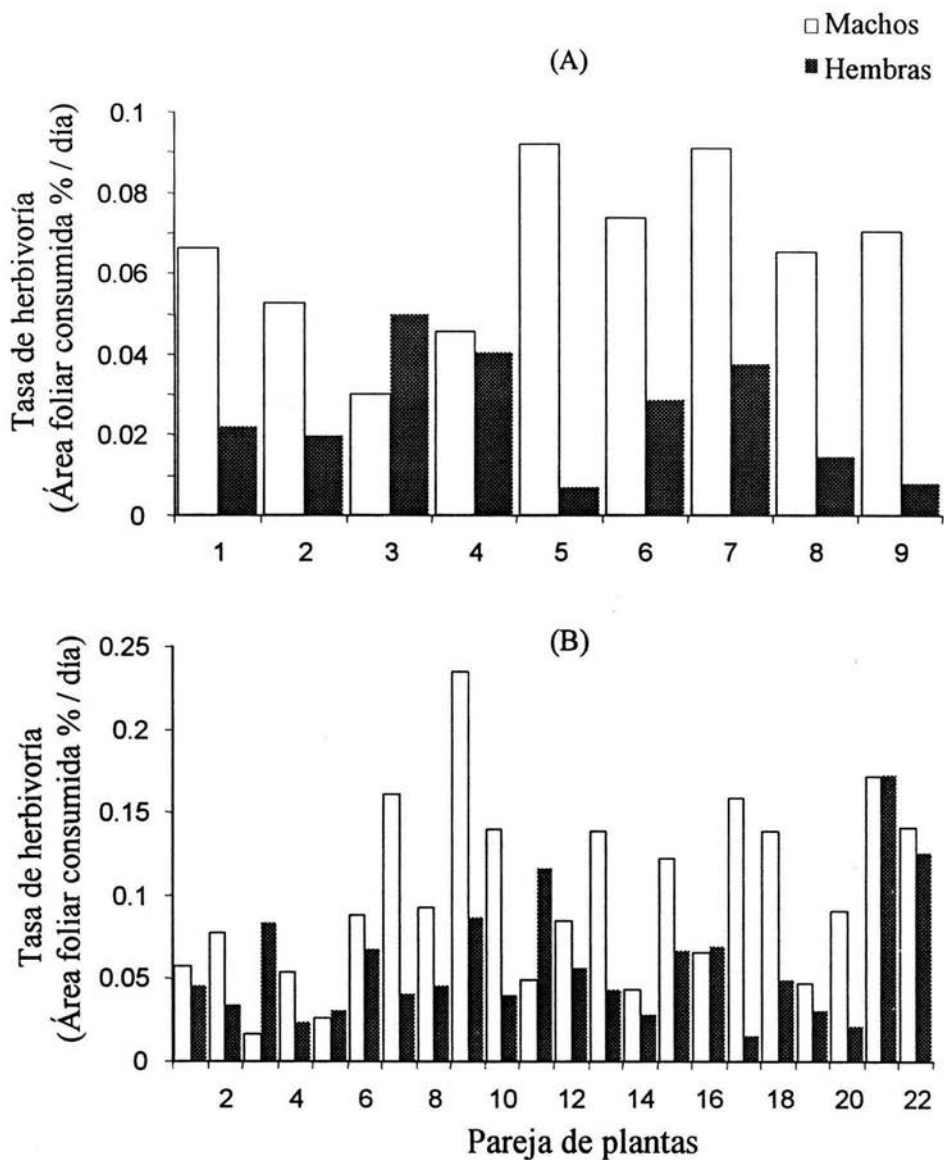


Fig. 11. Tasa de herbivoría registrada por individuo en *C. obtusifolia* en Los Tuxtias, Ver, durante época de secas (N = 9) (A) y durante época de lluvias (N = 22) (B).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este trabajo encontré diferencias intersexuales en los patrones de asignación de recursos en *C. obtusifolia*, sin embargo la naturaleza de las diferencias varió dependiendo del parámetro investigado. Mis resultados muestran que las plantas femeninas y masculinas no difieren en la cantidad total de biomasa que asignan a la reproducción, pero sí en la forma en que lo hacen. Las plantas masculinas producen más estructuras reproductoras, pero relativamente “más baratas” en términos de biomasa (inflorescencias); mientras que las femeninas producen menos estructuras reproductoras (infrutescencias) unitariamente “más caras”. Encontré que las plantas masculinas tienen una mayor tasa de crecimiento y que sus niveles defensivos son relativamente más bajos. En cambio, las plantas femeninas están mejor defendidas que los machos, aunque sus tasas de crecimiento son menores. Al igual que en otras especies dioicas, este despliegue diferencial de recursos entre sexos ejerce una influencia importante sobre la interacción de la planta con sus herbívoros. Al cuantificar experimentalmente y en el campo los niveles de herbivoría de *C. obtusifolia* encontramos que consistentemente los individuos masculinos sufrieron una mayor pérdida de tejido a causa del consumo por parte de los herbívoros.

Asignación de recursos

Asignación de recursos a la reproducción

La asignación de recursos a la reproducción de *C. obtusifolia*, evaluada en un año particular, es diferente a la que se ha encontrado en la mayoría de las especies dioicas estudiadas a la fecha (Ågren 1988, Allen y Antos 1988, Elmqvist *et al.* 1991, Cipollini y Whigham 1994, Delph y Meagher 1995, Antos y Allen 1999), y contradicen la predicción general de que las hembras asignan una mayor proporción de recursos a la reproducción

(Lloyd y Webb 1977, sin embargo ver Delph *et al.* 1993, Hemborg y Staffan Karlsson 1999).

En este estudio no encontré evidencia de la biomasa total asignada a las estructuras reproductoras en *C. obtusifolia* difiera entre hembras y machos.

Este patrón es similar al que encontraron Delph y colaboradores (1993) en *Carex picta*, en donde el esfuerzo reproductivo, en términos de biomasa, no difirió entre sexos. Es especialmente interesante el hecho de que *C. picta* es una especie polinizada por viento, al igual que *C. obtusifolia*. Por la gran cantidad de polen que producen las especies anemófilas, como *C. obtusifolia* y *C. picta*, es probable que en estas especies los machos requieran una cantidad de recursos similar a la que utilizan las hembras para madurar sus frutos.

Debemos evaluar estos resultados teniendo en mente que la comparación intersexual se realizó únicamente en términos de biomasa. Otros trabajos en los que se ha evaluado la inversión de recursos a la reproducción en especies dioicas han encontrado patrones distintos dependiendo de los elementos que se analizan. Por ejemplo, Hemborg y Staffan Karlsson (1999) evaluaron el esfuerzo reproductivo en *Silene dioica* y encontraron diferencias intersexuales significativas en términos de contenido de fósforo. Sin embargo, dichas diferencias desaparecieron cuando se evaluó la biomasa y el contenido de nitrógeno. Hasta la fecha existe un gran debate no resuelto sobre cuál es la mejor forma de cuantificar el esfuerzo reproductivo en las plantas. Varios estudios han demostrado que utilizar biomasa y nitrógeno es particularmente útil (Reekie y Bazzaz 1987, Antos y Allen 1990, Cipollini Whigham 1994), sin embargo otros autores (e.g., Thompson y Stewart 1981) sugieren que la comparación de los nutrientes minerales provee una mejor estimación del esfuerzo reproductivo. En general es aceptado que “la mejor moneda” para evaluar

asignación a la reproducción es aquella que resulta limitante en el hábitat de la planta (Reekie y Bazzaz 1987, Antos y Allen 1990). Considero que es necesario un estudio subsecuente con *C. obtusifolila* en el cual se evalúe cuál (o cuáles) sería el recurso limitante más probable y repetir el análisis de asignación diferencial con base en tal(es) elemento(s).

Aunado a lo anterior, merece la pena considerarse que mis resultados se basan en el seguimiento del comportamiento reproductivo a lo largo de tan sólo un año. Evaluar el esfuerzo reproductivo en un episodio aislado, en una planta perenne como *C. obtusifolila*, podría conducir a conclusiones incorrectas. Una manera de encarar el problema sería analizando el patrón de asignación en un horizonte temporal más amplio y midiendo los costos indirectos de la reproducción (por ejemplo, evaluar el impacto de la reproducción actual sobre las reproducciones subsecuentes). En especies dioicas la reproducción suele manifestarse en episodios que no son continuos ni homogéneos a lo largo del ciclo de vida de la planta. Es decir, la intensidad de la reproducción en las hembras y en los machos puede variar temporalmente. Es común encontrar que las hembras florecen y maduran frutos durante una temporada y no en la siguiente (Nicotra 1999), o que después de un episodio de reproducción, el esfuerzo reproductivo disminuya durante la siguiente temporada (Cipollini y Whigham 1994, Koenig *et al.* 1994, Antos y Allen 1999).

En *C. obtusifolila* el número de estructuras reproductivas aumenta con la edad (Álvarez-Buylla 1986). Es probable que con el paso de episodios reproductivos las diferencias en la asignación a la reproducción entre hembras y machos se hiciesen evidentes. La asignación a la reproducción entre machos y hembras tampoco resultó diferente cuando se analizaron los datos provenientes de parejas de mayor edad. Sin embargo, debo mencionar que este resultado pudo haber sido consecuencia del bajo poder

que tuvo la prueba estadística como consecuencia de un tamaño de muestra pequeño (N = 6).

Otro aspecto que no se cubrió en este estudio, y que merece consideración tiene que ver con la supervivencia de yemas florales. En particular, si las yemas florales de las plantas masculinas tienen una mayor mortalidad que las de las femeninas (por pequeña que sea), la balanza se inclinaría hacia la definición de una mayor asignación de recursos a las plantas femeninas. Un estudio del seguimiento de la dinámica de yemas permitiría esclarecer esta interrogante.

Si bien la biomasa no refleja diferencias en la asignación entre sexos, es aún posible detectar diferencias intersexuales compatibles con una asignación reproductiva diferente si la medida pertinente para evaluar la asignación fuese diferente a la biomasa, o bien si la sobrevivencia de yemas fuese menor en las plantas masculinas.

Asignación de recursos al crecimiento

En *C. obtusifolia* encontré diferencias en la tasa de crecimiento entre las plantas masculinas y femeninas. En particular, mis datos demuestran que las plantas masculinas expresan una tasa de crecimiento mayor en comparación con las femeninas. Este resultado es consistente con el patrón general encontrado hasta ahora (Hoffman y Alliende 1984, Jing y Coley 1990, Krischik y Denno 1990, Cipollini y Whigham 1994, Retuerto *et al.* 2000, ver Delph 1999 para una revisión).

La tasa de crecimiento que expresan las plantas está determinada por una serie de factores fisiológicos, ecológicos y genéticos. Dentro de estos factores, algunos importantes son *i*) el estado reproductivo de la planta, *ii*) la asignación de recursos a otras funciones (p.ej. reproducción), *iii*) la disponibilidad de recursos del sitio en donde se desarrolla, *iv*) la

capacidad de la planta para capturar recursos y ν) la eficiencia en el uso de los mismos (Chapin 1991, Dawson y Ehleringer 1993, Nicotra 1999). Las diferencias en la tasa de crecimiento que se encontraron en *C. obtusifolia* se pueden deber a que uno o varios de estos factores se expresaron o afectaron de forma diferente a los individuos femeninos y a los individuos masculinos.

Debido al diseño pareado con el que se realizó el presente trabajo se disminuyó considerablemente la variación en la disponibilidad de recursos (p. ej. variación lumínica y edáfica), por lo que es probable que este factor no haya jugado un papel importante en las diferencias que se encontraron en el crecimiento. Sin embargo, factores como la capacidad de la planta para capturar recursos y la eficiencia en su uso no fueron evaluados aquí y pudieron haber sido relevantes para la expresión del crecimiento en cada uno de los sexos en *C. obtusifolia*. Se sabe, por ejemplo que en algunas especies dioicas la eficiencia en el uso del agua varía en cada sexo y que dicha diferencia conlleva a la expresión de tasas de crecimiento diferentes (Retuerto *et al.* 2000). Si los machos de *C. obtusifolia* fuesen más eficientes que las hembras en la adquisición y/o en el uso de uno o varios de sus recursos entonces esa eficiencia podría traducirse en un aumento en su tasa de crecimiento.

Asignación de recursos a la defensa

La herbivoría tiene efectos negativos sobre el desempeño y la adecuación de las plantas (Crawley 1983, Dirzo 1984, Marquis 1982, Coley 1986). Como respuesta a esto, en las plantas se ha seleccionado una o varias estrategias defensivas. En especies dioicas es común encontrar que uno de los sexos está más defendido contra los herbívoros que el otro (Boecklen *et al.* 1990, Jing y Coley 1990, Ågren 1999). Por lo general las hembras son las que expresan más atributos defensivos o un mayor despliegue de uno o varios de ellos. En

este estudio evaluamos varios atributos que han sido reportados como defensivos en trabajos anteriores y los comparamos entre sexos. Se encontró que el “nivel defensivo” en general resultó mayor para las hembras. Este hecho es bastante significativo ya que una planta que invierte en defensa en presencia de herbívoros, es capaz de disminuir el consumo de su follaje con posibles ventajas en su desempeño y adecuación.

De los caracteres defensivos analizados en este trabajo la dureza y las concentraciones de fenoles totales y taninos condensados resultaron estadísticamente diferentes entre sexos. El follaje de las hembras resultó más duro y con mayores concentraciones de metabolitos secundarios. En varias ocasiones se ha demostrado que la dureza es una de las formas más comunes y más efectivas de defensa contra los herbívoros (Jing y Coley 1990, Krischik y Denno 1990, Coley y Barone 1996). Por otro lado, los fenoles y en particular los taninos también tienen la capacidad de disminuir la herbivoría (Coley 1986). Es probable que estos atributos hayan jugado un papel relevante en la preferencia de consumo de los herbívoros, aunque con los datos de este trabajo no es posible determinar la eficiencia particular de cada uno de ellos o saber si actúan de forma individual ó sinérgica. Por otro lado, estos resultados deben ser tratados con cautela, ya que es probable que dentro del conjunto de metabolitos secundarios cuantificados exista un porcentaje considerable de compuestos que no tengan un papel relevante como defensa contra los herbívoros. Para determinar los compuestos específicos relevantes en el proceso de selección de alimento sería necesario hacer un análisis cualitativo para determinar la diversidad de compuestos químicos para posteriormente purificarlos y realizar pruebas de aceptabilidad con cada uno de ellos.

Como mencioné con anterioridad, otro de los atributos que determina la preferencia de los herbívoros es la calidad nutritiva del follaje (concentraciones de agua, nitrógeno).

Con frecuencia los herbívoros evalúan el estado nutritivo de las plantas y eligen a aquellos individuos que presentan las concentraciones más altas de agua y nutrientes. En *C. obtusifolia* encontramos que el follaje de las hembras y de los machos presentó contenidos similares de agua; sin embargo, el porcentaje de nitrógeno resultó ser mayor en el follaje de las hembras. En el género *Cecropia* no se conocen metabolitos secundarios con base nitrógeno, por lo que es probable que el nitrógeno cuantificado haya pertenecido a biomoléculas nitrogenadas sin actividad defensiva.

La información proveniente de la dureza y de la concentración de metabolitos secundarios va en sentido opuesto a los datos que surgieron de los análisis de calidad nutritiva. Por un lado el follaje de las hembras es más duro y contiene concentraciones más grandes de metabolitos secundarios que los machos, es decir, es potencialmente más defendido, y por el otro lado también es más rico en nitrógeno, es decir, más nutritivo para los fitófagos. Quizá los costos de alimentarse de un follaje rico en metabolitos secundarios sean, en este caso, mayores a los beneficios que el herbívoro pudiese obtener de consumir follaje con un porcentaje mayor de nitrógeno.

Debido a que *C. obtusifolia* tiene la peculiaridad de presentar defensa biológica, su interacción con hormigas del género *Azteca* se traduce en una disminución significativa en los niveles de herbivoría (Shupp 1986, Frias 1996). Al evaluar y comparar intersexualmente este tipo de defensa se encontró que los machos y las hembras invierten la misma cantidad de recursos para la defensa mirmecófila. Las hembras y los machos no difirieron en el número de C.M. producidos ni en la calidad de los mismos. Se puede especular que si la presión de selección ejercida por los herbívoros ha sido lo suficientemente persistente e intensa, el valor adaptativo de la defensa biótica haya rebasado la posibilidad de variación, más allá de lo que promovería la asignación diferencial intersexual.

Reproducción, crecimiento y defensa: conflictos de asignación de recursos

Debido a que las plantas disponen de una cantidad de recursos limitada es frecuente que en ellas se presenten conflictos de asignación entre diferentes actividades (Stearns 1992). En el presente trabajo no encontramos evidencia de que en *C. obtusifolia* se genere un conflicto de asignación de recursos entre la reproducción y el crecimiento. A pesar de que no encontré diferencias intersexuales en la cantidad de recursos destinados a la reproducción, el crecimiento de los machos resultó mayor al de las hembras. Este es un patrón que no se había documentado antes. Álvarez-Buylla (1986) documentó la existencia de un conflicto entre el crecimiento y la reproducción en *C. obtusifolia* en las plantas femeninas, pero no en las masculinas

Otro de los conflictos más estudiados es el que se genera entre el crecimiento y la defensa (Herms y Mattson 1992). Coley (1986) encontró que los individuos que presentaron la concentración de taninos más baja produjeron el doble de hojas que los individuos que expresaron la mayor concentración de taninos en otra especie del mismo género; *Cecropia peltata*.

En este estudio encontré que las plantas femeninas en *C. obtusifolia* cuentan en general con un estado defensivo mayor al de los machos. Estos resultados son consistentes con la mayoría de los trabajos en los que se ha encontrado una relación inversa entre el crecimiento y la defensa (Coley *et al.* 1985, Coley 1986, Coley 1988). Es probable que a los machos les reditúe una mayor adecuación crecer y remplazar el tejido fotosintético perdido, es decir “tolerar”, mientras que para las hembras el defender el tejido y evitar la herbivoría es decir “resistir”, se traduzca en un mejor desempeño y adecuación aún a costa de un menor crecimiento. Los términos “tolerancia” y “resistencia” son utilizados en este

trabajo como un recurso de discusión de los resultados, y no como evidencia de estrategias evolutivas de defensa contrastantes adoptadas por las plantas estudiadas.

A pesar de que los resultados de este trabajo demuestran que las hembras y los machos no difieren en la cantidad de biomasa que asignan a la reproducción, se encontró que existe una diferencia intersexual en los patrones de crecimiento y defensa. Las hembras crecen menos y se defienden más. Los machos por su parte, crecen más, aparentemente a expensas de la defensa. Los resultados señalan que existe un conflicto de asignación de recursos entre el crecimiento y la defensa en *C. obtusifolia*. El hecho de que la asignación a la reproducción haya sido igual entre sexos podría estar indicando que esta función es esencial, que requiere de una proporción mínima de recursos y que supone una respuesta fenotípica constante, independientemente del sexo. Al parecer, una vez que el gasto en reproducción ha sido cubierto las estrategias de distribución a otras actividades difieren entre machos y hembras. Lo anterior señala que dada una cantidad finita de recursos la asignación a una actividad ocurre a expensas de otras.

Patrones de asignación de recursos y herbivoría

Sí las plantas masculinas y femeninas de especies dioicas difieren en la concentración ó en la calidad de los recursos que determinan la preferencia de los fitófagos, sería de esperarse que uno de los sexos presentara más daño. En *C. obtusifolia* encontré que los machos sufren significativamente más herbivoría. Esto concuerda con los resultados de la mayoría de los trabajos que han evaluado herbivoría intersexual (Danell *et al.* 1985, Alliende 1989, Boecklen *et al.* 1990, Jing y Coley 1990, Danell *et al.* 1991, Hjältén 1992).

Algunos de los factores que determinan la preferencia de los herbívoros son el nivel de defensa (Dirzo y Harper 1982) y la calidad nutritiva del follaje (Cork y Folcy

1991). Es probable que la dureza y la alta concentración de metabolitos secundarios que presentó el follaje de las hembras hayan determinado que los herbívoros se alimentaran preferencialmente de los machos.

Sorprendentemente la calidad nutritiva (contenido de nitrógeno) resultó ser mayor en los individuos femeninos. A pesar de que el nitrógeno es un elemento limitante de gran valor para los seres vivos (Alliende 1989, Boecklen *et al.* 1990, Hjältén 1992), los herbívoros se alimentaron preferencialmente del follaje de los machos, que comparativamente contenía menos nitrógeno. Esto podría hablarnos del potencial defensivo de algunos de los metabolitos secundarios cuantificados, en particular los taninos, cuya concentración fue mayor en las hembras, se caracterizan por formar complejos con las proteínas vegetales reduciendo la digestibilidad del alimento (Rhoades 1979). Debido a esto es probable que, aunque en menor concentración, los nutrientes se encuentren más disponibles en el follaje de los machos, y que esta disponibilidad se pudiera traducir en beneficios para el herbívoro: para evaluar lo anterior sería necesario realizar pruebas de fecundidad y supervivencia con herbívoros que se alimentaran exclusivamente de follaje masculino ó de follaje femenino y evaluar si los tratamientos generan diferencias en la adecuación del herbívoro.

Los resultados del experimento de aceptabilidad son consistentes con el patrón de herbivoría detectado en el campo, es decir, las plantas masculinas son más consumidos que las femeninas. Señalan además, que las características intrínsecas del follaje tienen un efecto sobre la preferencia de los herbívoros. Esta prueba también podría indicar de manera indirecta que el tercer nivel trófico (enemigos naturales y parasitoides) no determinó las diferencias intersexuales en la herbivoría.

En la zona de Los Tuxtlas, donde se desarrollo este trabajo, existe variación temporal en la disponibilidad de agua. Esta variación podría generar variación en la composición y abundancia de las comunidades de herbívoros, que a su vez podría determinar variación en los niveles de herbivoría de algunas especies de plantas. A pesar de que los niveles de herbivoría, en general, fueron superiores durante la época de más disponibilidad de agua, las plantas masculinas sufrieron un mayor daño que las femeninas consistentemente en ambas temporadas.

El hecho de que la mayoría de los estudios hasta ahora señalen niveles de herbivoría mayores en plantas masculinas está lejos de constituir un patrón general. Al respecto se han planteado una serie de problemas asociados a la evaluación de la herbivoría intersexual (Boecklen *et al.* 1994). Entre ellos podemos mencionar *i)* que la cantidad de estudios realizados en especies dioicas en general han sido pocos, *ii)* que los estudios que no han encontrado diferencias intersexuales en la herbivoría están subrepresentados en la literatura y *iii)* que en muchas ocasiones los estudios se limitan a tomar en cuenta sólo una fracción de la variedad de herbívoros que pueden estar interactuando con la planta.

Además, los sesgos intersexuales en herbivoría también pueden estar determinados por la distribución espacial de los sexos. En muchas ocasiones las hembras y los machos ocupan sitios diferentes a lo largo de un gradiente de disponibilidad de recursos (Bierzychudek y Eckhart 1988, Boecklen *et al.* 1990, Boecklen *et al.* 1994). Dentro de estos gradientes, es común que las plantas que se establecen en ambientes con recursos abundantes crezcan mejor y desarrollen follaje rico en nutrientes y bajo en compuestos secundarios defensivos (Coley *et al.* 1985). Como consecuencia de esto, las plantas que se establecen en ambientes ricos en recursos sufren de mayor herbivoría. Por lo tanto, si las hembras y los machos de una especie dioica se distribuyen en sitios con diferente

disponibilidad de recursos, las diferencias intersexuales en los niveles de herbivoría podrían deberse al efecto de la variación ambiental propia de los sitios en donde se establecen y no a los procesos ecofisiológicos propios de la planta. Sin embargo, no existe evidencia de que exista una distribución espacial diferente entre sexos en *C. obtusifolia*. Además, el diseño pareado utilizado en este estudio minimizó la posibilidad de confusión entre la disponibilidad de recursos y la asignación diferencial entre sexos.

Consecuencias ecológicas y evolutivas

Una de las preguntas que surge a partir de los resultados de este trabajo es ¿cuáles son las posibles consecuencias ecológicas y evolutivas de que en *C. obtusifolia* existan diferencias intersexuales significativas en la herbivoría?

En *C. obtusifolia* encontré que las plantas femeninas y las masculinas distribuyen sus recursos al crecimiento y a la defensa de forma diferente y que estas diferencias, a su vez, tienen una repercusión importante sobre la herbivoría. Consistentemente, encontré que los individuos machos presentan más daño.

Como se sabe a partir de algunos trabajos (Louda 1982, Marquis 1984, 1992), la herbivoría puede traer consecuencias negativas en el desempeño y la adecuación de las plantas. Debido a esto podríamos inferir que en *C. obtusifolia* las plantas masculinas, que sufren niveles de herbivoría mayores, están sometidas a una presión selectiva mayor y que por lo tanto la competencia entre ellos podría favorecer a los fenotipos más tolerantes o más resistentes. Esta desventaja podría reflejarse a nivel individual modificando negativamente la habilidad competitiva, la supervivencia y la adecuación de las plantas masculinas y quizá alterando la proporción sexual de la población.

Sin embargo, no se cuenta con evidencia de que en *C. obtusifolia* las plantas femeninas presenten una mayor habilidad competitiva. Por el contrario, las plantas masculinas, que sufrieron de más herbivoría, desplegaron tasas de crecimiento mayores a las hembras. Si se considera que *C. obtusifolia* es una especie pionera, para la cual el crecer a tasas elevadas resulta ventajoso, el hecho de que las plantas masculinas crezcan más rápido que las femeninas podría considerarse como un indicio de que los primeros pueden desplegar mejor desempeño que los segundos.

Además, si los machos tienen la capacidad de compensar la pérdida del tejido consumido por herbivoría es probable que puedan ser igual de exitosos que las hembras. Por lo tanto, los altos niveles de herbivoría que sufren los machos no necesariamente tendrían que impactar de forma negativa sobre su desempeño y adecuación. En *C. obtusifolia* las plantas masculinas crecen más rápido que las femeninas. Esto daría oportunidad de que, en relativamente poco tiempo, los machos pudieran reemplazar el área foliar perdida (suponiendo que los costos de producir una hoja sean menores para los machos). Otra estrategia que podría compensar el consumo de tejido sería que el follaje de los machos tuviese una capacidad fotosintética mayor que el follaje de las hembras. Así, incluso con menor área fotosintética, los machos podrían ser igual de eficientes que las hembras en la captación de luz y en la producción de fotosintatos.

Por otro lado, para saber si la herbivoría está jugando un papel relevante en la sobrevivencia de las plantas sería necesario *i)* determinar la proporción sexual de la progenie al momento de la germinación y *ii)* determinar cuál es la probabilidad de que las plántulas de ambos sexos alcancen la edad reproductiva en ausencia de herbívoros y comparar estos resultados con los datos que se obtendrían de estudiar poblaciones con niveles naturales de herbivoría.

En especies dioicas lo más común es encontrar proporciones sexuales sesgadas a los machos. Sin embargo, en algunas poblaciones de especies dioicas se han encontrado proporciones sexuales sesgadas a las hembras. Se ha sugerido que estos sesgos podrían ser consecuencia de los altos niveles de herbivoría que presentan los machos (Danell *et al.* 1985, Elmqvist *et al.* 1988, Hjältén 1992). Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1992) reportaron una proporción sexual hembra : macho de 1.5 : 1 (estadísticamente indistinguible de 1 : 1) en una población natural de *C. obtusifolia* en una zona de 5 hectáreas ubicada en la región de Los Tuxtlas. En un censo que involucró 90 plantas reproductivas en los senderos de la Estación de “Los Tuxtlas”, R. Dirzo (com. pers.) encontró una proporción sexual 1.15 : 1 (hembra : macho) que no difirió significativamente de 1 : 1. Hasta el momento no existe evidencia que señale que en *C. obtusifolia* la proporción sexual en poblaciones naturales se modifique como consecuencia de la herbivoría.

Es evidente que aún estamos lejos de conocer las repercusiones de la variación intersexual en la herbivoría primero, a nivel ecológico y después a nivel evolutivo. Sin embargo, también es claro que conocer la magnitud de la herbivoría y sus efectos sobre la adecuación de ambos sexos, ayudaría a comprender cuál es el potencial de los herbívoros para actuar como una presión selectiva sobre algunos caracteres defensivos de las plantas.

Hasta la fecha no se sabe si la variación intersexual en los atributos defensivos contra la herbivoría surge y se mantiene como consecuencia de que la selección ejercida por los herbívoros tenga un efecto asimétrico entre sexos, si es el resultado de la evolución del dimorfismo sexual y de los patrones intersexuales de asignación de recursos o si resulta de la interacción de ambos fenómenos. Estas interrogantes constituyen un campo fértil de investigación subsecuente en la ecología evolutiva de plantas dioicas

LITERATURA CITADA

- Ågren J (1987) Intersexual differences in phenology and damage by herbivores and pathogens in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 72: 161-169
- Ågren J (1988) Sexual differences in biomass and nutrient allocation in the dioecious *Rubus chamaemorus*. *Ecology* 69 (4): 962-973
- Ågren J, Danell K, Elmqvist T, Ericson L, Hjalten J (1999) Sexual dimorphism and biotic interactions. En: Geber MA, Dawson TE, Delph LF (eds.) *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- Åhman I (1997). Growth, herbivory and disease in relation to gender in *Salix viminalis*. *L.Oecologia* 111:61-68
- Allen GA, Antos JA (1988) Relative reproductive effort in males and females of the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *Oecologia*. 76:111-118
- Alliende MC (1989) Demographic studies of a dioecious tree. II. The distribution of leaf predation within and between trees. *J. Ecol* 77:1048-1058
- Álvarez-Buylla E (1986) Demografía y Dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol (Moraceae) en la Selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Álvarez-Buylla E (1997). En: González E, Dirzo R, Vogt RC (eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 109-114
- Álvarez-Buylla E, Martínez-Ramos M (1992) Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax– pioneer paradigm for tropical rain forest. *Journal of Ecology* 80; 275-290
- Antos JA, Allen GA (1990) A comparison of reproductive effort in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis* using nitrogen energy and biomass as currencies. *Am. Midl. Nat.*, 124:254-262
- Antos JA, Allen GA (1994) Biomass allocation among reproductive structures in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis* – a functional interpretation. *Journal of Ecology* 82: 21-29
- Antos JA, Allen GA (1999) Patterns of reproductive effort in male and female shrubs of *Oemleria cerasiformis*: a 6-year study. *Journal of Ecology* 87:77-84

- Bawa KS (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann Rev Ecol Syst* 11:15-39
- Bertiller MB, Sain CL, Bisigato AJ, Coronato FR, Ares JO, Graff P (2002) Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: The role of environmental patchiness. *Biodiversity and Conservation* 11(1):69-84
- Bierzychudek P, Eckhart V (1988) Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *Am Nat* 132:34-43
- Blundell AG, Peart DR (2001) Growth strategies of a shade-tolerant tropical tree: The interactive effects of canopy gaps and simulated herbivory. *Journal of Ecology* 89:608-615, 2001
- Boecklen WJ, Hoffman TM (1993) Sex-biased herbivory in *Ephedra trifurca*: the importance of sex-by-environment interactions. *Oecologia* 96: 49-55
- Boecklen WJ, Mopper S, Price P (1994) Sex-biased herbivory in arroyo willow: are there general patterns among herbivores? *Oikos* 71:267-272
- Boecklen WJ, Price PW, Mopper S (1990) Sex and drugs and herbivores: sex-biased herbivory in arroyo willow (*Salix lasiolepis*). *Ecology* 71:581-588
- Briggs MA, Schultz JC (1990) Chemical defense production in *Lotus corniculatus* L. II. Trade-offs among growth, reproduction and defense. *Oecologia* 83: 32-37
- Chapin FS (1991) Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. En: Mooney HA, Winner WE, Pell IJ (eds.) *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, Nueva York, pp. 67-89
- Charnov EL. 1982. The theory of sex allocation. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Cipololini MI, Whigham DF (1994) Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae) *Am J Bot* 81:65-75
- Cody MK (1966) A general theory of clutch size. *Evolution*, Lancaster, Pa., 20:174-184
- Coley PD (1986) Cost and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* 70: 238-241
- Coley PD (1988) Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of antiherbivore defense. *Oecologia*, 74:531-536
- Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Ann Rev Ecol Syst* 27:305-335

- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230:895-899.
- Cork SJ, Foley WJ (1991) Digestive and metabolic strategies of arboreal mammalian folivores in relation to chemical defenses in temperate and tropical forest. En: Palo RT, Robbins CT (eds.) *Plant Defenses against Mammalian Herbivory*. pp 134-166
- Danell K, Elmqvist T, Ericson L, Salomonson A (1987) Are there general patterns in bark-eating by voles on different shoot types of woody plants? *Oikos* 50:396-402.
- Danell K, Hjältén J, Ericson L, Elmqvist T (1991) Vole feeding on male and female willow shoots along a gradient of plant productivity. *Oikos* 62: 145-152
- Danell K, Hjältén J, Ericson L, Salomonson A (1985) Sexuality in willows and preference by bark-eating voles: defence or not? *Oikos* 44: 82-90
- Dawson TE, Ehleringer JR (1993) Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*. *Ecology* 74:798-815
- del Val E (1999) Defensa química y por hormigas durante la ontogenia de *Cecropia peltata* (Cecropiaceae) en la Selva Lacandona. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México
- Delph LF (1999) Sexual dimorphism in life history. En: Geber MA, Dawson TE, Delph LF (eds.) *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- Delph LF, Lu Y, Jayne LD (1993) Patterns of resource allocation in a dioecious *Carex* (Cyperaceae) *Am J Bot* 80:607-615
- Delph LF, Meagher TR (1995) Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology* 76: 775-785.
- Dirzo R (1980) Experimental studies on slug-plant interactions I. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax caruanae*. *J. Ecol.* 68: 981-998.
- Dirzo R (1984) Herbivory: A phytocentric overview. En: Dirzo R, Sarukhán J (eds.) *Perspectives on Plant Ecology*. Sinauer, Sunderland Massachusetts, pp. 141-165
- Dirzo R, Dominguez CA. (1995). Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. En: Bullock SH, Mooney A, Medina E (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 304-309.

- Dirzo R, González E, Vogt RC (1997) En: González E, Dirzo R, Vogt RC. (eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 3-6
- Dirzo R, Harper JL (1982) Experimental studies on slug-plant interactions. III Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *Journal of Ecology* 70:101-117
- Dirzo R, Miranda A (1991) El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16(5):240-247.
- Dorn NJ, Croning G, Lodge DM (2001) Feeding preferences and performance of an aquatic lepidopteran on macrophytes: Plant hosts as food and habitat. *Oecologia* 128:406-415
- Duarte CF, Godoy H (1992) Bigger ant colonies reduce herbivory and herbivore residence time on leaves of ant-plant: *Azteca muelleri* vs. *Coelomera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. *Oecologia* 91: 249-252
- Eguiarte LE, Núñez-Farfán J, Domínguez C, Cordero C. (1999) Biología evolutiva de la reproducción en plantas. En: Núñez-Farfán, Eguiarte LE (comps.) *La evolución biológica*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Elmqvist T, Ericson L, Danell K, Salomonson A (1988) Latitudinal sex ratio variation in willows, *Salix* spp., and gradients in vole herbivore. *Oikos* 51:259-266
- Elmqvist T, Cates RG, Harper JK, Gardfjell H (1991) Flowering in males and females of a Utah willow, *Salix rigida* and effects on growth, tannins, phenolic glycosides and sugars. *Oikos* 61: 65-72
- Estrada A, Coates-Estrada R, Vázquez-Yanes C. (1984) Observations of fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 16:315-318
- Faria ML, Fernandes WG (2001) Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecological Entomology* 26:37-45
- Feeny P (1976) Plant apparency and chemical defense. *Recent advances in phytochemistry* 10:1-40
- Folgarait PJ, Davison DW (1994) Antiherbivore defenses of myrmecophytic *Cecropia* under different light regimes. *Oikos* 71:305-320

- Fonseca CR (1994) Herbivory and the long-lived leaves an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology* 82: 833-842.
- Frías R (1996) Ecología del mutualismo defensivo de *Cecropia obtusifolia* Bertol (Moraceae) por hormigas del genero *Azteca* en la Selva de LosTuxtlas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- García E (1981) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Offset Larios México D.F. 217 Pág.
- Ghering CA, Whitham TG (1992) Reduced mycorrhizae on *Juniperus monosperma* with mistletoes: the influence of environmental stress and tree gender on a plants parasite and a plant-fungal mutualism. *Oecologia* 89:298-303
- Harper JL (1977) Population Biology of Plants. Academic Press. London.
- Heil M, Fiala B, Maschwitz U, Linsenmair KE (2001) On benefits of indirect defence: short – and long - term studies of antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia*: 126:395-403
- Heil M, Fiala B, Linsenmair KE (1999) Reduced chitinase activities in ant plants of the genus *Macranga*. *Naturwissenschaften* 86:146-149
- Hemborg ÅM, Staffan Karlsoon P (1999) Sexual differences in biomass and nutrient allocation of first-year *Silene dioica* plants. *Oecologia* 118:453-460
- Herms DA, Mattson WJ (1992) The dilemma of plants - to grow or defend? *Quarterly Review of Biology*. 67: 283-335
- Hjälten J (1992) Plant sex and hare food preference. *Oecologia* 89:253-256
- Hoffmann AJ (1981) Seasonal growth rhythms in *Peumus boldus*, a dioecious tree of the Chilean Mediterranean vegetation. *Oecol. Plant* 2:31-39
- Hoffmann AJ, Alliende MC (1984) Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. *Oecologia* (Berlin) 61: 109-114
- Janzen DH (1969) Allelopathy by mirmecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50:885-892
- Jing SW, Coley PD (1990) Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*. 58: 369-377
- Koenig WD, Mumme RL, Carmen WJ, Stanback MT (1994) Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years. *Ecology*, 75: 99-109

- Krischik VA, Denno RF (1990) Patterns of growth, reproduction, defense, and herbivory in the dioecious shrub *Baccharis halimifolia* (Compositae). *Oecologia*. 83:182-190
- Lee J (1981) Variation in the infection of *Silene dioica* (L) Clairv. by *Ustilago violacea* (Pers) Fuckel in northwest England. *New Phytologist*. 87:81-89
- Letourneau DK (1998) Ants, stem-borers, and fungal pathogens: experimental test of a fitness advantage in *Piper* ant-plants. *Ecology* 79:593-603
- Lill JT, Marquis RJ, Ricklefs, RT (2002) Host plants influence parasitism of forest caterpillars. *Nature* 410:170-173
- Lloyd DG, Webb CJ. 1977. Secondary sex characters in plants. *Bot Rev* 43:177-216
- Louda SM (1982) Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological Monographs*. 52(1): 25-41
- Lovett Doust J, Cavers PB (1982) Sex and gender dynamics in Jack-in-the-pulpit *Arisaema triphyllum* (Araceae). *Ecology* 63:797-808
- Lovett Doust J, Lovett Doust L (1985) Sex ratios, clonal growth and herbivory in *Rumex acetosella*. - En: White J (ed.) *Studies on plant demography*. Academic Press. London. pp. 327-341.
- Marquis RJ (1984) Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539
- Marquis RJ (1992) The selective impact of herbivores. En: Fritz R, Simms E (eds) *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens*. Chicago, IL: Univ. Chicago Press
- Mattson WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:119-161
- Meagher TR, Antonovics J (1982) The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family: life history studies. *Ecology* 63: 1690-1700
- Miranda F, Hernandez-X E (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol Soc Bot México* 28:29-178
- Mole S, Waterman PG (1987) Tannins as antifeedants to mammalian herbivores: still an open question?. En: Waller GR (ed.) *Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry*. pp. 572-587
- Nicotra AB (1999) Reproductive allocation and the long-term costs of reproduction in *Siparuna grandiflora*, a dioecious neotropical shrub. *Journal of Ecology* 87:138-149

- Niesenbaum RA (1992) The effects of light environment on herbivory and growth in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Am Midl Nat* 128:270-275
- Oyama, K, Dirzo R (1991) Ecological aspects of the interaction between *Chamaedorea tepejilote*, a dioecious palm and *Calyptocephala marginipennis*, a herbivorous beetle, in a Mexican rain forest. *Principes* 35:86-93
- Pennington TD, Sarukhán J (1998) Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica. México
- Pickering CM (2000) Sex-specific differences in floral display and resource allocation in Australian alpine dioecious *Aciphylla glacialis* (Apiaceae). *Australian Journal of Botany* 48(1):81-91
- Pierce WC, Haenisch EL (1948) Quantitative Analysis. John Wiley & Sons, New York
- Polhemus DA (1988) Intersexual variation in densities of plant bugs (Hemiptera: Miridae) on *Juniperus scopulorum*. *Ann Entomol Soc Am* 81:742-747
- Predavec M, Danell K (2001) The role of lemming herbivory in the sex ratio and shoot demography of willow populations. *Oikos* 92:459-466
- Price ML, Butler LG (1977) Rapid visual estimation and spectrophotometric determination of tannin content of sorghum grain. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 25: 1268-1273.
- Reeekie EG, Bazzaz FA (1987) Reproductive effort in plants. II. Does carbon reflect the allocation of other resources. *The American Naturalist*, 129: 907-919
- Retuerto R, Fernandez Lema B, Rodriguez Roiloa S, Obeso JR (2000) Gender, light and water effects in carbon isotope discrimination, and growth rates in the dioecious tree *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology* 14:529-537
- Rhoades DF (1979). En: Rosentahl GA, Janzen DH (eds.) *Herbivores: their interaction with plant secondary compounds*. Academic Press. New York.
- Rhoades DF, Cates RG (1976) Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry. En: Wallance JW, Mansell EL (eds.) *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. Plenum Press, Nueva York. pp. 1-48
- Rickson FR (1971) Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata* – A higher green plant. *Science* 173:344-347

- Sagers CL, Ginger SM, Evans RD (2000) Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ant-plant mutualism. *Oecologia* 123:582-586
- Sato H, Yahara T (1999) Trade-offs between flower number and investment to a flower in selfing and outcrossing varieties of *Impatiens hypophylla* (Balsaminaceae). *Am J Bot* 86:1699-1707
- Schupp E (1986) Azteca protection of *Cecropia*: benefits to juvenile trees. *Oecologia* 70: 379-385.
- Smallwood PD, Peters WD (1986) Grey squirrel wood preferences: The effects of tannin and fat concentrations. *Ecology* 67:168-174
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press. New York, New York, USA.
- Strauss, SY, Agrawal AA. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *TREE* 14(5):179-185
- Thompson K, Stewart AJ (1981) The measurement and meaning of reproductive effort in plants *Am. Nat.* 117:205-211
- Valverde PL, Fornoni J, Núñez-Farfán J (2001) Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *J. Evol Biol.* 14:424-432.
- Waterman PG, Mole S (1994) Analysis of Phenolic Plant Metabolites. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Watson MA (1995) Sexual differences in plant developmental phenology affect plant-herbivore interactions. *TREE* 10(5): 180-182
- Zangerl AR, Arntz May AM, Berenbaum MR (1997) Physiological price or an induced chemical defense: photosynthesis, respiration, biosynthesis, and growth. *Oecologia* 109:433-441

APÉNDICE 1.

a) Colecta

Se colectó follaje en 17 parejas de árboles (5 hojas por individuo), y para evitar variación debido a la edad se cuidó que todas las hojas colectadas se encontraran en el mismo estado fenológico

Una vez colectado el follaje se colocó en nitrógeno líquido y se transportó al laboratorio en donde se mantuvo a -20°C .

b) Secado y molido

Las muestras fueron secadas en una liofilizadora para evitar que los compuestos fenólicos se oxidaran. La liofilización es un proceso en donde se extrae el agua bajo presión a una temperatura de -50°C . Una vez que las muestras estuvieron secas, fueron molidas individualmente con nitrógeno líquido en morteros de porcelana.

c) Extracción

Para realizar la extracción de los compuestos fenólicos a partir del follaje, se utilizaron 0.5 gramos (g) de material vegetal seco por individuo. Esta cantidad se puso a extraer durante 30 minutos en 11 ml de metanol al 100%. Las muestras se homogeneizaron y se centrifugaron a 3200 rpm durante 5 minutos a 4°C , de esta forma se separó la fase acuosa, que contenía a los compuestos fenólicos, de toda la fibra presente en las hojas. La fase acuosa se colectó y se mantuvo a -20° . Los 11 ml de metanol en los que se extrajeron los compuestos fenólicos se consideraron como el “extracto madre”.

Es importante resaltar que los compuestos fenólicos tienden a oxidarse rápidamente, por lo que una vez extraídos se recomienda realizar las pruebas de interés en un periodo no mayor a 5 días.

APÉNDICE 2

Cuantificación de fenoles totales

Para cuantificar fenoles totales se utilizó el ensayo propuesto por Price y Butler (1977). Se utilizaron 100 µl del extracto madre y se diluyeron en 900 µl metanol al 100%. De esta dilución se tomaron 100 µl y se les adicióno 3 ml de agua desionizada. Inmediatamente después se adicionó 1ml de la solución 0.02 M de ferricianuro de potasio (5.26 g de $K_3Fe(CN)_6$ en 1L de agua destilada) y 1 ml de la solución 0.016 M de cloruro férrico (3.24 g de $FeCl_3$ en 1L de HCl 0.1 M). La mezcla se agitó por algunos segundos y se dejó transcurrir un periodo de 15 minutos. Pasado este tiempo se leyó la absorbancia de las muestras a 700 nm en un espectrofotómetro (Spectronic 20 Genesys). La prueba se realizó por triplicado para cada una de las muestras.

Se construyo una curva patrón con ácido tánico y con base en ella se calculó el contenido de fenoles totales en mg / ml para cada una de las muestras. Posteriormente se utilizó la siguiente fórmula para obtener el contenido de fenoles totales / gr de peso seco:

$$P = Z [(v_2+v_3) / v_4] (v_1 / v_2) (w_2 / w_1)$$

en donde;

P = fenoles totales en toda la muestra

Z = concentración de fenoles obtenidos a partir de la curva patrón

$w_1(g)$ = muestra utilizada en el ensayo

$w_2 (g)$ = muestra total colectada

$v_1(ml)$ = extracto madre

$v_2 (ml)$ = parte del extracto utilizado

$v_3 (ml)$ = si el extracto (v_2) se diluye

$v_4 (ml)$ = muestra utilizada de la dilución (v_3)

APÉNDICE 3

Cuantificación de taninos condensados

Para cuantificar los taninos condensados se siguió el método de la proantocianidina recomendado por Waterman y Mole (1994). Del extracto madre se tomaron 50 μ l y se colocaron en un tubo de ensaye con tapa de rosca. Posteriormente se adicionaron 450 μ l de agua desionizada y 4 ml de la solución de Butanol : HCl (95% N-Butanol : 5% HCl) y se mezclaron por 10 segundos. Después, cada uno de los tubos fue sellado y calentado en baño maría por una hora, cuidando que la temperatura se mantuviera siempre entre 92-93 °C. Transcurrido este tiempo los tubos se sacaron de la incubadora y se dejaron enfriar por 20 minutos. Finalmente se realizaron las lecturas a 550 nm en un espectrofotómetro Spectronic 20 Genesys. La prueba se realizó por triplicado para cada una las muestras.

Debido a que no se pudo conseguir una solución estándar adecuada para la curva patrón únicamente se reportan los valores de absorbancia.